



Naturalis

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

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Los Anhingidae (Aves: Suliformes) del Neógeno de América del Sur : sistemática, filogenia y paleobiología

Diederle, Juan M.

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Acosta Hospitaleche, Carolina

Co-dirección: Noriega, Jorge I.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2015

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20150505001403>



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

Trabajo de Tesis para optar por el título de
Doctor en Ciencias Naturales

**“Los Anhingidae (Aves: Suliformes) del
Neógeno de América del Sur: sistemática,
filogenia y paleobiología”**

Lic. Juan M. Diederle

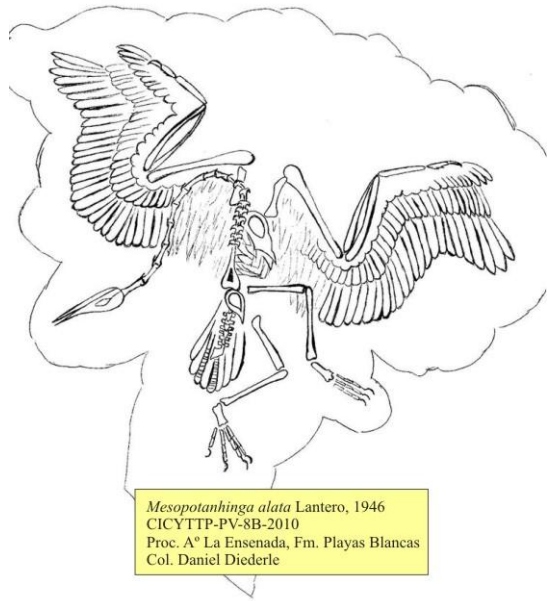
Directores

Dra. Carolina Acosta Hospitaleche

Dr. Jorge I. Noriega

2015

A mi familia y a quienes me cuidan desde el cielo...



Agradecimientos

A todos mis familiares por sus constantes alientos a seguir adelante en esta carrera. Además a quienes me brindaron alojamiento y asistencia en diversos viajes: Julio Diederle y familia, y Gustavo Diederle y familia, Marcela Diederle y familia.

A Grecia Hidalgo por su cariño y su invaluable ayuda.

Al Dr. Jorge I. Noriega por darme la oportunidad de conocer en profundidad esta apasionante profesión y abrirme las puertas del CICyTTP desde joven. No solo fue para mí un excelente director, sino que con su ejemplo, me dejó valiosos aprendizajes de cómo ser como profesional y persona. Por llevarme y alojarme innumerables veces en La Plata.

Al Dr. Diego Brandoni por confiar en mí, por su gran paciencia, por transmitirme disciplina, profesionalismo y ganas de seguir avanzando. Gracias a sus innumerables charlas y discusiones que rozaban muchas veces la filosofía misma de las cosas, quedarán muchos gratos momentos en mi recuerdo de esta etapa. Además, por llevarme y brindarme alojamiento en La Plata. Por último, a su familia en dicha ciudad, en especial a su abuela y tía, por sus cordialidades y atenciones en mis estadías.

A la Dra. Carolina Acosta Hospitaleche por su paciencia y confianza en mí. Su profesionalismo y dedicación es para mí un gran ejemplo a seguir.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata por permitirme obtener el título de Doctor en esa institución.

A los jurados de esta Tesis Doctoral, Dra. Sara Bertelli, Dr. Herculano Alvarenga y Dr. Diego Montalti por sus lecturas críticas y aportes que sin duda mejoraron y enriquecieron este trabajo.

Al Dr. Alejandro Kramarz y Stella Maris Álvarez por el préstamo de materiales de fósiles del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”.

Al Téc. Marcelo Reguero, Alejo Scarano y Martín de los Reyes por el préstamo de especímenes fósiles del Museo de La Plata.

Al Dr. Pablo Tubaro, Dra. Cecilia Kopuchian y a la Dra. Yolanda Davies por permitirme el acceso a las colecciones de osteología de aves del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” y por su excelente atención y predisposición.

A la Dra. Claudia Tambussi y a la Dra. Mariana Picasso por facilitarme el acceso a las colecciones de osteología del Área de Paleovertebrados del Museo de La Plata y al Dr.

Diego Montalti por permitirme acceder a la colección osteológica del Área de Vertebrados.

A Eduardo Etcheverry y Luis Gerardo Pagano por recibirme gratamente en los momentos en que realicé mis disecciones en el Área de Taxidermia del Museo de La Plata.

Al personal del Museo de Historia Natural de Santiago de Chile (Dr. David Rubilar Rogers, curadora), Museo de Historia Natural de San Marcos (División Paleontología de Vertebrados Rodolfo Salas Gismondi, Rafael Varas Malca y División Ornitología Letty Salinas Sánchez), Museo de Historia Natural de Uruguay (Andrés Rinderknecht).

Al Dr. Javier Gelfo por su ayuda en el análisis filogenético.

Al Dr. Isai Maldonado, jefe Área Diagnósticos por Imágenes del Sanatorio Adventista del Plata, por tomar las tomografías óseas.

A los compañeros de laboratorio Dra. Brenda Ferrero, Dra. Gabriela Schmidt, Dr. Ernesto Brunetto, Lic. Evelyn Vallone, Dr. Flavio Gois Lima, Lic. Emmanuel Favotti y a la Lic. Alejandra Fernández Osuna. A la Téc. Griselda Gottardi por preparar muchos de los materiales con los que trabajé. Al Lic. Raúl Vezzosi por su predisposición y prestarme materiales de huesos de aves actuales.

A mis amigos de ayer, hoy y siempre, fuentes interminables de buenos momentos y alientos: Elio Angel Gomez, Silvia Etcheverry, Alejandro y Alvaro Garcia Vera, Martín (y su banda) y José Cuello y Florencia Weisbeck, Nelsón Romero, Georgina Tartaletti, Silvano Moreyra.

A las grandes personas que conocí durante estos años gracias a esta actividad. Entre los que destacaría (esperando que de quienes me olvide no se enojen y dejando de lado algunos que ya agradecí antes): Santiago Rodriguez Bualó, Carolina Madozzo Mario Monachiesi, Clelia Mosto, Manuel Sosa, Vanina Pereyra, Nadia Haidr, Emilio Jordan, Rosendo Fraga, Martjan Lammertink, Antonio Frutos, Guillermo Terán, Fernando Diez, Ramón Romano, Luciano Rascia, Iván Tiemersma y Federico Becerra.

Resumen

Los Anhingidae están integrados por aves acuáticas conocidas vulgarmente como anhingas o biguá-víboras (*darters* o *snakebirds* en inglés), incluidas en el orden Suliformes. Estas aves llegan a pesar de 1,05-1,81 kg y no tienen dimorfismo sexual en tamaño. Son buenas voladoras y se caracterizan por alternar planeos prolongados y utilizar corrientes termales de aire ascendentes para elevarse. En tierra caminan torpemente, mientras que en el agua pueden nadar y bucear hábilmente propulsadas por sus patas, además que pueden movilizarse entre árboles y arbustos saltando y escalando. Capturan sus presas (peces, anfibios, serpientes y pequeños caimanes e invertebrados) utilizando sus largos cuellos como látigos. Instalan sus nidos en márgenes forestados o isletas con densa vegetación y nidifican en colonias asociadas con otras aves. Frecuentan principalmente ambientes dulceacuícolas continentales como ríos de corrientes lentas, lagos y pantanos, aunque se han encontrado en ambientes salobres tales como estuarios, zonas costeras con manglares y marismas. Las anhingas tienen amplias distribuciones y se hallan en todos los continentes, excepto Europa y Antártida. Se reconocen cuatro especies vivientes de Anhingidae: *Anhinga anhinga*, *An. melanogaster*, *An. rufa* y *An. novaehollandiae*; estas dos últimas, eran consideradas subespecies de *An. melanogaster*. Sin embargo, al nivel osteológico diversos autores hallaron diferencias significativas únicamente entre *Anhinga anhinga* y *An. melanogaster*.

En el mundo se dieron a conocer diversas especies de anhingas extintas, registradas desde una antigüedad Paleoceno tardío. Entre las especies exclusivas de América del Sur hay registros del género *Anhinga* representado por *Anhinga minuta* hallada en la Formación Madre de Dios (Pisos/Edades Tortoniano-Piacenziano) en el río Acre (Acre, Brasil) y *An. fraileyi* presente también en la Formación Madre de Dios sobre márgenes del río Acre (Madre de Dios, Perú; Acre, Brasil). Además, el registro más antiguo de la familia en América del Sur corresponde a *Liptornis hesternus* registrada en la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano tardío) en la Patagonia (Santa Cruz, Argentina). Pertenecientes al género *Macranhinga*, se cuentan a *Ma. paranensis* hallada en el “Mesopotamiense”, Formación Ituzaingó (Piso/Edad Tortoniano) en las márgenes del río Paraná (Entre Ríos, Argentina) y en la Formación Paraná (Piso/Edad Tortoniano) en el arroyo La Ensenada (Entre Ríos, Argentina); también se conoce a *Ma. ranzii* registrada en la Formación Madre de Dios sobre márgenes del río Acre (Acre, Brasil) y en el “Mesopotamiense” en las márgenes del río

Paraná (Entre Ríos, Argentina). Por último, se conocen dos especies monotípicas, *Meganhinga chilensis* presente en la Formación Cura Mallín (Pisos/Edades Serravalliano-Burdigaliano) ubicada próxima al cerro Rucañanco (Malleco, Chile) y *Giganhinga kiyuensis* hallada en la Formación Raigón (Pisos/Edades Piacenziano-Gelasiano) sobre el Río de la Plata (San José, Uruguay).

Se planteó como objetivo general de esta tesis dilucidar la historia evolutiva y el rol de los Anhingidae en los ecosistemas neógenos de Argentina, Brasil, Uruguay y Chile.

Se estudiaron 74 materiales fósiles de las especies de América del Sur, depositados en instituciones de Chile, Brasil, Uruguay, EEUU y Argentina. Además se describieron y compararon con ejemplares actuales de Anhingidae y de *Phalacrocorax brasilianus*; este último utilizado para hallar los caracteres que la diferencien de la familia hermana filogenéticamente, Phalacrocoracidae. Para los Pisos/Edades se utilizó el esquema cronoestratigráfico internacional de Gradstein *et al.*(2012), la terminología osteológica propuesta por Baumel y Witmer (1993), la artrológica de Baumel y Raikow (1993) la miológica de Vanden Berge y Zweers (1993) y se siguió la propuesta sistemática de Gill y Donsker (2014), correspondiente a la World Bird List (versión 4.4) para las categorías de las especies citadas en el texto, excepto en el caso de las aningas, en las cuales se siguieron la propuestas elaboradas a partir de comparaciones osteológicas. Se tomaron medidas de vértebras, coracoides, húmeros, ulnas, carpometacarpos, cinturas pélvicas+sinsacros, fémures, tibiotarsos y tarsometatarsos utilizando un Calibre Vernier de 0.01 mm de precisión mínima; además, se estimaron medidas de porciones de hueso no conservadas. Previo a la revisión sistemática se emplearon diferentes criterios de manera alternativa para poner a prueba la asignación sistemática de restos no homólogos y se establecieron los estadios ontogenéticos presentes en la muestra para evitar una errónea evaluación de la riqueza de especies. Posteriormente se analizaron las variaciones cuali- y cuantitativas en las especies actuales y se procedió a redefinir y delimitar las especies fósiles. El análisis filogenético se efectuó con 13 taxones, cinco anhíngidos extintos (*Macranhinga paranensis*, *Ma. ranzii*, *Meganhinga chilensis*, *Giganhinga kiyuensis* y *Anhinga grandis*) y dos actuales (*Anhinga anhinga* y *An. melanogaster*), cuatro Phalacrocoracidae (*Phalacrocorax brasilianus*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus* y *Leucocarbo bougainvillii*), un Sulidae (*Morus bassanus*) y también a *Fregata magnificens* (Fregatidae) para enraizar el árbol y polarizar los estados de los caracteres. Se relevaron 27 caracteres cualitativos

postcraneos (cintura pélvica+sinsacro, fémur, tibiotarso y tarsometatarso), codificados en binarios (19) o multiestado (8). Se confeccionó una matriz de taxones por caracteres, sin ordenar los estados y con pesos iguales, la cual fue analizada en el programa TNT (*Tree analysis using New Technology*) versión 1.1 y los cladogramas se construyeron mediante el principio de parsimonia; además se realizó una búsqueda exacta bajo pesos iguales, se utilizó la regla de colapsamiento de *minimun length*, se hizo un consenso estricto para resumir la información no ambigua y se calcularon los índices de retención y consistencia particular para el árbol consenso.

Entre los estudios paleobiológicos, se realizaron tomografías axiales de determinados elementos óseos a fin de evaluar la robustez de su corteza.

Se calcularon las masas corporales de anhingas actuales a fin de compararlas con las de las formas fósiles. En estas últimas se emplearon distintos métodos según el tipo de elemento. El método 1 corresponde a la ecuación de Campbell y Marcus (1992) para aquellas especies en las cuales se conocía el fémur o el tibiotarso; el método 2, usa esta última fórmula, aunque comienza con una estimación de una variable faltante (circunferencia del fémur); el método 3 consiste en una comparación directa con especies actuales de tamaño similar (solo aplicable a la decimoprimerá vértebra cervical).

Se infirió la musculatura de las anhingas fósiles mediante la comparación entre correlatos óseos de los orígenes e inserciones musculares en estas respecto de *Anhinga anhinga*, *An. melanogaster* y *Phalacrocorax brasilianus*; para corroborar los sitios de orígenes e inserción, conocer los orígenes e inserciones y el desarrollo muscular en *Anhinga anhinga* se siguió a Owre (1967) y se diseccionaron ejemplares de *Phalacrocorax brasilianus*, *Ph. gaimardi* y *Ph. atriceps* para este propósito.

Para estimar morfotipos locomotores en las anhingas fósiles se calcularon la envergadura alar, el área del ala y la carga alar.

Se hicieron análisis de componentes principales a partir de medidas de coracoides, húmeros, carpometacarpos, fémures y tibiotarsos, utilizando ejemplares fósiles y actuales de Anhingidae; además se incluyeron ejemplares actuales de otras familias de aves con distintos hábitos locomotores. Este análisis se realizó mediante el programa estadístico PAST (Hammer *et al.*, 2001). Además se hizo un estudio de morfometría geométrica mediante cinco *landmarks* de la cintura pélvica+sinsacro y once del tarsometarso. Mediante el programa TPSRelw (Rohlf, 2010), estas configuraciones fueron superpuestas mediante traslación, rotación y reescalado, y luego

se realizó un análisis de componentes principales o *relative warps*, efectuado a partir de la matriz de covarianza de los *partial warps scores* (W).

Como conclusiones de la revisión sistemática se propuso que *Macranhinga* es un género válido. *Liptornis* es un sinónimo más reciente de *Anhinga*, en tanto que *Meganhinga* y *Giganhinga* son de *Macranhinga*. *Anhinga minuta*, *Macranhinga paranensis* y *Ma. ranzii* son especies válidas. Las especies con nueva combinación, *Anhinga hesterna*, *Macranhinga chilensis* y *Ma. kiyuensis* son válidas. Por su parte, *Anhinga fraileyi* es sinónimo más reciente de *Macranhinga paranensis*. Ciertos materiales de *Ma. paranensis* (vértebras cervicales y coracoides), *Ma. chilensis* (cintura pélvica+sinsacro, ulna, vértebras cervicales, torácicas y caudal) y de *Ma. ranzii* (vértebras cervicales) fueron considerados como Anhingidae indeterminado; por su parte otros materiales *Ma. paranensis* (húmeros y carpometacarpos) y de *Ma. chilensis* (húmero) fueron reasignados a *Macranhinga* sp.; por último un material de *Ma. ranzii* fue referido con dudas a la familia Anhingidae.

Como conclusiones del análisis filogenético se obtuvo a los Anhingidae fósiles y actuales como grupo monofilético. Las “macranhingas” (*Macranhinga paranensis*, *Ma. ranzii*, *Ma. chilensis* y *Ma. kiyuensis*) no son monofiléticas, puesto que éstas conformaron una politomía con una anhinga actual. *Anhinga grandis* es más próxima a *Anhinga anhinga* que al resto de anhingas incluidas en el análisis.

Macranhinga paranensis con una masa corporal de alrededor de 5,8 kg, bucearía a mayores profundidades y durante más tiempo que las anhingas actuales, en busca de peces de mediano tamaño. *Macranhinga ranzii* pesaría cerca de 8,8 kg. y *Ma. kiyuensis* unos 18,4 kg; ambas podrían prolongar el tiempo de buceo, alcanzar mayores profundidades y capturar presas de mayores portes que las actuales, compitiendo por el recurso con delfines, gaviales o focas; además, estas especies posiblemente anidaron sobre el suelo en pequeñas islas o islotes, al resguardo de los depredadores. *Anhinga minuta* con una masa corporal de 0,9 kg, sería un ave planeadora que se alimentaría mayormente de peces pequeños, vertebrados pequeños e invertebrados y coincidiría en el lugar de nidificación con las anhingas actuales. Por su parte, *Anhinga hesterna* tendría una masa corporal de 1,6 kg. El material SGO-PV 4001-B pertenecería a una anhinga con una masa corporal de 3,5 kg y la de SGO-PV 4002 sería de 4,9 kg. y podrían bucear a mayores profundidades y durante más tiempo que las anhingas actuales. Los húmeros SGO-PV 22212b y MLP-PV 88-IX-20-1 pertenecieron a anhingas que planearían y que habrían hecho sus nidos sobre la vegetación arborea. El

húmero MLP-PV-88-IX-20-1 y el carpometacarpo MLP-PV-88-IX-20-4 serían de anhingas que buceaban. *Macranhinga paranensis*, *Ma. chilensis* y *Ma. ranzii* habitarían la mayor parte de las cuencas de los grandes ríos, mientras que *Ma. kiyuensis* preferiría ambientes dulceacuícolas de la porción inferior de las cuencas o incluso ambientes estuariales salobres. Por último, mediante el estudio de morfometría lineal y geométrica no se pudo realizar inferencias locomotoras en los fósiles incluidos.

Abstract

Anhingidae comprise waterbirds commonly known as darters or snakebirds which are included in the Order Suliformes. These birds reach 1.05-1.81 kg in weight and do not exhibit sexual dimorphism in size. They are good fliers, being characterized by alternating long soaring flights with the use of ascending thermals of warm air to rise up. They are clumpy walkers in land, but skillful while swimming and diving by their foot-propelled mode. Darters can also move on trees and bushes easily, jumping and climbing on them. They catch preys (fishes, frogs, snakes, small crocodiles, and invertebrates) by the use of their long necks as a whip. They nest in forested margins of water courses or in small dense vegetated islands where they form mixed colonies with other birds. Anhingids are mainly frequent in fresh-water habitats like slow current rivers, lakes and ponds; however, they are also found in brackish environments like estuaries, coastal areas with mangroves and mudflats. They are widely distributed all over the continents, excepting Europe and Antarctica. Four living species of Anhingidae are known: *Anhinga anhinga*, *An. melanogaster*, *An. rufa* and *An. novaehollandiae*; being the last two considered as subspecies of *An. melanogaster*. However, significant osteological differences were only reported by authors between *Anhinga anhinga* and *An. melanogaster*.

Different extinct species of anhingids are known since the late Paleocene. Among the strictly South American paleospecies of *Anhinga*, *Anhinga minuta* coming from the Madre de Dios Fm. (Stage/Age Tortonian-Piacencian) at the Acre river margins (Acre, Brazil) and *An. fraileyi* from the same horizon and place in Brazil but also at Madre de Dios in Peru. The oldest South American family record is that of *Liptornis hesternus* from the Santa Cruz Formation (late Early Miocene) of Patagonia (Santa Cruz, Argentina). Among the genus *Macranhinga*, *Ma. paranensis* is reported from the “Mesopotamian” (Ituzaingó Formation of Tortonian Stage/Age) at the Paraná river

cliffs (Entre Ríos, Argentina) and from the Paraná Formation (Tortonian Stage/Age) at the La Ensenada stream (Entre Ríos, Argentina); and *Ma. ranzii* from the Madre de Dios Fn. along the Acre riversides (Acre, Brazil) and the “Mesopotamian” along the Paraná river cliffs (Entre Ríos, Argentina). Finally, two monotypic species, *Meganhinga chilensis* coming from the Cura Mallín Fn. (Serravallian-Burdigalian Stage/Age) near the Rucañanco hill (Malleco, Chile) and *Giganhinga kiyuensis* from the Raigón Fn. (Piacencian-Gelasian Stage/Age) at the Río de la Plata river cliffs (San José, Uruguay), are reported.

The main goal of this thesis was to elucidate the evolutionary history and the paleocological role of the Anhingidae taxa within Neogene ecosystems of Argentina, Brazil, Uruguay and Chile.

Seventy four (74) fossil specimens belonging to South American species, deposited at institutions of Chile, Brazil, Uruguay, EEUU y Argentina, were studied. Extant specimens of Anhingidae and *Phalacrocorax brasilianus* were used for descriptions and comparisons, being the latter employed to differentiate anhingids from the sister family Phalacrocoracidae.

The international chronostratigraphical scheme of Gradstein *et al.* (2012) was used for naming the Stages/Ages. Osteological nomenclature of Baumel and Witmer (1993), the arthrological names of Baumel and Raikow (1993), the myological one of Vanden Berge and Zweers (1993), and the systematic arrangement of Gill and Donsker (2014), corresponding to the World Bird List (versión 4.4) for the species categories cited in the text (excepting the case of anhingids where proposals were based on osteological comparisons), were followed. Measures of vertebrae, coracoids, humeri, ulnae, carpometacarpi, pelvic girdles+synsacri, femora, tibiotarsi, and tarsometatarsi were taken with a Vernier Caliper (0.01 mm of minimum precision); and several measures of not preserved portions of bones were predicted. Prior to the systematic revision, some criteria were elaborated for checking the non-homologous specimen assignments and their different ontogenetic stages were established to avoid the overestimation of the species richness. Posteriorly, qualitative and quantitative variations were analyzed among extant species, whereas fossil taxa were redefined and delimited. The phylogenetic analysis was performed using 13 taxa: five extinct anhingids (*Macranhinga paranensis*, *Ma. ranzii*, *Meganhinga chilensis*, *Giganhinga kiyuensis* y *Anhinga grandis*) and two living species (*Anhinga anhinga* y *An. melanogaster*), four belonging to Phalacrocoracidae (*Phalacrocorax brasilianus*, *Ph.*

gaimardi, *Ph. magellanicus* and *Leucocarbo bougainvillii*), one to Sulidae (*Morus bassanus*) and also Fregatidae (*Fregata magnificens*) in order to root the tree and polarize the character states. Twenty seven (27) qualitative postcranial characters (pelvic girdle+synsacri, femur, tibiotarsus, and tarsometatarsus) were codified as binaries (19) or multistates (8). The matrix of taxa per characters was analyzed, as unordered states and equal weighting characters, with TNT (*Tree analysis using New Technology*) version 1.1. The cladograms were built by parsimony principle; an exact search under equal weightings was done, using the *minimum length* collapsing rule. A strict consensus was applied to resume the unambiguous information, and retention and consistency indexes were calculated for the consensus tree.

Among the paleobiological studies, axial tomographies of selected postcranial bones were made in order to analyze the robustness of the cortex.

Body masses of living anhingas were calculated in order to compare them with those estimations made in fossil taxa. The latter were predicted by different methods depending of each kind of element. The method 1 corresponds to the Campbell and Marcus's equation (1992) which is used when the femur or tibiotarsus is known; the method 2, is based on the same latter ratio, but it begins with the previous estimation of a lacking variable (circumference of femur); the method 3 is a direct comparison with living species of similar size (only applied for the 11th cervical vertebra).

Muscles of fossil anhingas were inferred by correlations of the origins and the insertions detected upon their bones with those of *Anhinga anhinga*, *An. melanogaster* y *Phalacrocorax brasilianus*. In order to check the origins and insertions places of muscles and to know the muscle development in *Anhinga anhinga*, Owre (1967) was followed. Specimens of *Phalacrocorax brasilianus*, *Ph. gaimardi* and *Ph. atriceps* were also dissected for this purpose.

Wing-span, wing-area, and wing-loading were calculated in order to infer locomotive morphotypes in fossil anhingas.

Principal Components Analyses were done using measures taken from coracoids, humeri, carpometacarpi, femora, and tibiotarsi of fossil and living anhingas, as well as extant taxa of other families with different locomotive habits. This analysis was performed with the PAST statistics program (Hammer *et al.*, 2001). A geometric morphometry study was developed using five *landmarks* pointed on the pelvic girdle+synsacrum and eleven on the tarsometatarsus. Using the TPSRelw program (Rohlf, 2010), these configurations were superimposed by translation, rotation, and scaling.

Later, a Principal Components Analysis or *relative warps* was done based on the covariance matrix of the *partial warps scores* (W).

The conclusions of the systematic revision are: *Macranhinga* is a valid genus. *Liptornis* is a junior synonym of *Anhinga*, whereas *Meganhinga* and *Giganhinga* are synonyms of *Macranhinga*. *Anhinga minuta*, *Macranhinga paranensis* and *Ma. ranzii* are valid species. The species resulted of a new combination of names, *Anhinga hesterna*, *Macranhinga chilensis* and *Ma. kiyuensis* are valid. *Anhinga fraileyi* is the most recent synonym of *Macranhinga paranensis*. Several materials previously assigned to *Ma. paranensis* (cervical vertebrae and coracoids), *Ma. chilensis* (pelvic girdle+synsacrum, ulna, cervical, toracic and caudal vertebrae) and to *Ma. ranzii* (cervical vertebrae) were considered as Anhingidae indet. Other materials of *Ma. paranensis* (humeri and carpometacarpi) and of *Ma. chilensis* (humeri) were reassigned to *Macranhinga* sp.; a specimen of *Ma. ranzii* was tentatively referred to Anhingidae.

The conclusions of the phylogenetic analysis indicated that fossil and living Anhingidae comprise a monophyletic group. The “macranhingas” (*Macranhinga paranensis*, *Ma. ranzii*, *Ma. chilensis* y *Ma. kiyuensis*) are not monophyletic, forming a politomy together with a living species. *Anhinga grandis* is phylogenetically more close to *Anhinga anhinga* than to any of the remaining analyzed forms.

Macranhinga paranensis, with a body mass of around 5.8 kg, would have probably dived deeper and during more time than living anhingas, pursuing median sized fishes. *Macranhinga ranzii* would have weighted around 8,8 kg. and *Ma. kiyuensis*, 18.4 kg; both species would have been able to reach deeper waters during long periods of time, catching preys larger than those possible for living forms, and competing for food source with dolphins, gavials and seals; they would nest directly on the ground of islands or small islands far from terrestrial predators. *Anhinga minuta*, with a body mass of 0.9 kg, would be a soaring bird, feeding mainly on small fishes, other vertebrates and invertebrates, and having similar nesting places and habits than extant forms. *Anhinga hesterna* would have had a mass of 1.6 kg. SGO-PV 4001-B specimen would belong to a taxon of about 3.5 kg and SGO-PV 4002 about 4.9 kg., being able to dive deeper and longer times than extant anhingas. The SGO-PV 22212b and MLP-PV 88-IX-20-1 humeri belonged to anhingids with soaring capabilities and could nest on arboreal vegetation. The MLP-PV-88-IX-20-1 humerus and the MLP-PV-88-IX-20-4 carpometacarpus belonged to diving anhingas. *Macranhinga paranensis*, *Ma. chilensis* and *Ma. ranzii* would have inhabited wide areas along the great river

basins, whereas *Ma. kiyuensis* would have preferred freshwater environments at distal portions of the basins or brackish estuarial habitats. Finally, the linear and geometric studies do not allow to make locomotive inferences about fossils forms.

Índice

Capítulo I. Introducción	5
Sistemática y filogenia	6
Registro fósil de Anhingidae	8
Origen de los Anhingidae	9
Anhingidae fósiles en el Mundo	9
Problemáticas detectadas	11
Objetivos e hipótesis	12
Objetivos específicos e hipótesis	12
Capítulo II. Materiales y métodos	14
Materiales de aves actuales utilizados	14
Abreviaturas institucionales	18
Esquema cronoestratigráfico	20
Nomenclatura anatómica utilizada	21
Medidas tomadas	21
Criterios sistemáticos	30
Determinaciones ontogenéticas	31
Métodos filogenéticos	32
Estudios osteohistológicos	45
Masa corporal (MC)	45
Estudios miológicos	46
Determinación de morfotipos locomotores	47
Parámetros alares	47
Estudios de morfometría lineal	48
Estudios de morfometría geométrica	49
Capítulo III. Procedencia estratigráfica y geográfica	52
El Neógeno en América del Sur	53
Formaciones de América del Sur portadoras de anhíngidos	54
Formación Santa Cruz	54
Formación Cura-Mallín	57
Formación Villa Vieja	60
Formación Paraná	62
Formación Ituzaingó	64
Formación Madre de Dios	68
Formación Raigón	71

Capítulo IV. Sistemática de anhingas de América del Sur.....	75
Antecedentes	75
Revisión sistemática	78
Variación morfológica en anhingas actuales	82
<i>Anhinga</i> Brisson, 1760	98
<i>Macranhinga</i> Noriega, 1992	104
Discusión	141
Conclusiones	150
Capítulo V. Variaciones morfológicas en Anhingidae	152
Descripción osteológica	154
Cuarta vértebra cervical.....	154
Novena vértebra cervical.....	155
Decimoprimera vértebra cervical	157
Decimocuarta vértebra cervical.....	159
Decimoquinta vértebra cervical.....	161
Decimosexta vértebra cervical	163
Vigésima vértebra cervical	166
Primer vértebra torácica	167
Segunda vértebra torácica	168
Tercera vértebra torácica.....	168
Séptima vértebra caudal libre	168
Coracoides.....	169
Húmero.....	171
Ulna	175
Carpometacarpo.....	176
Cintura pélvica+sinsacro	179
Fémur	183
Tibiotarso	186
Tarsometatarso	188
Capítulo VI. Filogenia.....	194
Antecedentes filogenéticos en anhingas fósiles de América del Sur.....	194
Resultados	194
Discusión.....	196
Conclusiones	197
Capítulo VII. Paleobiología de Anhingidae de América del Sur	198
Introducción.....	198
Proporción de hueso cortical en aves	198
Masas corporales en aves	199

Estudios miológicos en fósiles	202
Hábitos locomotores.....	203
Resultados	206
Masas corporales	206
Hábitos locomotores.....	210
Inferencias paleoecológicas.....	232
Conclusiones	235
Capítulo VIII. Reconstrucción muscular.....	237
Músculos del cuello.....	237
Músculos que flexionan dorsalmente el cuello	238
Músculos que flexionan ventralmente el cuello	241
Músculos que flexionan lateralmente el cuello	242
Músculos del miembro anterior.....	244
Músculos que elevan el coracoides	246
Músculos que mueven ventralmente el húmero	247
Músculos que mueven dorsalmente el húmero	250
Músculos que extienden la ulna	253
Músculos que flexionan la ulna.....	254
Músculos que actúan sobre el carpometacarpo y los dígitos.....	257
Músculos del miembro posterior.....	262
Músculos que mueven anteriormente el fémur	264
Músculos que mueven posteriormente el fémur.....	266
Músculos que rotan el fémur	268
Músculos que abducen el fémur	269
Músculos que aducen el fémur	270
Músculos que extienden el tibiotarso	270
Músculos que flexionan el tibiotarso.....	273
Músculos menores del tibiotarso	275
Músculos que extienden el tarsometatarso	275
Músculos que flexionan el tarsometatarso	277
Músculos que abducen el tarsometatarso	278
Músculos que flexionan los dígitos	279
Músculos que extienden los dígitos.....	281
Músculos que abducen los dígitos.....	283
Músculos que aducen los dígitos.....	283
Musculatura de la cola.....	284
Contracción dorsal de la cola	286
Contracción ventral de la cola.....	287

Conclusiones	289
Bibliografía citada	291
Apéndice 1. Medidas utilizadas (en mm) en los análisis de componentes principales	321

Capítulo I. Introducción

Los Anhingidae están integrados por aves acuáticas conocidas vulgarmente como anhingas (*darters* o *snakebirds* en inglés). Poseen un rango de tamaño de mediano a grande (81-97 cm de longitud) y llegan a pesar de 1,05-1,81 kg (Orta, 1992). La cabeza es pequeña y elongada, y cuentan con un pico recto, puntiagudo y con narinas reducidas. El cuello casi es indistinguible de la cabeza y se caracteriza por ser largo y delgado. Las alas son largas y anchas, al igual que la cola. Poseen patas cortas y pies fuertes con dedos palmeados. Entre sexos, los tamaños son similares, aunque los picos de los machos pueden ser más largos (Orta, 1992); en plumaje, los sexos son dimórficos en *Anhinga anhinga* y *An. novaehollandiae*, pero son similares en *An. rufa* y *An. melanogaster* (ver Vaurie, 1965).

Las anhingas son buenas voladoras, suelen alternar vuelo batido con planeos prolongados, e incluso, llegan a usar las corrientes termales de aire ascendentes para elevarse. Sus colas les sirven para ganar altura, direccionar su vuelo o para frenar y en conjunto con sus alas, les permiten maniobrar en ambientes más cerrados, como los bosques ribereños (Orta, 1992).

En tierra caminan torpemente y se balancean con la ayuda de sus alas semiabiertas. Por su parte, en el agua pueden nadar sobre la superficie alternando patadas y mantienen por sobre la superficie únicamente partes del cuello y la cabeza. También bucean por cortos intervalos (30-60 s) y alcanzan profundidades de hasta 5 m, con ambas patas usadas en simultáneo como remos (Orta, 1992); bajo el agua, las alas pueden estar ligeramente abiertas, aunque no intervienen en la propulsión y su plumaje no retiene aire. Consiguen su alimento bajo el agua, acechando a sus presas ocultas entre la vegetación sumergida y las capturan mediante un rápida arponeada de sus picos; necesitan luego salir a la superficie para tragar sus capturas. Al finalizar sus actividades en el agua, se posan sobre ramas de árboles para secarse. Las anhingas poseen la habilidad de trepar por pequeños árboles y arbustos saltando, trepando y escalando (Owre, 1967).

Utilizan sus largos cuellos como látigos para impulsar velozmente su cabeza y cuyo pico puntiagudo termina por atravesar a sus presas y luego con hábiles movimientos la llevan adentro de la boca; este tipo de acción también la realizan como defensa. Cuando cazan buscan principalmente peces (Owre, 1967; Dostine y Morton,

1989) y complementan su alimentación con anfibios, reptiles (*e.g.*, serpientes y pequeños caimanes) e incluso invertebrados como crustáceos e insectos (Orta, 1992). El rango aproximado del tamaño de los peces que consume *An. aninga* es de 37-132 mm de longitud (Owre, 1967), en tanto que en *An. novaehollandiae* ronda los 27-198 mm (Dostine y Morton, 1989 y bibliografía allí citada).

Las aningas son básicamente aves sedentarias, aunque se registraron migraciones de hasta varios cientos de kilómetros en respuesta a la llegada de condiciones frías o secas (Orta, 1992). Nidifican en colonias, a menudo asociadas con otras aves tales como falacrocorácidos (Suliformes), ardeidos (Pelecaniformes) o ciconíidos (Ciconiiformes). Sus nidos consisten en plataformas hechas con palos y ramas, situadas aproximadamente entre 1-4 m del agua. Ponen de 1-5 huevos, los cuales son incubados por alrededor de 25-30 días (Vestjens, 1975); luego de ese período los pichones nacen desnudos (altriciales) y se terminan de emplumar a las 6 semanas. Su madurez sexual ocurre aproximadamente a los 2 años y pueden llegar a vivir hasta 9 años en estado salvaje (Orta, 1992).

Frecuentan ambientes dulceacuícolas del interior de los continentes como ríos de corrientes lentas, lagos y pantanos; también habitan en ambientes salobres tales como estuarios, zonas costeras con manglares y marismas. Requieren arboledas asociadas, márgenes forestados o isletas con densa vegetación, que les permitan instalar sus nidos (Orta, 1992).

Las aningas tienen amplias distribuciones y se hallan en todos los continentes, excepto Europa y Antártida. *Anhinga anhinga* (Linnaeus, 1766) es propia América y habita desde la zona sureste de EEUU, zonas costeras de América Central, islas del Caribe, hasta las costas del centro de Argentina. *Anhinga melanogaster* Pennant, 1769 está distribuida en Asia desde la India hasta las islas Filipinas y la isla de Sulawesi en Indonesia. *Anhinga rufa* (Daudin, 1802) se encuentra en África desde el sur del Desierto del Sahara hasta Sudáfrica y la isla de Madagascar. *Anhinga novaehollandiae* (Gould, 1847), es propia de Oceanía y se halla en Nueva Guinea y Australia.

Sistemática y filogenia

La propuesta sistemática actual de la *World Bird List* (Gill y Donsker, 2014; versión 4.4) elaborada por la *International Ornithological Committee* (IOC), reconoce para Anhingidae cuatro especies vivientes: *Anhinga anhinga*, *An. melanogaster*, *An.*

rufa y *An. novaehollandiae*; estas dos últimas, eran consideradas subespecies de *An. melanogaster* (Orta, 1992). Sin embargo, al nivel osteológico diversos autores hallaron diferencias significativas únicamente entre la aninga de América y las del resto del mundo (*e.g.*, Beddard, 1892; Harrison, 1978; Brodkorb y Mourer-Chauviré, 1982; Olson, 1985; Becker, 1986, 1987; Louchart *et al.*, 2004; Worthy, 2012). Cabe aclarar que hasta mediados del siglo XX, las aningas figuraron en la literatura científica como pertenecientes al género *Plotus* Linnaeus, 1766. Este género se reemplazó por el nombre actual (*Anhinga*), ya que se descubrió que *Plotus* ya había sido preocupado en otro ente taxonómico.

Los Anhingidae se incluyeron tradicionalmente en Pelecaniformes junto a Phalacrocoracidae (cormoranes), Phaethontidae (rabijuncos), Pelecanidae (pelícanos), Sulidae (alcatraces y piqueros) y Fregatidae (rabihorcados) (*e.g.*, Linnaeus, 1758; Lanham, 1947; Cracraft, 1985; Orta, 1992; Livezey y Zusi, 2007; Remsen *et al.*, 2008). Una serie de filogenias elaboradas a partir de caracteres morfológicos y etológicos sostuvieron esta agrupación (*e.g.*, van Tets, 1965; Cracraft, 1981, 1985; Kennedy *et al.*, 1996; Livezey y Zusi, 2001, 2007).

No obstante, numerosos trabajos filogenéticos con representantes actuales, basados en evidencias genéticas y morfológicas, no reconocieron el arreglo sistemático de Pelecaniformes (*e.g.*, van Tuinen *et al.*, 2001; Ericsson *et al.*, 2006; Hackett *et al.*, 2008). Debido a estos resultados, la propuesta sistemática actual de la *World Bird List* (Gill y Donsker, 2014; versión 4.4) rompió con la agrupación clásica de este orden. La nueva mantuvo a los Pelecaniformes, pero conservó solo a Pelecanidae y los asoció con Ardeidae y Threskiornithidae (estas dos últimas familias, tradicionalmente consideradas Ciconiiformes; *e.g.*, Martínez-Vilalta y Motis, 1992; Matheu y del Hoyo, 1992); a su vez, propuso un nuevo orden denominado Suliformes (=Phalacrocoraciformes, *sensu* Christidis y Boles, 2008), el cual agrupó a las familias Sulidae, Fregatidae, Anhingidae y Phalacrocoracidae; en tanto que Phaethontidae quedó excluido de tales órdenes y se colocó en un nuevo orden llamado Phaethontiformes.

Diversos autores presentaron cladogramas en los cuales los Anhingidae, Phalacrocoracidae y Sulidae se hallaron cercanamente relacionados (*e.g.*, Ericson *et al.*, 2006; Hackett *et al.*, 2008). Esta agrupación recibió varias denominaciones, tales como superfamilia Sulides (*sensu* Wetmore, 1930; Lanham, 1947) o Suloidea (*sensu* Cracraft, 1981, 1985), suborden Sulae (*sensu* Olson y Hasegawa, 1996), parvorder Sulida (Sibley *et al.*, 1988; Livezey y Zusi, 2007) o Pelecaniformes “núcleo” (*sensu* Hughes *et al.*,

2007); en la *World Bird List* (Gill y Donsker, 2014; versión 4.4), no se nomina esta agrupación. Además, como parte de esta agrupación, se incluyeron las familias extintas Plotopteridae (ver Olson, 1985), Pelagornithidae (ver Wetmore, 1930) y probablemente a Protoplotidae (ver van Tets *et al.*, 1989).

Numerosos trabajos vinculan a Phalacrocoracidae y Anhingidae como grupos hermanos, a través de estudios moleculares (*e.g.*, Siegel-Causey, 1988; Ericson *et al.*, 2006; Hackett *et al.*, 2008), morfológicos (*e.g.*, Bourdon *et al.*, 2005; Mayr, 2005; Livezey y Zusi, 2007; Smith, 2010; Worthy, 2011) y etológicos (Kennedy *et al.*, 1996). Estas familias son semejantes en aspectos de morfología externa e interna (Siegel-Causey, 1988). En muchos trabajos de los siglos IXX y XX, Anhingidae y Phalacrocoracidae se consideraron en familias separadas (*e.g.*, Bonaparte, 1854; Wetmore, 1930, 1951; Peters, 1931), excepto algunos en los cuales las anhingas se reducían como subfamilia de Phalacrocoracidae (*e.g.*, Mayr y Cottrell, 1979; Cracraft, 1981, 1985). No obstante, autores posteriores sostuvieron la separación en dos familias (*e.g.*, Orta, 1992; Remsen *et al.*, 2013). Recientemente se propuso volver a agruparlas (Livezey y Zusi, 2007), pero bajo el nivel de superfamilia Phalacrocoracoidea (*sensu* Bonaparte, 1854), pero esta propuesta no contó con amplia aceptación.

Por último, cabe señalar que existen trabajos en los que Sulidae se consideró como grupo hermano de Anhingidae (*e.g.*, Sibley y Ahlquist, 1990; Fain y Houde, 2004; Kennedy y Spencer, 2004; Kennedy *et al.*, 2005; Hughes *et al.*, 2007). No obstante, se consideró que estos estudios fueron realizados con una baja representatividad de Pelecaniformes (*sensu* Linnaeus, 1758), a partir de caracteres moleculares o etológicos, analizados mediante métodos de análisis no convencionales (Livezey y Zusi, 2007).

Registro fósil de Anhingidae

Las aves dulceacuícolas que merodean mayormente ambientes lóticos como los Anhingidae, no suelen preservarse como fósiles o lo hacen en menor medida debido a que están expuestos a la dinámica de estos ambientes que los dispersan, fragmentan y destruyen entre los sedimentos que transportan, como así también a los agentes bióticos. Asimismo, a través del tiempo geológico, las áreas ocupadas por estos ambientes fueron menos extensas y los períodos en los que se deposita el sedimento son más cortos (Carroll, 1988). Los potenciales hallazgos dependen también de los escenarios naturales

o antrópicos actuales que puedan exponer dichos sitios. Además, como ocurre con los representantes actuales, las anhingas fósiles no habrían formado grandes bandadas durante gran parte del año, pero sí generan grandes congregaciones de parejas en las zonas de nidificación. La primera condición haría que fueran menores las probabilidades de hallazgos, pero la segunda puede garantizar el descubrimiento de muchos ejemplares adultos, juveniles y hasta pichones de preservarse algún área de nidificación en el registro fósil. Comparados con otras aves, sus restos óseos poseen una mayor robustez, lo cual sí favorecería su preservación. Estas limitaciones del registro enaltecen el valor de los restos que se conocen.

Origen de los Anhingidae

Un ancestro común a los Anhingidae y Phalacrocoracidae podría ser *Protoplotus beauforti* Lambrecht, 1931 (Protoplotidae) y restringiría el origen de estas familia al lapso Eoceno-Oligoceno (Olson, 1985; Smith, 2010; Worthy, 2012). No obstante, esta especie también se consideró como un primer representante del clado Fregatidae+Suloidea (Anhingidae, Phalacrocoracidae y Sulidae) (Mayr, 2009). Otra especie propuesta como eslabón intermedio entre ambas familias es *Borvocarbo stoeffelensis* Mayr, 2007 (Phalacrocoracidae) (Mayr, 2007); a partir de la edad de este registro, la divergencia entre ambas familias habría sido en el Oligoceno tardío (aprox. 24,7 Ma; Mayr, 2007; Mertz *et al.*, 2007). Las sugerencias anteriores concordarían con la aparición de los primeros anhíngidos y falacrocorácidos hallados hasta el momento en el Oligoceno tardío (Worthy, 2012 y Worthy, 2011, respectivamente). Este Anhingidae antiguo proviene de Australia, el cual indicaría que su origen probable fue en el hemisferio sur (Worthy, 2012).

Anhingidae fósiles en el Mundo

Entre los registros del mundo de Anhingidae, la especie más antigua era *Protoplotus beauforti* Lambrecht, 1931, dado a conocer por Lambrecht (1931) procedente de sedimentos eocenos (o quizás paleocenos; Stidham *et al.*, 2005) hallada en Indonesia. Sin embargo esta especie no es incluida actualmente dentro de esta familia (van Tets *et al.*, 1989). Por tanto, el registro más antiguo confirmado de la familia

corresponde a la especie de Australia, *Anhinga walterbolesi* Worthy, 2012 del Oligoceno tardío (Worthy, 2012).

Para el Mioceno temprano se conocen las especies *Liptornis hesternus* Ameghino, 1895, de Argentina (Ameghino, 1895), *Anhinga subvolans* (Brodkorb, 1956) de Estados Unidos (Brodkorb, 1956; ver dataciones del sitio en Hulbert, 2001; MacFadden, 2001) y *Meganhinga chilensis* Alvarenga, 1995, de Chile (Alvarenga, 1995). Además en sedimentos coetáneos estarían el registro más antiguo con dudas de *An. pannonica* (Lambrecht, 1916) en Tailandia (Cheneval *et al.*, 1991) y de *Macranhinga* Noriega, 1992 en Argentina (Cenizo y Agnolin, 2010).

Para el Mioceno medio hay registros con dudas de *An. pannonica* en Alemania (Dalsätt *et al.*, 2006) y Kenia (Dyke y Walker, 2008) y de *An. grandis* en Colombia (Rasmussen y Kay, 1992).

Para el Mioceno tardío se conoce el registro concreto de *Anhinga grandis* Martin y Mengel, 1975 en Estados Unidos (Martin y Mengel, 1975; ver discusión sobre la edad en Tedford *et al.*, 1987) y también de *An. pannonica* procedente de Rumania, y otros dudosos en Austria (Mlíkovský, 1991), Túnez (Rich, 1972, 1974), Chad (Louchart *et al.*, 2008) y Pakistán (Harrison y Walker, 1982). En América del Sur aparecen en esta edad *Anhinga fraileyi* Campbell, 1996 en Perú (Campbell, 1996), *Anhinga minuta* Alvarenga y Guilherme, 2003 y *Macranhinga ranzii* Alvarenga y Guilherme, 2003 estas dos últimas en Brasil (Alvarenga y Guilherme, 2003); en este último país, también hay materiales provisoriamente asignados a *An. grandis* y *An. fraileyi* (ver Alvarenga y Guilherme, 2003). *Macranhinga paranensis* Noriega, 1992 se registra también en Argentina (Noriega, 1992), al igual que *Ma. ranzii* (ver Noriega y Agnolin, 2008), el resto más antiguo asignado a *Giganhinga* (ver Areta *et al.*, 2007) y también hay registros con dudas de *An. minuta* (Noriega y Agnolin, 2008). La especie actual *An. melanogaster* está registrada con dudas desde el Mioceno tardío en Etiopía y Chad (Louchart *et al.*, 2004, 2008). Un registro de *Anhinga* indeterminada se dio a conocer para esta edad en Emiratos Árabes Unidos (Stewart y Beech, 2006).

Para el lapso Mio-Plioceno en Libia se dieron a conocer materiales de *Anhinga* (ver Ballmann, 1987) que posteriormente fueron asignados provisoriamente a *An. pannonica* (ver Alvarenga, 1995; Louchart *et al.*, 2008).

Para sedimentos atribuidos al Plioceno temprano se cuenta con el registro único de *Anhinga malagurala* Mackness, 1995 en Australia (Mackness, 1995).

Para el Plioceno tardío se conoce la especie *Anhinga hadarensis* Brodkorb y Mourer-Chauviré, 1982, que se halló en Etiopía y Tanzania (Brodkorb y Mourer-Chauviré, 1982); además, se halló en Uruguay a *Giganhinga kiyuensis* Rinderknecht y Noriega, 2002 y cuya unidad portadora podría alcanzar una edad Pleistoceno medio (ver Capítulo III, Procedencia estratigráfica y geográfica).

En sedimentos del Cuaternario, existen registros para el Pleistoceno temprano de *Anhinga beckeri* Emslie, 1998 y de *Anhinga anhinga* en Estados Unidos (Woolfenden, 1959; McCoy, 1963; Alvarez, 1977; Ritchie 1980). Además se conoce el registro más antiguo de *An. novaehollandiae* en Australia (Miller, 1966). *Anhinga parva* De Vis 1888 se dio a conocer en Australia, pero posteriormente se estableció su sinonimia con un falacrocorácido (ver Miller, 1966). Para este momento además se dio a conocer a *Anhinga nana* (Newton y Gadow, 1893) hallada en Mauricio y Madagascar (Andrews, 1897); posteriormente esta especie se consideró como una forma de Phalacrocoracidae (ver Olson, 1975).

En sedimentos atribuidos al Pleistoceno medio se halló a *An. melanogaster* en Etiopía (Louchart, 2008) y *An. anhinga* en Estados Unidos (Ritchie, 1980).

Para el Pleistoceno tardío se había dado a conocer a *Anhinga laticeps* De Vis, 1905 en Australia, pero esta especie posteriormente se pasó a sinonimia de *An. novaehollandiae* (ver Mackness y Van Tets, 1995); además en este país se dieron a conocer restos de *An. novaehollandiae* (e.g., Miller, 1966; McNamara, 1990). La especie actual *Anhinga anhinga* se registró para esta edad en Estados Unidos (Woolfenden, 1959; McCoy, 1963). Además hay registros de *Anhinga anhinga* pertenecientes a esta edad o quizás al Holoceno, en México (Álvarez, 1977).

Finalmente, restos holocenos asignados a *An. anhinga* son conocidos para EEUU (Neil *et al.*, 1956).

Problemáticas detectadas

Esta diversidad de formas que habitaron América del Sur no se condice con la actual; además, las revisiones sistemáticas que se realizaron con estos taxones no han incluido a todas las formas. En este escenario, se propuso realizar una revisión de la familia acotada a las especies de América del Sur, a fin de evaluar integralmente su paleodiversidad en este subcontinente.

Por otra parte, las relaciones filogenéticas entre los taxones reconocidos no están completamente esclarecidas, debido a que en el primer intento de establecerlas no se contaba con los taxones fundados más recientemente. Así, en el marco de esta tesis, también se propone elaborar un nuevo estudio filogenético con toda la diversidad de anhingas fósiles de América del Sur, para definir las relaciones entre estas especies.

Por último, el hecho que muchos de estos taxones encontrados en América del Sur hayan coexistido, implica que cada uno habría poseído adaptaciones que le posibilitaron la ocupación de diferentes nichos; en este sentido, existen intentos parciales de inferir la paleobiología de alguna de estas especies (Noriega, 2001), pero los mismos no resultan suficientes para comprender el escenario general. Por ello, se pretende abordar en esta tesis esta temática mediante estimaciones de masas corporales y parámetros locomotores, inferencias miológicas y comparaciones de formas entre estas especies, para así proponer respuestas a este escenario.

En este contexto, los objetivos e hipótesis que se ha planteado para el desarrollo de esta tesis doctoral, los cuales serán abordados en cada uno de los capítulos, se enumeran a continuación.

Objetivos e hipótesis

Objetivo general. Dilucidar la historia evolutiva y el rol de los Anhingidae en los ecosistemas neógenos de Argentina, Brasil, Uruguay y Chile.

Objetivos específicos e hipótesis

Las hipótesis de trabajo han sido agrupadas de acuerdo a los cuatro objetivos específicos y la metodología a ser empleada para testar cada una de ellas se explica en el apartado siguiente.

Objetivo 1. Revisar la sistemática de las anhingas fósiles de América del Sur.

H1 *Anhinga fraileyi* es una especie válida del género *Macranhinga*.

H2 *Anhinga minuta* es una especie inválida basada en ejemplares juveniles (holotipo y material referido).

Objetivo 2. Establecer las relaciones filogenéticas entre las anhingas fósiles de América del Sur.

H1 *Meganhinga chilensis*, *Macranhinga paranensis*, *Ma.ranzii* y *Giganhinga kiyuensis* son miembros de un linaje, producto de una radiación de anhingas gigantes del Mioceno de América del Sur.

H2 *Anhinga grandis* es más próximo filogenéticamente a las formas actuales (*An. anhinga* y *An. melanogaster*) que al clado de *Meganhinga* + *Macranhinga* + *Giganhinga*.

Objetivo 3. Determinar la masa corporal y hábitos locomotores de las anhingas de América del Sur.

H1 *Meganhinga* y *Macranhinga* desarrollaban un vuelo batido similar al de los actuales Phalacrocoracidae, con menor capacidad de planeo que las anhingas vivientes.

H2 *Giganhinga kiyuensis* era una forma altamente especializada para el buceo y carecía de la capacidad de vuelo.

Objetivo 4. Establecer el rol de los Anhingidae en los ecosistemas cenozoicos sudamericanos y sus relaciones con los demás taxones presentes en la fauna acompañante.

H1 Los anhíngidos del Neógeno sudamericano ocupaban una posición en las cadenas tróficas similar a la de los representantes actuales de la familia.

H2 Las interrelaciones con otros grupos de depredadores especializados en la piscivoría en los paleoecosistemas de Amazonia y Mesopotamia, como los reptiles crocodrilianos y cetáceos odontocetos, fueron similares a las actuales, aunque evidenciaron una mayor partición de nichos concomitante con la existencia de una mayor diversidad taxonómica y morfológica en unos y otros.

H3 La diversidad y heterogeneidad de ambientes explica la variedad de nichos ecológicos entre los anhíngidos del Neógeno sudamericano.

Capítulo II. Materiales y métodos

Se brinda a continuación un listado de los materiales fósiles estudiados y de aquellos que no fueron contemplados para esta tesis (con la justificación de su exclusión en cada caso) y otro correspondiente a los ejemplares actuales utilizados. Posteriormente se aclaran las abreviaturas utilizadas, el esquema cronoestratigráfico y nomenclatura anatómica seguida (osteológica, artrológica y miológica). Se detallan las medidas tomadas y la forma de estimar medidas de porciones de hueso no conservadas en los fósiles. Luego se definen los criterios sistemáticos utilizados y la forma de determinar la edad que poseería un material fósil. Se detalla el método filogenético seguido, programa utilizado y los caracteres relevados. Además se describe como se realizó el estudio osteohistológico y cómo se calcularon las masas corporales a partir de los materiales fósiles. Se detalla la forma de reconstruir la musculatura a partir de los fósiles. Por último, se describen las formas de inferir los hábitos locomotores, ya sea mediante el cálculo de parámetros alares, morfometría lineal y geométrica.

Materiales de aves actuales utilizados

A continuación se detallan los especímenes fósiles y actuales estudiados en la presente tesis.

Materiales fósiles estudiados, con su asignación original

Anhinga minuta: UFAC-4720, 4719.

Liptornis hesternus: BMNH-A599

Macranhinga paranensis: CICYTTP-PV-A-2-242, 243, FCP-V-A-006, MACN-PV 12281, 12292, 12293, 12736, 12741, 12747, 12748, 12750, 13299, 13507, 14363, 14364, 14365, 14366, 14370, 14380, MLP-PV 41-XII-13-929, MLP-PV 88-IX-20-1, 2, 3,4, 5,10,11, 12, 15, 18.

Macranhinga ranzii: MACN-PV 14371, UFAC 2212, 2235, 3522, 3523, 3640, 4034, 4108, 4860.

Anhinga fraileyi: LACM 135356, 135362

Meganhinga chilensis: SGO-PV 4001-A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L M, N, O, P, Q, 4002, 22212 a, b.

Anhinga cf. *An. grandis*: UFAC 4721

Anhinga cf. *An. fraileyi*: UFAC 4562

Gigahinga kiyuensis: MNHN 1632

Cf. *Gigahinga*: MACN-PV 12179

Anhingidae indeterminado: MACN-PV 13508, MACN-PV 14379, MACN-PV 13510, MACN-PV 14373, MLP-PV 88-IX-20-7, MLP-PV 88-IX-20-8.

Materiales fósiles no incluidos en este estudio

Macranhinga sp., dados a conocer por Cenizo y Agnolín (2010): GHUNLPam 14932-3, 14933-3. Aclaración: se decidió no revisar estos materiales ya que se hallan rodados y muy mal preservados, imposibilitando una certera determinación sistemática de los mismos.

Anhinga cf. *An. grandis*, dados a conocer por Rasmussen y Kay (1992): IGM 183485, 183549. Aclaración: estos materiales no fueron estudiados ya que no se planteó revisar materiales de Colombia (ver objetivo general, Capítulo I, Introducción).

Anhinga fraileyi, dados a conocer por Campbell (1996): LACM 135357, 135358, 135359, 135360, 135361, 135363. Aclaración: desafortunadamente no se pudo acceder a los materiales ni a fotografías de estos.

Ejemplares actuales estudiados

Suliformes

Anhingidae

-*Anhinga anhinga* (Linnaeus, 1766): MACN 54828, 54807, MNHNP s/nº 1, , MHNT 2856, 882, 924, 25, 1039.

-*An. melanogaster* (Gould, 1847): MNHT 1195, 1210.

Phalacrocoracidae

-*Phalacrocorax brasilianus* (Gmelin, 1789): CPRV s/nº 1, MACN 54413, MUSM 26485, SGO-4626,5027.

-*Ph. gaimardi* (Lesson y Garnot, 1828): SGO-5054

-*Ph. auritus* (Lesson, 1831): MACN 54466

-*Ph. magellanicus* (Gmelin, 1789): SGO-5069

-*Leucocarbo bougainvillii* (Lesson, 1837): MUSM 11000, 22557, SGO-5106, UCH-ZV 029

Sulidae

-*Morus bassanus* (Linnaeus, 1758): MACN 54724, MHNT 24

-*Sula leucogaster* (Boddaert, 1783): MHNT 10156

-*Sula variegata* (Tschudi, 1843): UCHZV 157

Fregatidae

-*Fregata magnificens* Mathews, 1914: MHNT780

Pelecaniformes

Pelecanidae

-*Pelecanus onocrotalus* Linnaeus, 1758: MHNT 1979

Podicipediformes

Podicipedidae

-*Podiceps major* (Boddaert, 1783): CICYTTP-ZV-APOD-, MACN 68750

-*Rollandia rolland* (Gaimard, 1823): CICYTTP-ZV-APOD-110

-*Podiceps cristatus* (Linnaeus, 1758): MACN 54708

-*Aechmophorus occipitalis* (Lawrence, 1858): MACN 54460

Gruiformes

Helionithidae

-*Heliornis fulica* (Boddaert, 1783): MHNT 353

Gaviiformes

Gaviidae

-*Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763): MHNT 228

Ardeiformes

Ardeidae

-*Nycticorax nycticorax* (Linnaeus, 1758): CICYTTP-ZV-AAR-66

-*Bubuculus ibis* (Linnaeus, 1758): CICYTTP-ZV-AAR-69

Procelariiformes

Procelariidae

-*Macronectes giganteus* (Gmelin JF, 1789): CICYTTP-ZV-PRO-98

Anseriformes

Anatidae

- Amazonetta brasiliensis* (Gmelin JF, 1789): CICYTTP-ZV-AN-62
- Branta canadensis* (Linnaeus, 1758): MHNT 10069
- Cygnus olor* (Gmelin JF, 1789): MACN 68033
- Oxyura jamaicensis* (Gmelin JF, 1789): MACN 54478
- Tachyeres leucocephalus* Humphrey y Thompson, 1981: MACN 52863
- Chloephaga picta* (Gmelin JF, 1789): MACN 68581

Columbiformes

Columbidae

- Patagioenas picazuro* (Temminck, 1813): CICYTTP-ZV-ACO-56

Strigiformes

Strigidae

- Athene cunicularia* (Molina, 1782): CICYTTP-ZV-AST-86

Charadriiformes

Stercorariidae

- *Stercorarius skua* (Brünnich, 1764): MACN 54420

Laridae

- Larus dominicanus* Lichtenstein, MHK, 1823: MACN 54838
- *Sterna hirundinacea* Lesson, 1831: MACN 54661

Scolopacidae

- Tringa flavipes* (Gmelin, JF, 1789): MACN 67218

Gruiformes

Aramidae

- Aramus guarauna* (Linnaeus, 1766): CICYTTP-ZV-AGR-77

Rallidae

- Fulica rufifrons* Philippi y Landbeck, 1861: CICYTTP-ZV-AGR-8

Sphenisciformes

Spheniscidae

- Pygoscelis adeliae* (Hombron y Jacquinot, 1841): CICYTTP-ZV-ASPHE-106
- Pygoscelis papua* (Forster JR, 1781): CICYTTP-ZV-ASPHE-105

Falconiformes

Falconidae

-*Caracara plancus* (Miller, JF, 1777): CICYTTP-ZV-AFAL-104

Piciformes

Ramphastidae

-*Ramphastos toco* Statius Müller, 1776: CICYTTP-ZV-API-92

Galliformes

Cracidae

-*Penelope purpurascens* Wagler, 1830: MACN 54506

-*Crax fasciolata* von Spix, 1825: MACN 16839

Tinamiformes

Tinamidae

-*Rhynchotus rufescens* (Temminck, 1815): MACN 68095

-*Nothoprocta cinerascens* (Burmeister, 1860): MACN 68062

Abreviaturas institucionales

BMNH: Natural History Museum (=British Museum of Natural History; Londres, Gran Londres, Gran Bretaña).

CICyTTP: Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (Diamante, Entre Ríos, Argentina).

CPRV: Colección Privada de Raúl Vezzosi (Santa Fe, Santa Fe, Argentina).

FCP: Fundación Casa del Pueblo (Firmat, Santa Fe, Argentina).

GHUNLPam: Cátedra de Geología Histórica, Universidad Nacional de La Pampa (Santa Rosa, La Pampa, Argentina).

IGM: Instituto de Investigaciones en Geociencias, Minería y Química, Museo Geológico (Bogotá, Capital, Colombia).

LACM: Natural History Museum Los Ángeles (Los Ángeles, California, Estados Unidos de Norteamérica).

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina).

MHNT: Museo de Historia Natural de Taubaté (Taubaté, São Paulo, Brasil).

MLP-PV: Museo de La Plata, colección División Paleontología de Vertebrados (La Plata, Buenos Aires, Argentina).

MNHN: Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo (Montevideo, Montevideo, Uruguay).

MNHNP: Museo Nacional de Historia Natural de Paraguay (Asunción, Distrito Capital, Paraguay).

MUSM: Museo de Historia Natural de San Marcos (Lima, Lima, Perú).

SGO: Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile (Santiago de Chile, Región Metropolitana de Santiago, Chile).

UCH-ZV: Universidad de Chile, colección zoología de vertebrados (Santiago de Chile, Región Metropolitana de Santiago, Chile).

UFAC: Universidad Federal de Acre (Rio Branco, Acre, Brasil).

USNM: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, (Washington, Distrito de Columbia, Estados Unidos).

Abreviaturas

cm: centímetro

Fm: Formación

ka: miles de años

kg: kilogramo

km: kilómetro

lig.: *ligamentum* (ligamento)

m: metro

m.: *musculus* (músculo)

Ma: millones de años

mm: milímetro

mm.: *musculi* (músculos)

s: segundo

Esquema cronoestratigráfico

El esquema cronoestratigráfico de Pisos/Edades de referencia que se siguió en esta tesis fue el internacional, propuesto por Gradstein *et al.* (2012; Figura 1).

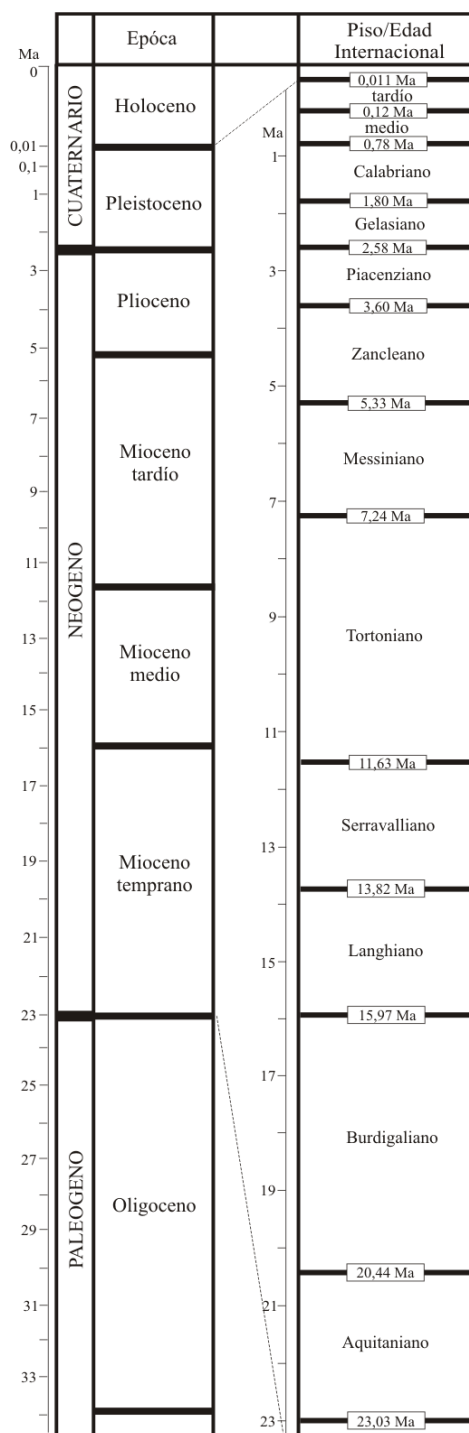


Figura 1. Cuadro estratigráfico internacional (modificado de Gradstein *et al.*, 2012).

Nomenclatura anatómica utilizada

Para las descripciones se siguió la terminología osteológica propuesta por Baumel y Witmer (1993), la artrológica de Baumel y Raikow (1993) y la miológica de Vanden Berge y Zweers (1993). En las descripciones comparativas se incluyó a *Phalacrocorax brasilianus* dado que permite establecer los caracteres que serían propios de los anhíngidos y que no se encuentran presentes en otras familias relacionadas. Al momento de realizar comparaciones entre las vértebras cervicales de anhíngidos y falacrocorácidos se tuvo en cuenta la diferencia en el número de cervicales, puesto que la primer familia posee 20 (Garrod, 1876) y la segunda 18 (Gadow, 1902; Ono, 1980), lo cual impide establecer una clara homología entre cada vértebra. Para resolver este inconveniente, primero se ubicó el sector de pertenencia en la columna, siguiendo la propuesta de Zusi y Storer (1969). Estos autores establecieron tres secciones considerando el tipo de flexión que se ejerce sobre las vértebras: la sección I es capaz de moverse más en dirección ventral; la sección II posee una flexión más dorsal; y la sección III posee tanto flexión ventral como dorsal. Una vez establecida la sección, se compararon las vértebras de las aningas y cormoranes desde un punto de vista funcional. Esto solo debió resolverse para el caso de las vértebras cervicales, ya que en las restantes series de vértebras existe el mismo número de vértebras entre estas dos familias (Owre, 1967).

Medidas tomadas

La mayoría de las medidas se tomaron siguiendo la propuesta de autores previos para el caso de las vértebras (Rasmussen y Kay, 1992; Campbell, 1996; Alvarenga y Guilherme, 2003; Diederle *et al.*, 2012), coracoides (Ono, 1980; Brodkorb y Mourer-Chauviré, 1982), húmeros (Owre, 1967; Becker, 1986, 1987; Emslie, 1998; Campbell, 1996; Louchart *et al.*, 2008), ulna (Emslie, 1998), carpometacarpo (Brodkorb y Mourer-Chauviré, 1982; Becker, 1987; Mackness, 1995; Noriega, 2002), cintura pélvica+sinsacro (Noriega, 2002; Rinderknecht y Noriega, 2002), fémur (Owre, 1967; Mackness, 1995; Noriega, 2002), tibiotarso (Owre, 1967; Brodkorb y Mourer-Chauviré, 1982; Noriega, 2002), y tarsometatarso (Owre, 1967). Las medidas se tomaron con un Calibre Vernier de 0.01 mm de incremento y se expresaron en milímetros.

Vértebras (Figura 2)

VL: largo del *corpus vertebrae* medido a través de la línea media ventral, tomado entre las *facies articularis*.

VAZA: ancho entre las *facies articularis* de las *zygapophysis cranialis*, tomado entre sus extremos anteriores.

VAA: ancho máximo anterior sobre la *facies articularis cranialis*, tomado entre sus laterales.

VAP: ancho máximo posterior sobre la *facies articularis caudalis*, tomado entre sus laterales.

VAZP: ancho entre las *facies articularis* de las *zygapophysis caudalis*, tomado entre sus extremos posteriores.

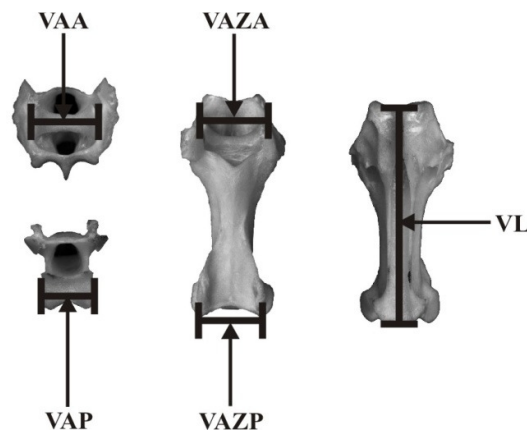


Figura 2. Medidas de vértebras.

Coracoides (Figura 3)

COL: longitud máxima del coracoides medida entre el extremo proximal del *processus acrocoracoideus* y el extremo distal, entre la *facies articularis sternalis* y el *processus lateralis*.

COLM: longitud medial del coracoides medida entre *angulus medialis* y el extremo dorsal del *processus acrocoracoideus*.

COAV: ancho distal del coracoides medido desde el *processus lateralis* hasta el *angulus medialis*.

COLS: longitud máxima de la *facies articularis sternalis*.

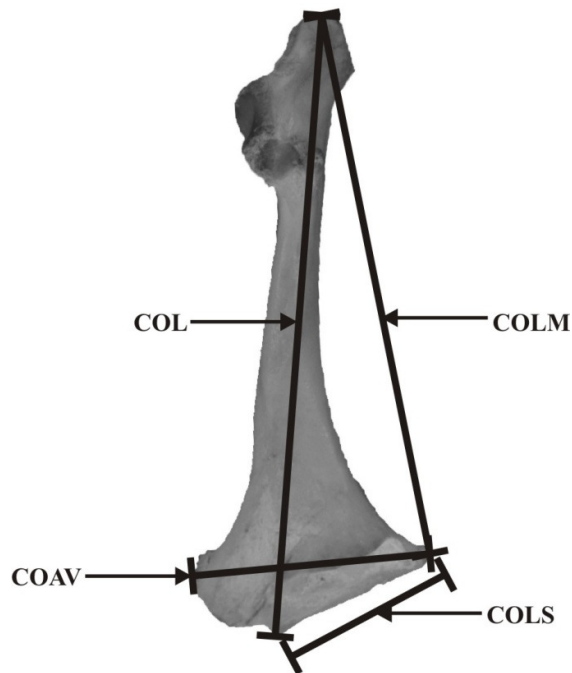


Figura 3. Medidas de coracoides.

Húmero (Figura 4)

HL: largo del húmero tomado desde el *caput humeri* hasta la parte distal del *condylus dorsalis*.

HAP: ancho proximal del húmero medido desde la parte más ventral (zona de transición entre la *crista bicipitalis* y el *tuberculum ventrale*) trazando una línea perpendicular al eje próximo-distal hasta la *crista deltopectoralis*.

HAC: ancho mínimo del *corpus humeri*, tomado latero-medialmente.

HPC: profundidad mínima del *corpus humeri*, tomada antero-posteriormente.

HCC: circunferencia mínima del *corpus humeri*.

HAD: ancho distal del húmero medido desde el *epicondylus ventralis* trazando una línea perpendicular al eje próximo-distal hasta el *epicondylus dorsalis*.

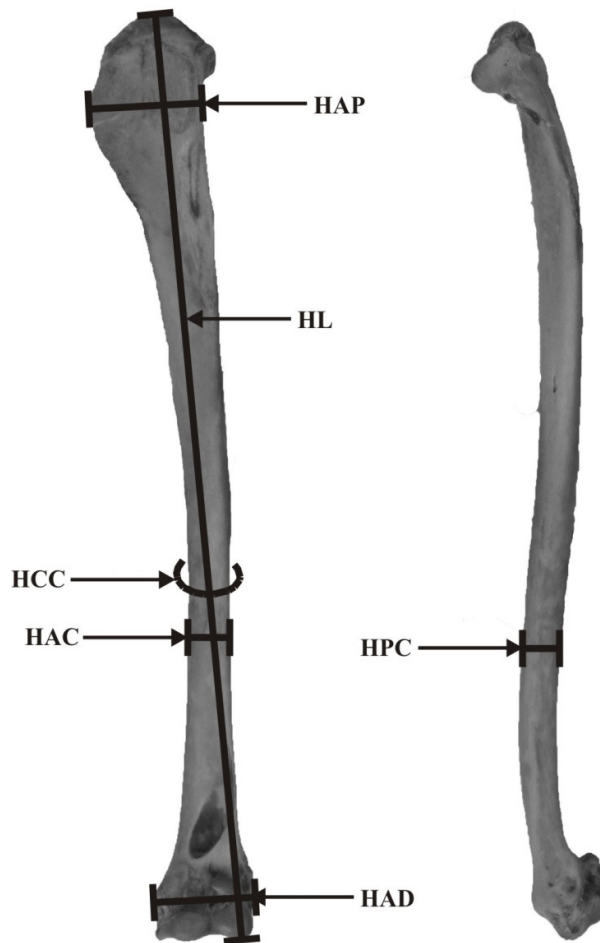


Figura 4. Medidas de húmero

Ulna (Figura 5)

UL: longitud máxima de la ulna, tomada desde el olecranon hasta el *condylus dorso-ulnaris*.

UAP: ancho proximal de la ulna tomado desde el lado dorsal de la *cotyla dorsalis* y el borde ventral de la *cotyla ventralis*.

UAC: ancho máximo del *corpus ulnae* proximal medido entre la base del *tuberculum ligamentum collaterale ventralis* trazando una línea perpendicular al eje próximo-distal hasta la base de la *cotyla dorsalis*.

UPC: profundidad máxima perpendicular al UAC.

UAD: ancho distal medido antero-posteriormente entre el *condylus dorso-ulnaris* y el *tuberculum carpale* (perpendicular al ancho proximal).

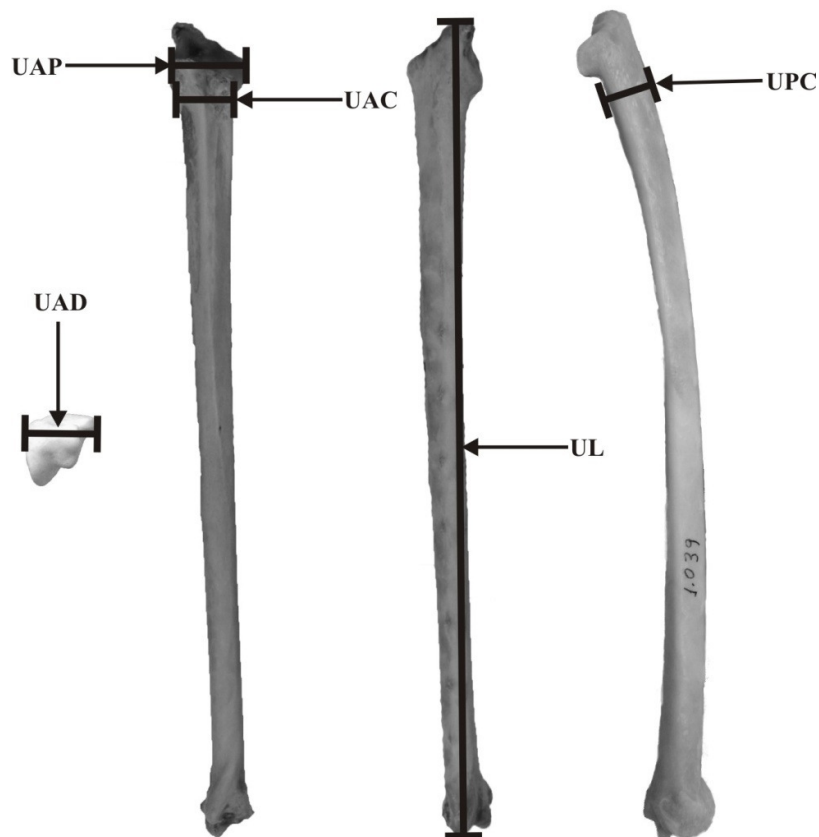


Figura 5. Medidas de ulna

Carpometacarpo (Figura 6)

CL: longitud del carpometacarpo, tomado entre la superficie articular más proximal de la *trochlea carpalis* hasta la *facies articularis* del *os metacarpale majus*.

CAP: ancho proximal del carpometacarpo, medido desde el borde posterior de la *trochlea carpalis* hasta el extremo del *processus extensorius*.

CAT: ancho de la *trochlea carpalis* medido ventro-dorsalmente

CAC: ancho mínimo del *corpus os metacarpale majus* antero-posteriormente.

CPC: profundidad mínima del *corpus os metacarpale majus* ventro-dorsalmente.

CAD: ancho distal del carpometacarpo, trazando una línea perpendicular al eje próximo-distal desde el borde posterior de la *facies articularis* del *os metacarpale minus* hasta el borde anterior del *os metacarpale majus*.

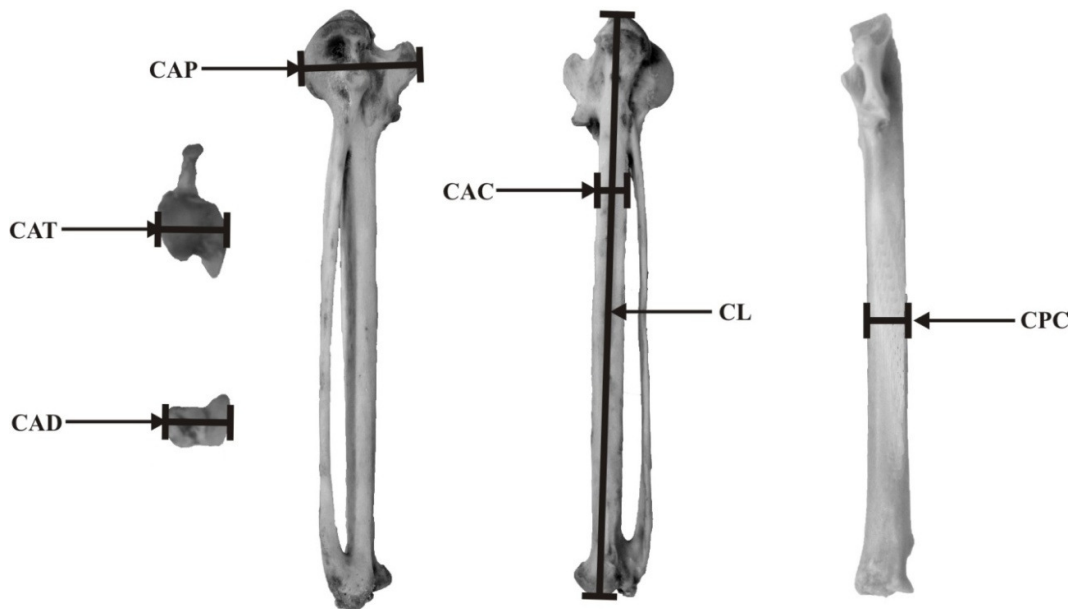


Figura 6. Medidas de carpometacarpo

Cintura pélvica+sinsacro (Figura 7)

PSAV: ancho máximo del *corpus vertebrae* de la primera vértebra sinsacral, tomado entre los bordes más laterales de la *facies articularis cranialis*.

PSLP: longitud de la parte preacetabular, tomada entre el *corpus vertebrae* de la primera vértebra sinsacral y la parte anterior del pubis.

PSAP: ancho mínimo de la pelvis preacetabular.

PSAA: ancho entre los extremos de los *processus antitrochanterici* de la cintura pélvica.

PSLA: máxima longitud de la articulación del *antitrochanter* tomada medialmente.

PSAF: ancho entre las *foramina acetabuli* tomada ventralmente entre los bordes mediales de estas.

PSDF: diámetro interno del *foramen acetabuli*, tomado medialmente sobre el eje antero-posterior de este.

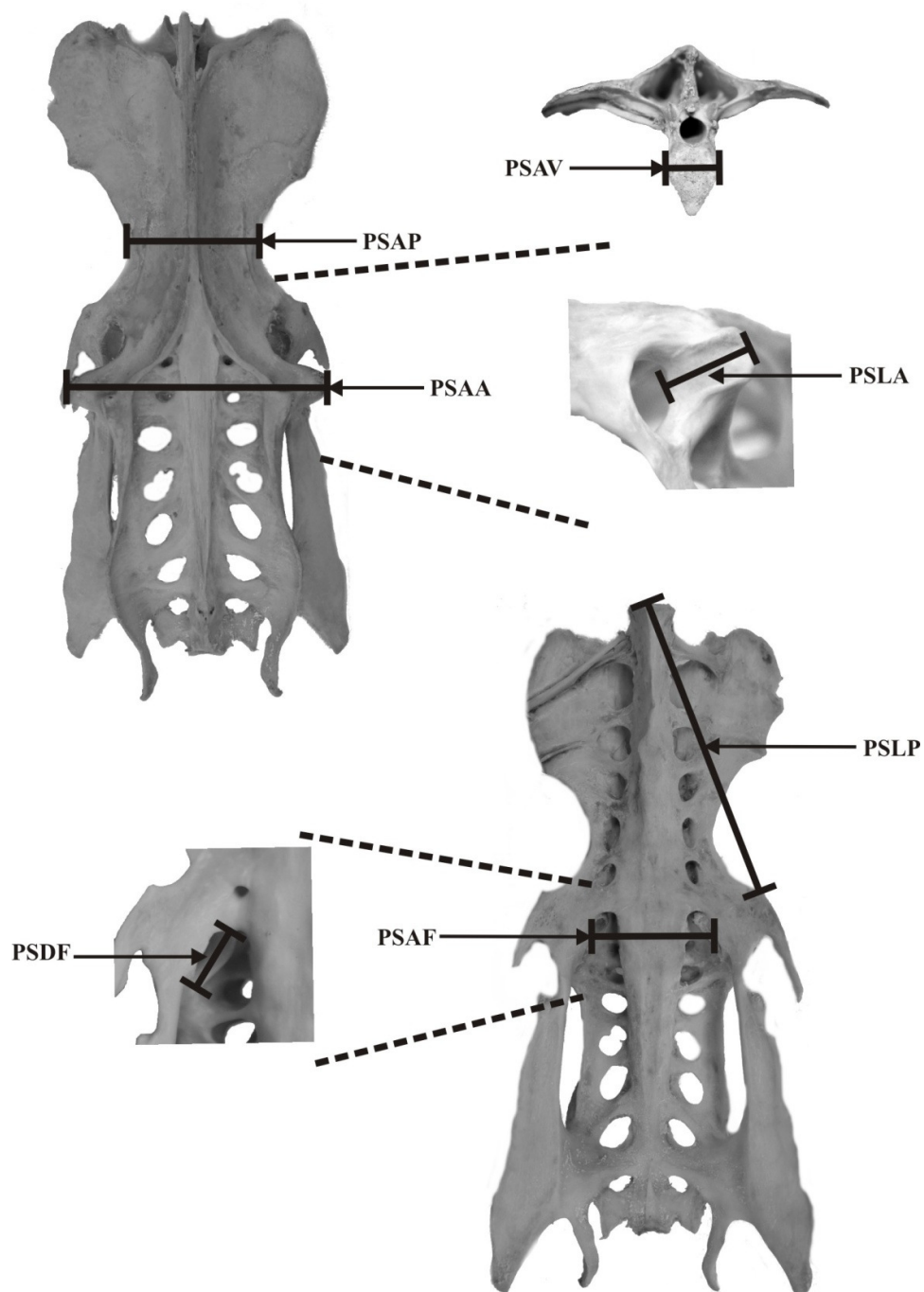


Figura 7. Medidas de cintura pélvica+sinsacro

Fémur (Figura 8)

FL: longitud del fémur tomado desde la *crista trochanteris* hasta el *condylus lateralis*.

FAP: ancho proximal del fémur, medidolatero-medialmente entre el *caput femoris* y el borde lateral al *trochanter femoris*.

FPT: prominencia de la *crista trochanteris* del fémur

FDC: diámetro del *caput femoris*, siguiendo el eje próximo-distal.

FAC: ancho mínimo del *corpus femoris* latero-medialmente, al nivel del FPC.

FPC: profundidad mínima del *corpus femoris*, tomada antero-posteriormente.

FCC: circunferencia mínima del *corpus femoris*.

FAD: ancho distal del fémur, tomado entre los laterales de los *condyli*.

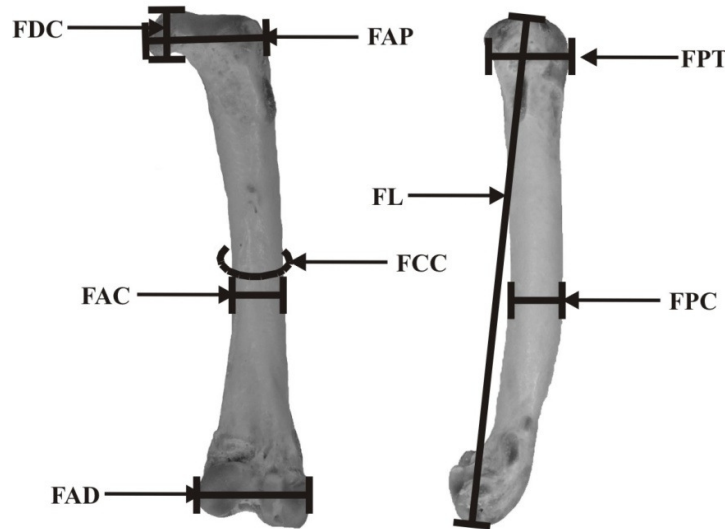


Figura 8. Medidas de fémur

Tibiotarso (Figura 9)

TBL: longitud del tibiotarso, obtenido desde el *area interarticularis* y hasta el *condylus medialis*.

TBAP: ancho proximal del tibiotarso, tomado entre los bordes de las *facies articularis*.

TBPC: profundidad mínima del *corpus tibiotarsi*, medida antero-posteriormente.

TBAC: ancho mínimo del *corpus tibiotarsi*, tomado latero-medialmente.

TBCC: circunferencia mínima del *corpus tibiotarsi*.

TBAD: ancho distal del tibiotarso, medido latero-medialmente entre los *epicondyli*.

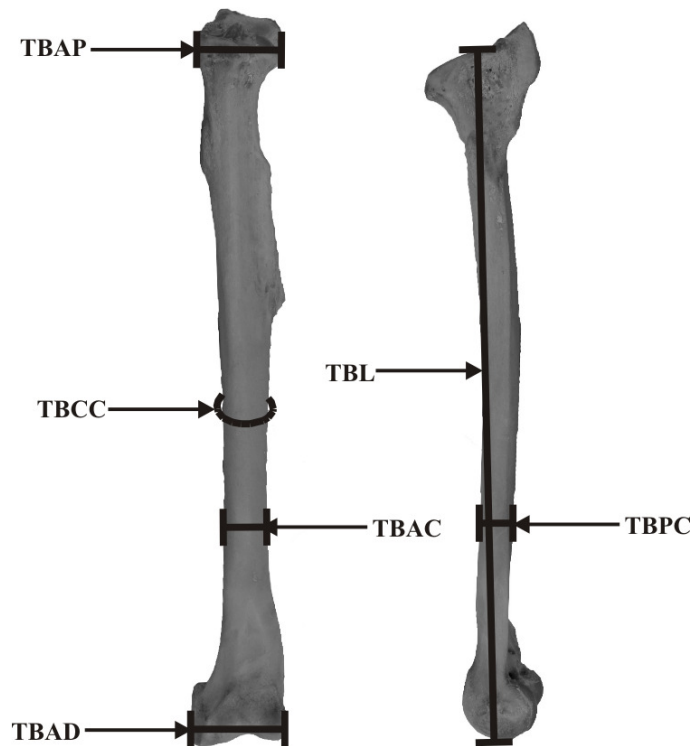


Figura 9. Medidas de tibiotalso

Tarsometatarso (Figura 10)

TTL: longitud del tarsometatarso, tomado desde la *eminencia intercotylaris* hasta la *trochlea metatarsi* III.

TTAP: ancho proximal del tarsometatarso tomado entre las *cotylae*.

TTLH: longitud del *hypotarsus*, medido entre el borde anterior de la *cotyla medialis* y el extremo posterior del *hypotarsus*.

TTAT: ancho de la *trochlea metatarsi* III tomado en su extremo distal.

TTLT: longitud de la *trochlea metatarsi* III tomado próximo-distalmente en la cara posterior.

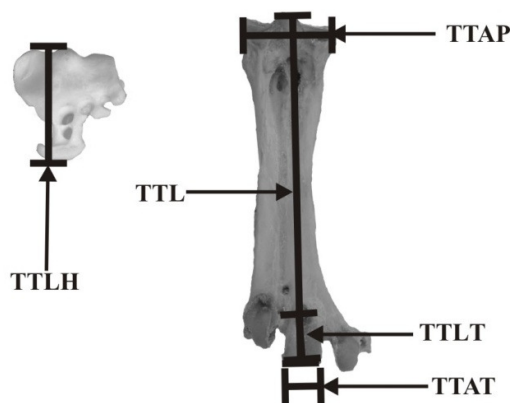


Figura 10. Medidas de tarsometatarso

Estimación de medidas faltantes en fósiles

Debido a que ciertos elementos se hallaron incompletos, se recurrió a estimar la medida faltante mediante la extrapolación directa a partir de restos homólogos de la misma especie. En los casos en lo que esto último no se pudo hacer, la estimación se realizó mediante regresiones lineales.

Criterios sistemáticos

Las categorías sistemáticas de los grupos y especies de aves actuales citados en esta tesis se ajustaron a la propuesta sistemática de Gill y Donsker (2014), correspondiente a la World Bird List (versión 4.4) elaborada por la World Ornithologists' Union. Sin embargo, no se siguió en el caso de las anhingas actuales, puesto que teniendo en cuenta que a nivel óseo solo se hallaron diferencias entre *An. anhinga* y *An. melanogaster* (e.g., Beddard, 1892; Harrison, 1978; Brodkorb y Mourer-Chauviré, 1982; Olson, 1985; Becker, 1986, 1987; Louchart et al., 2004; Worthy, 2012), se optó por seguir otras propuestas sistemáticas (Orta, 1992; Johnsgard, 1993; Dickinson, 2003).

Debido a que los materiales aquí estudiados en su mayoría se trataron de restos aislados no asociados y fragmentarios, se puso a prueba las asignaciones de los materiales de cada especie. Ante esta situación, se emplearon diferentes criterios de manera alternativa para la asignación sistemática de restos no homólogos, verificando que se cumplan algunas de las siguientes situaciones: 1. Que se compruebe una manifiesta correspondencia morfológica entre las articulaciones del elementos a asignar (solo usado para asignar tibiotarsos que articularan con tarsometatarsos-holotipos-

Figura 50); 2. Cuando un carácter único para el género ha sido establecido en el holotipo y se identifica en el resto a asignar (*e.g.*, similitud en la proporción de hueso cortical, Figura 79). 3. Cuando las proporciones de las longitudes de los elementos comparados fueran las esperadas de acuerdo a lo observado en las especies actuales (Figura 49). Posteriormente se analizaron las variaciones cuali- y cuantitativas en las especies actuales (ver Ono, 1980; Warheit, 1992) a fines de determinar las variaciones intra- e interespecíficas para cada uno de los caracteres estudiados (Simpson, 1941, 1943; Wiley, 1981). Estos análisis generaron el marco de referencia necesario para establecer el grado de variación esperable en los fósiles. Por último, se procedió a redefinir y delimitar las especies. Las diagnósis que se elaboraron para los géneros incluyeron caracteres exclusivos, mientras que para aquellas de las especies, se utilizaron caracteres exclusivos y no exclusivos.

Determinaciones ontogenéticas

El registro fósil de Anhingidae en América del Sur está integrado por restos disociados que corresponden a individuos en distintos estadios ontogenéticos. Para evitar una errónea evaluación de la riqueza de especies, se establecieron previamente los estadios ontogenéticos presentes en la muestra. Como indicadores ontogenéticos se consideraron: los grados de osificación de las articulaciones o suturas entre huesos, la fusión de las epífisis y la textura del hueso periostial. Debido a que la mayoría de los restos fósiles suelen presentar claros signos de deterioro y fragmentación *postmortem*, se hizo más hincapié en la textura de la diáfisis, ya que no sufre considerables alteraciones, no requieren destruir el material y las texturas cambian progresivamente a través del tiempo de manera ininterrumpida (Bennett, 1993; Tumarkin-Deratzian *et al.*, 2006, 2007); además es independiente del tamaño corporal, y por ende, elude aquellas variaciones individuales de crecimiento en adultos menores en tamaño que los vuelvan casi indistinguible de juveniles o subadultos (Horner y Padian, 2004; Sander y Klein, 2005; Bybee *et al.*, 2006; Tumarkin-Deratzian *et al.*, 2006).

Se utilizó como guía de identificación de texturas la contribución de Tumarkin-Deratzian *et al.* (2006) y se complementó con el estudio de Watanabe y Matsuoka (2013). En estos trabajos se presenta una detallada descripción de las texturas óseas de la diáfisis y tamaños alcanzados en tres etapas ontogenéticas, vinculado con el grado de porosidad, estriación y rugosidad. Siguiendo a Tumarkin-Deratzian *et al.* (2006), el

estado juvenil le corresponde a aquellos individuos que luego del año de la eclosión no han alcanzado el tamaño del adulto; el estado subadulto le corresponde a aquellos individuos que alcanzan el tamaño adulto, pero que aún no poseen la total maduración del esqueleto; por último, al estado adulto lo representan aquellos individuos que han logrado el máximo tamaño particular de la especie y la total madurez del esqueleto. Los autores de estos trabajos encontraron que hay cierta superposición de texturas, especialmente entre subadultos y adultos; esto sumado a que los restos de aningas aquí estudiados están en gran medida rodados, impide una certera diferenciación entre subadultos y adultos; debido a este hecho, en esta tesis se consideró a ambos estadios como adultos.

Métodos filogenéticos

El análisis filogenético se efectuó con 13 taxones, pertenecientes a Anhingidae, Phalacrocoracidae y Sulidae. Se relevaron 27 caracteres cualitativos postcraneos, codificados en binarios (19) o multiestado (8). Se confeccionó una matriz de taxones por caracteres, sin ordenar los estados y con pesos iguales. Se codificaron cinco anhíngidos extintos (*Macranhinga paranensis*, *Ma. ranzii*, *Meganhinga chilensis*, *Giganhinga kiyuensis* y *Anhinga grandis*) y dos actuales (*Anhinga anhinga* y *An. melanogaster*); además, se incluyeron cuatro Phalacrocoracidae (*Phalacrocorax brasilianus*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus* y *Leucocarbo bougainvillii*) usualmente considerados como grupo hermano (ver Capítulo I, Introducción) y también un Sulidae (*Morus bassanus*). Se usó a *Fregata magnificens* (Fregatidae) para enraizar el árbol y polarizar los estados de los caracteres. La matriz de datos se analizó en el programa TNT (*Tree analysis using New Technology*) versión 1.1 (Goloboff *et al.*, 2003). Los cladogramas se construyeron mediante el principio de parsimonia (Edwards y Cavalli-Sforza, 1963), el cual busca la filogenia más probable del grupo y con menor número de cambios evolutivos (Camin y Sokal, 1965; Kluge y Farris, 1969). Se realizó una búsqueda exacta bajo pesos iguales y se utilizó la regla de colapsamiento de *minimum length*. Se hizo un consenso estricto para resumir la información no ambigua contenida en los árboles más parsimoniosos obtenidos luego de la búsqueda (Bremer, 1990).

Además se calcularon los índices de retención y consistencia particular para el árbol consenso.

Caracteres discretos utilizados en el presente análisis

Cintura pélvica+sinsacro (Figura 11)

Carácter 1. Primera vértebra preacetabular, *arcus vertebrae* en vista anterior

0: expandidos (*Ma. paranensis*, *Ma. kiyuensis*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

1: delgados (*An. anhinga*, *An. melanogaster*, *Ph. brasilianus*, *Ph. magellanicus*, *Ph. gaimardi* y *Le. bougainvillii*).

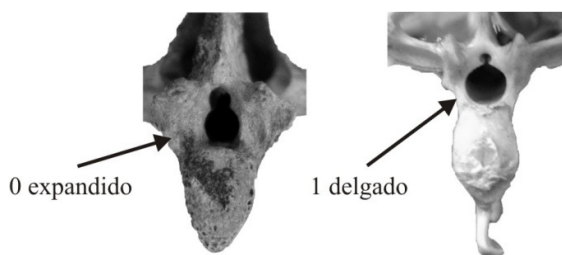


Figura 11. Carácter 1, primera vértebra preacetabular, *arcus vertebrae*, estados.

Carácter 2. Primera vértebra preacetabular, *foramen vertebrale* (Figura 12)

0: surco dorsal expandido (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *Ma. kiyuensis*, *An. melanogaster*, *Ph. brasilianus*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

1: surco dorsal reducido (*An. anhinga*).

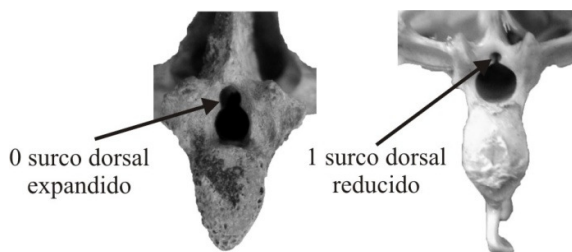


Figura 12. Carácter 2, primera vértebra preacetabular, *foramen vertebrale*, estados.

Carácter 3. Vértebras preacetabulares, *corpus vertebrae* (Figura 13)

0: tubulares (*Ma. kiyuensis* y *Fr. magnificens*).

1: medianamente comprimidas lateralmente (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Mo. bassanus*).

2: muy comprimidas lateralmente (*Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus* y *Le. bougainvillii*).

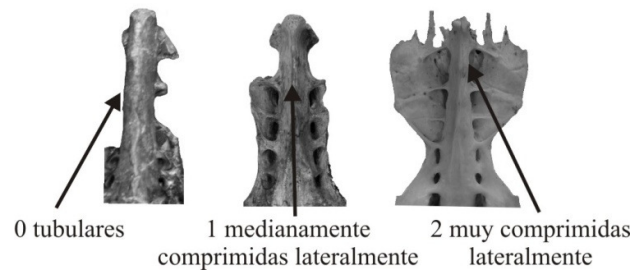


Figura 13. Carácter 3, Vértebras preacetabulares, *corpus vertebrae*, estados.

Carácter 4. Segunda vértebra preacetabular, *processus ventralis corporis* (modificado de Noriega y Alvarenga, 2002: carácter 18) (Figura 14)

0: ausente (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *Ma. kiyuensis*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

1: presente (*An. anhinga*, *An. melanogaster*, *Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus* y *Le. bougainvillii*).

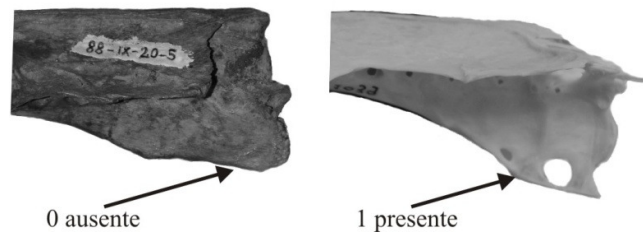


Figura 14. Carácter 4, segunda vértebra preacetabular, *processus ventralis corporis*, estados.

Carácter 5. Zona postacetabular de la pelvis, en vista dorsal (Figura 15)

0: angosta (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *Ma. kiyuensis*, *Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus* y *Le. bougainvillii*).

1: ancha (*An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Mo. bassanus*).

2: muy ancha (*Fr. magnificens*).

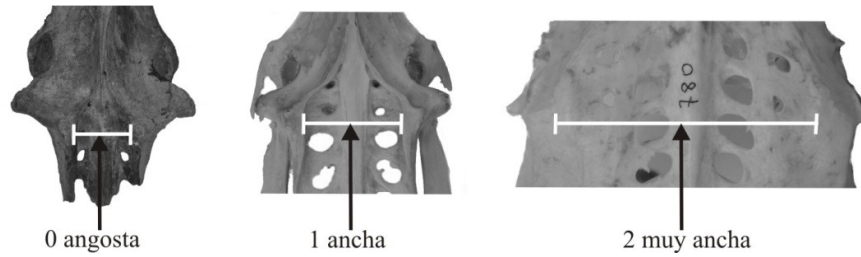


Figura 15. Carácter 5, zona postacetabular de la pelvis, estados.

Carácter 6. Vértabras postacetabulares, posición respecto al *foramen acetabuli* (Figura 16)

0: al nivel o ligeramente ventral al borde ventral del *foramen acetabuli* (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *Ma. kiyuensis*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Mo. bassanus*).

1: dorsal al borde ventral del *foramen acetabuli* (*Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii* y *Fr. magnificens*).

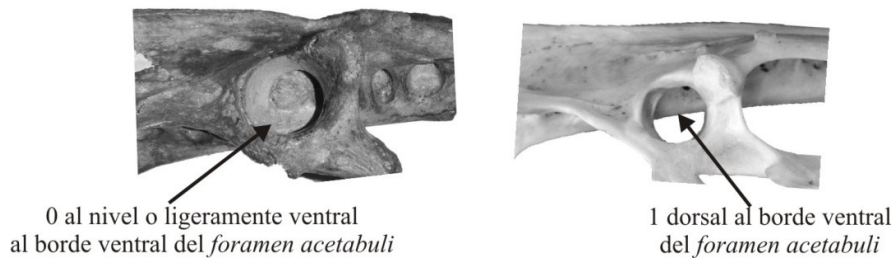


Figura 16. Carácter 6, vértebras postacetabulares, estados.

Carácter 7. *Cristae iliaca dorsalis*, altura posterior a la divergencia (Figura 17)

0: bien desarrolladas (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *Ma. kiyuensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*).

1: poco definidas (*Ph. brasiliensis*, *Ph. magellanicus*, *Ph. gaimardi*, *Le. bougainvillii*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

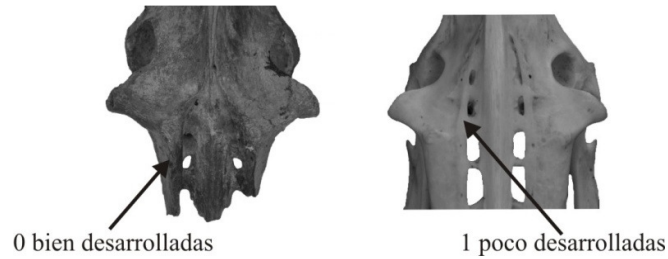


Figura 17. Carácter 7, *cristae iliaca dorsalis*, estados.

Carácter 8. *Cristae iliaca dorsalis*, divergencia (Figura 18)

0: posterior a la parte medial del *foramen acetabuli* (*Ma. paranensis*).

1: anterior al *foramen acetabuli* (*Ma. chilensis*, *Ma. kiyuensis*, *An. anhinga*, *An. melanogaster*, *Ph. brasilianus*, *Ph. magellanicus*, *Ph. gaimardi*, *Le. bougainvillii* y *Mo. bassanus*).

2: muy anterior (*Fr. magnificens*).

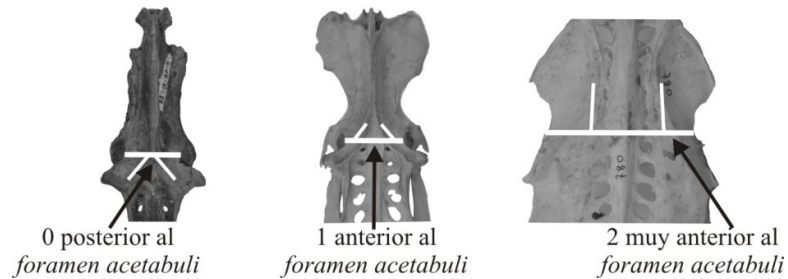


Figura 18. Carácter 8. *cristae iliaca dorsalis*, estados.

Carácter 9. *Vertex craniolateralis ilii* (sensu Livezey y Zusi, 2006), posición en vista dorsal (modificado de Noriega y Alvarenga, 2002: carácter 20) (Figura 19)

0: desplazados medialmente de los *antitrochanter* (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *Ma. kiyuensis*, *Ph. brasilianus*, *Ph. magellanicus*, *Ph. gaimardi* y *Le. bougainvillii*).

1: próximos a los *antitrochanter* (*An. anhinga*, *An. melanogaster*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

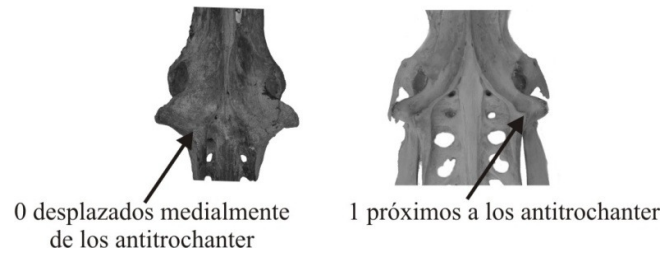


Figura 19 Carácter 9, *vertex craniolateralis ilii*, estados.

Fémur

Carácter 10. Neumaticidad del fémur, diáfisis (Figura 20)

0: hueso cortical presente en menor del 20% del radio de la diáfisis (*An. anhinga*, *An. melanogaster*, *Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

1: hueso cortical presente en más del 70% del radio de la diáfisis (*Ma. paranensis*, *Ma. ranzii* y *Ma. kiyuensis*).



Figura 20. Carácter 10, neumaticidad del fémur, diáfisis, estados.

Carácter 11. *Tuberculum m. gastrocnemialis lateralis* (Figura 21)

0: prominente (*Ma. ranzii* y *Ma. kiyuensis*).

1: bajo (*Ma. paranensis*, *An. anhinga*, *An. melanogaster*, *Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

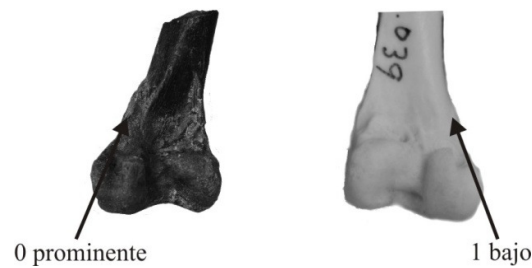


Figura 21. Carácter 11, *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis*, estados.

Carácter 12. *Fossa poplitea* (Figura 22)

0: profunda (*Ma. paranensis*, *Ma. ranzii* y *Ma. kiyuensis*).

1: somera (*An. anhinga*, *An. melanogaster*, *Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

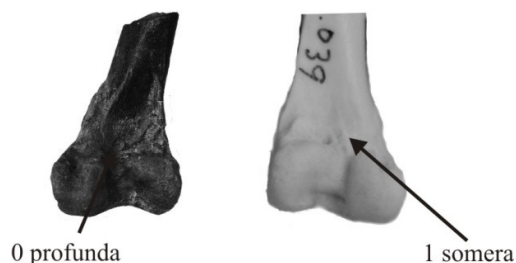


Figura 22. Carácter 12, *fossa poplitea*, estados.

Tibiotarso

Carácter 13. *Fossa retropatellaris* (Figura 23)

0: somera (*Ma. paranensis*, *An. minuta*, *An. anhinga*, *An. melanogaster*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

1: profunda (*Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus* y *Le. bougainvillii*).

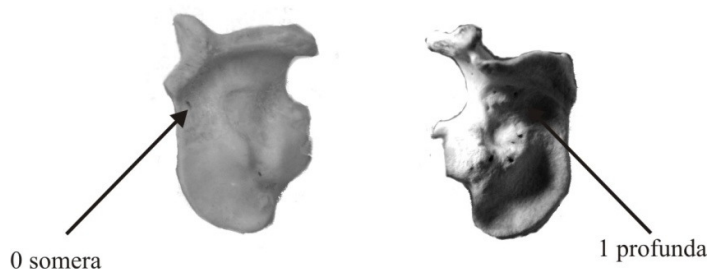


Figura 23. Carácter 13, *fossa retropatellaris*, estados.

Carácter 14. *Sulcus intercnemialis* (Figura 24)

0: somero (*An. minuta*, *An. anhinga*, *An. melanogaster*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

1: profundo (*Ma. paranensis*, *Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus* y *Le. bougainvillii*).

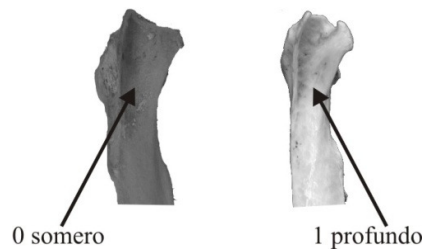


Figura 24. Carácter 14, *sulcus intercnemialis*, estados.

Carácter 15. *Condylus medialis*, posición (Figura 25)

0: ligeramente dirigido distalmente (*Ma. paranensis*, *An. grandis*, *An. minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*).

1: dirigido distalmente (*Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus* y *Le. bougainvillii*).

2: al mismo nivel (*Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).



Figura 25. Carácter 15, *condylus medialis*, estados.

Carácter 16. *Sulcus tendinosus*, forma (Figura 26)

0: ovalado (*An. minuta*, *An. anhinga*, *Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

1: alargado (*Ma. paranensis* y *An. melanogaster*).

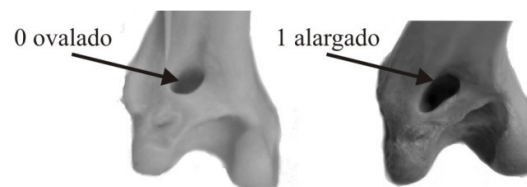


Figura 26. Carácter 16, *sulcus tendinosus*, estados.

Tarsometatarso

Carácter 17. *Sulcus hypotarsi posterior* (Figura 27)

0: abierto (*An. melanogaster*, *Ph. brasiliannus*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

1: cerrado (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. grandis* y *An. anhinga*).

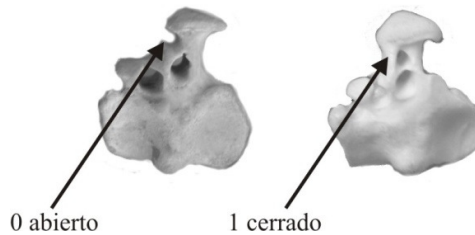


Figura 27. Carácter 17, *sulcus hypotarsi posterior*, estados.

Carácter 18. *Tuberculum m. fibularis brevis* (Figura 28)

0: reducido (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. grandis*, *An. melanogaster*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

1: prominente (*An. anhinga*, *Ph. brasiliannus*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus* y *Le. bougainvillii*).

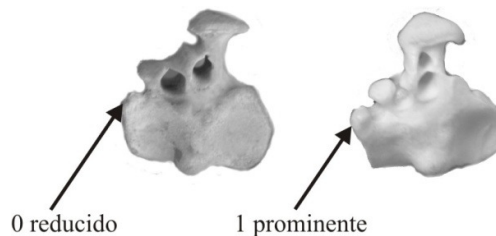


Figura 28. Carácter 18, *tuberculum m. fibularis brevis*, estados.

Carácter 19. *Crista medialis hypotarsi* (modificado de Noriega y Alvarenga, 2002: carácter 2) (Figura 29)

0: corta (*Ma. paranensis*, *An. grandis*, *An. anhinga*, *An. melanogaster*, *Ph. brasiliannus*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

1: larga (*Ma. chilensis*).

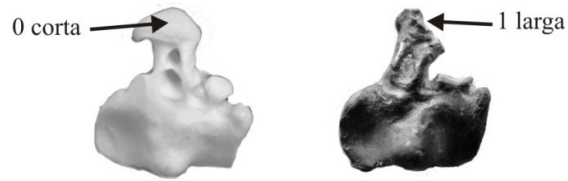


Figura 29. Carácter 19, *crista medialis hypotarsi*, estados.

Carácter 20. Contextura de la diáfisis (modificado de Noriega y Alvarenga, 2002: carácter 9) (Figura 30)

0: robusta y alargada (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. grandis*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster*).

1: grácil y alargada (*Ph. brasilianus*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii* y *Mo. bassanus*).

2: robusta y corta (*Fr. magnificens*).



Figura 30. Carácter 20, contextura de la diáfisis, estados.

Carácter 21. Inserción del *m. flexor hallucis brevis*, posición respecto al eje de la diáfisis (Figura 31)

0: inclinada anteriormente (*Ma. chilensis*).

1: ligeramente inclinada anteriormente (*Ma. paranensis*, *An. grandis*, *An. anHINGA*, *An. melanogaster*, *Ph. brasilianus*, *Ph. gaimardi*, *Le. bougainvillii*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

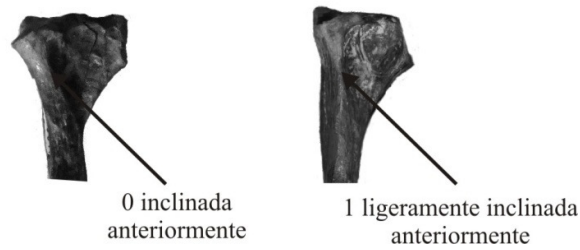


Figura 31. Carácter 21, inserción del *m. flexor hallucis brevis*, posición respecto al eje de la diáfisis, estados.

Carácter 22. Origen del *m. extensor hallucis longus* (modificado de Noriega y Alvarenga, 2002: carácter 17) (Figura 32)

0: reducido y anterior (*An. anhinga* y *An. melanogaster*).

1: amplio y medial (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *Ph. brasilianus*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*).

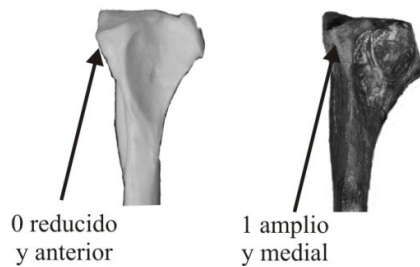


Figura 32. Carácter 22, origen del *m. extensor hallucis longus*, estados.

Carácter 23. Tendón *m. extensor hallucis longus*, posición de la marca medial sobre la diáfisis (modificado de Noriega y Alvarenga, 2002: carácter 7) (Figura 33)

0: cercano a la epífisis proximal (*An. anhinga* y *An. grandis*).

1: próximo a la mitad de la diáfisis (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. melanogaster*, *Ph. brasilianus*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii* y *Mo. bassanus*).

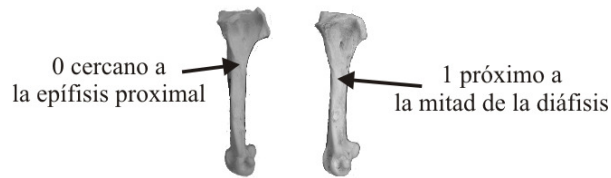


Figura 33. Carácter 23, tendón *m. extensor hallucis longus*, posición de la marca medial sobre la diáfisis, estados.

Carácter 24. Tendón *m. extensor hallucis longus*, tamaño de la marca medial sobre la diáfisis (Figura 34)

0: ancho (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. grandis*, *An. aninga* y *An. melanogaster*).

1: moderadamente delgado (*Ph. brasilianus*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii* y *Mo. bassanus*).

2: delgado (*Fr. magnificens*).

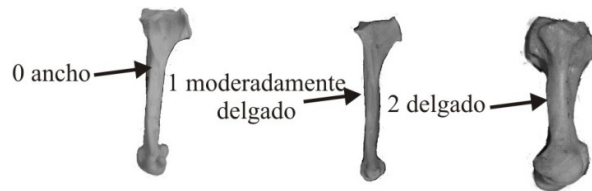


Figura 34. Carácter 24. Tendón *m. extensor hallucis longus*, estados.

Carácter 25. *Trochlea metatarsi II* (Figura 35)

0: desplazada más medial respecto de la *trochlea metatarsi III* (*Ma. paranensis*, *An. grandis*, *An. aninga*, *An. melanogaster* y *Fr. magnificens*).

1: situada más lateral (*Ph. brasilianus*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii* y *Mo. bassanus*).



Figura 35. Carácter 25. *Trochlea metatarsi II*, estados.

Carácter 26. *Trochlea metatarsi* II, reborde medial en vista posterior

(Figura 36)

0: conspicuo y surco asociado profundo (*Ma. paranensis*).

1: conspicuo y surco asociado somero (*An. grandis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*).

2: poco conspicuo y surco asociado somero (*Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii* y *Mo. bassanus*).

3: muy reducidos (*Fr. magnificens*).

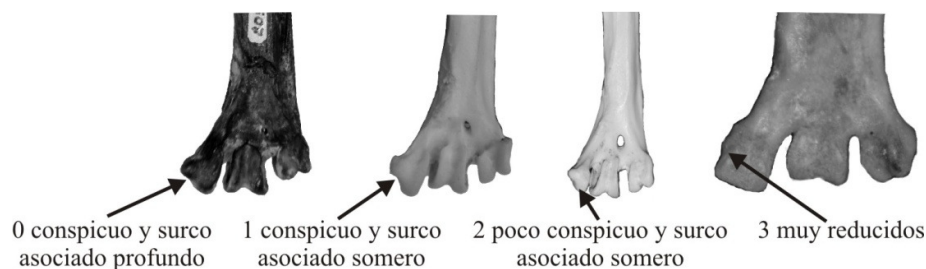


Figura 36. Carácter 26, *trochlea metatarsi* II, reborde medial, estados.

Carácter 27. *Foramen vascularia distale*, en vista anterior (Figura 37)

0: externamente con un foramen (*An. melanogaster*, *Mo. bassanus* y *Fr. magnificens*)

1: externamente con dos *foramina* con similares tamaños (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *Ma. ranzii*, *An. grandis* y *An. anhinga*)

2: externamente con dos *foramina* con distintos tamaños (*Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus* y *Le. bougainvillii*).

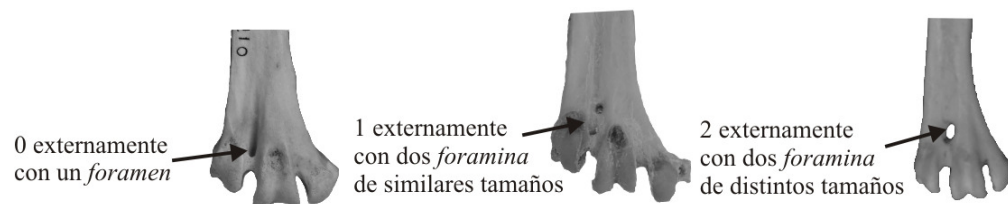


Figura 37. Carácter 27, *foramen vascularia distalis*, estados

Estudios osteohistológicos

Como la proporción de hueso cortical de ciertos elementos óseos tiene una fuerte relación con el tipo de hábito locomotor que desempeñan las aves, se realizaron tomografías axiales. Como porciones a comparar se eligió a la menor circunferencia en el húmero, carpometacarpo (tomada sobre el *os metacarpale majus*), fémur y tarsometatarso (Figura 38), en tanto que en el sinsacro se tomó sobre el *corpus vertebrae* al nivel más medial del *foramen acetabuli*. En aquellos casos en que el hueso fracturado dejaba expuesta la sección transversal se realizó una apreciación directa. Se incluyeron en la comparación los siguientes ejemplares:

Actuales: *Phalacrocorax brasilianus* CPRV 1, *Anhinga anhinga* MNHNP s/n° 1

Fósiles: tarsometatarso MACN-PV 12281, fémures MACN-PV 14363, MACN-PV 12179 y MACN-PV 14371, cintura pélvica+sinsacro MLP-PV 88-IX-20-5, húmero MLP-PV 88-IX-20-1 y carpometacarpo MLP-PV 88-IX-20-4.

Se utilizó el equipo de tomografía computarizada marca Philips, modelo Brilliance de canales 64 cortes, perteneciente al Sanatorio Adventista del Plata (Libertador San Martín, Diamante, Entre Ríos, Argentina). Las tomografías se realizaron mediante el protocolo para estructuras óseas.



Figura 38. Sitios establecidos para comparación de proporciones de hueso cortical. 1, sector de menor circunferencia del húmero; 2, sector de menor circunferencia del carpometacarpo; 3, sector del *corpus vertebrae* al nivel más medial del *foramen acetabuli*; 4, sector de menor circunferencia del fémur; 5, sector de menor circunferencia del *os metacarpale major*.

Masa corporal (MC)

Los cálculos de masas corporales se realizaron mediante distintos métodos según la disponibilidad de materiales de cada especie. Se calcularon también las masas corporales de un ejemplar de *Anhinga anhinga* (MNHNP s/n° 1) y uno de *An. melanogaster* (MHNT 1195), que sirvieron de comparación.

Método 1: ecuación de Campbell y Marcus (1992) para aquellas especies en las cuales se conocía el fémur o el tibiotarso.

La fórmula propuesta por Campbell y Marcus (1992) es la siguiente:

$$\log_{10}(\text{MCsw})/\log_{10}(\text{Chsw}) = \log_{10}(\text{MCf})/\log_{10}(\text{Chf})$$

En ésta, “MCsw” y “Chsw” son la masa y la circunferencia de la diáfisis del hueso (tibiotarso o fémur) de las aves nadadoras (*swimmers*) actuales y “MCf” y “Chf” son la masa y la circunferencia de la diáfisis del hueso (fémur o tibiotarso) de la anhuinga, respectivamente.

Las medias de las masas corporales utilizadas de *An. anhuinga* y *An. melanogaster* fueron tomadas de Dunning (2007).

Método 2: se parte de una correlación entre las medidas de las cinturas pélvicas (PSAV, PSLP, PSAP, PSAA, PSLA, PSAF, PSDF) y la circunferencia mínima de la diáfisis del fémur (FCC) utilizando ejemplares de *Anhuinga anhuinga* (MNHNP S/Nº 1, MACN 54807, MHNT 924, 25, 882), *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195) y uno fósil (*Ma. paranensis*; asumiendo que la cintura pélvica+sinsacro MACN 88-IX-20-5 pertenece a un individuo de talla y robustez comparable al fémur MACN-PV 13299; ver Capítulo IV, Sistemática de anhingas de América del Sur). Una vez determinada la variable con mayor correlación con el FCC se efectuó una regresión lineal simple. Obtenidos los valores de la pendiente y la ordenada al origen, se estableció una ecuación alométrica para estimar el valor de la FCC para *Macranhuinga chilensis* y *Ma. kiyuensis*. La fórmula alométrica se resume de la siguiente forma:

$$\text{MC}=\text{aX}^{\text{b}}$$

Donde “X” es la medida del esqueleto del anhuinga fósil, “a” es la ordenada al origen y “b” es la pendiente. Por último, mediante una ecuación del tipo de aquella utilizada por Campbell y Marcus (1992) se calcula la masa corporal.

Método 3: comparación directa con especies actuales de tamaño similar (solo para la decimoprimer vértebra cervical). Se usó como medida de base el largo de la vértebra y como referencia se usó al ejemplar de *Anhuinga melanogaster* MHNT 1195 y el mayor valor de masa corporal dado para esta especie por Dunning (2007).

Estudios miológicos

Para estudiar las inserciones y desarrollos musculares de *Anhuinga anhuinga* se consultó la detallada obra de Owre (1967). Además se realizaron disecciones

comparativas con ejemplares de *Phalacrocorax gaimardi*, *Ph. atriceps* y *Ph. brasilianus*, pertenecientes a las colecciones de aves actuales del CICYTTP (especímenes en preparación, sin número de colección, depositados en la colección de comparación del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados) y MLP (especímenes en preparación, sin número de colección, depositados en las colecciones de la Sección Ornitología). Así se obtuvo información precisa sobre el origen e inserción de los principales músculos y ligamentos implicados en la locomoción y la variabilidad entre *Anhinga* y *Phalacrocorax*.

Las interpretaciones de la musculatura de los fósiles se basaron principalmente en las comparaciones con *Anhinga anhinga*, y tomando en cuenta las observaciones efectuadas en las disecciones de los cormoranes estudiados (representantes del grupo hermano). En los casos que resultan pertinentes se efectuaron comparaciones con taxones de hábitos locomotores o alimentarios comparables, ya sea por datos obtenidos a partir de la bibliografía o de la observación directa de especímenes.

Determinación de morfotipos locomotores

Parámetros alares

Envergadura del ala (EA; *wing-span*): se calculó bajo el supuesto de que las proporciones son similares entre la longitud del húmero y la envergadura del ala para las aningas actuales y las fósiles (ver Noriega, 2001).

Área del ala (S; *wing-area*): el cálculo de este parámetro sigue la fórmula de Greenewalt (1975) propuesta de la siguiente manera:

$$S = \sqrt[{\beta}]{EA/\alpha}$$

α es un valor ajustado de Greenewalt (1975) o 2,221 el cual tuvo ligeras variaciones entre sus diferentes modelos (Campbell y Tonni, 1983), S es el área del ala (en cm²) y β es otro valor ajustado de Greenewalt, alterado por Noriega (2001), dado como 0,5329. El EA es la envergadura del ala y se obtiene en centímetros.

Carga alar (CA; *wing-loading*): se calculó a través de la siguiente fórmula de Greenewalt (1975):

$$CA = MC/S$$

Estudios de morfometría lineal

Se incluyeron especies próximas y grupos de aves lejanos que representan distintos hábitos locomotores de propulsión empleando las patas y las alas. Se utilizaron los siguientes ejemplares:

Fósiles: FCP-V-A-006 (coracoides), MLP-PV-88-IX-20-1 (húmero), *Anhinga minuta* (UFAC-4719, húmero), MLP-PV-88-IX-20-4 (carpometacarpo), *Macranhinga paranensis* (MACN-PV 13299, fémur), *Macranhinga ranzii* (UFAC 3640), *Macranhinga paranensis* (MACN-PV 12741, tibiotarso), *Anhinga minuta* (UFAC 4720, tibiotarso).

Actuales: *Anhinga anhinga* (MNHNP s/nº 1), *An. melanogaster* (MHNT 1195), *Phalacrocorax brasilianus* (CPRV 1), *Pelecanus onocrotalus* (MHNT 1979), *Heliornis fulica* (MHNT 353), *Fregata magnificens* (MHNT 780), *Gavia stellata* (MHNT 228), *Morus bassanus* (MHNT 24), *Sula leucogaster* (MHNT 10059), *Branta canadensis* (MHNT 10069), *Ramphastos toco* (CICYTTP-ZV-API-92), *Pygoscelis adeliae* (CICYTTP-ZV-ASPHE-106; no incluido para coracoides), *Columba picazuro* (CICYTTP-ZV-ACO-56), *Athene cunicularia* (CICYTTP-ZV-AST-86), *Rollandia rolland* (CICYTTP-ZV-APOD-110), *Sterna hirundinacea* (MACN 54661), *Larus dominicanus* (MACN 54838), *Tringa flavipes* (MACN 67218), *Stercorarius skua* (MACN 54420), *Penelope purpurascens* (MACN 54506), *Rhynchotus rufescens* (MACN 68095), *Nothoprocta cenerascens* (MACN 68062), *Oxyura jamaicensis* (MACN 54478), *Tachyeres leucocephalus* (MACN 52863), *Cygnus olor* (MACN 68033; no incluido para coracoides), *Chloephaga picta* (MACN 68581; no incluido para coracoides), *Phalacrocorax auritus* (MACN 54466; no incluido para coracoides), *Podiceps major* (MACN 68750), *Podiceps cristatus* (MACN 54708), *Aechmophorus occipitalis* (MACN 54460).

Se utilizaron medidas (Apéndice 1) del coracoides (COL, COLM, COAV, COLS), húmero (HL, HAC, HPC, HAD), carpometacarpo (CL, CAP, CAT, CAC, CPC, CAD), fémur (FL, FAP, FPC, FAC) y tibiotarso (TBL, TBAP, TBPC, TBAC, TBAD), con las cuales se realizaron análisis de componentes principales (ACP). Análisis de componentes principales es un método descriptivo de síntesis de la información o reducción de variables, con la menor pérdida de información posible. A partir del ACP es posible identificar asociaciones entre observaciones, entre variables, y entre variables y observaciones, al mismo tiempo que permite visualizar la variabilidad de los datos

mediante la obtención de gráficos (McCune y Grace, 2002). Este análisis se realizó mediante el programa estadístico PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Estudios de morfometría geométrica

Debido a que la morfometría lineal no permite recuperar la forma del objeto de estudio, la transformación morfológica se estudió a partir de morfometría geométrica. Este método se aplicó para los tarsometatarsos y cinturas pélvicas+sinsacros. Se utilizaron los siguientes materiales:

Fósiles: *Macranhinga paranensis* (tarsometatarso MACN-PV 13507, cintura pélvica+sinsacro MLP-PV 88-IX-20-5), *Meganhinga chilensis* (tarsometatarso SGO-PV 4001-A) y cintura pélvica+sinsacro SGO-PV 4001-B.

Actuales: *Anhinga melanogaster* (MHNT 1195), *Anhinga anhinga* (MNHNP S/Nº 1), *Phalacrocorax brasilianus* (CPRV 1), *Stercorarius skua* (MACN 54420), *Crax fasciolata* (MACN 16839), *Larus dominicanus* (MACN 54838), *Nothoprocta cinerascens* (MACN 68062), *Penelope purpurascens* (MACN 54506), *Rhynchotus rufescens* (MACN 68095), *Sterna hirundinacea* (MACN 54661), *Tringa flavipes* (MACN 67218), *Amazonetta brasiliensis* (CICYTTP-ZV-AN-62), *Aramus guarauna* (CICYTTP-ZV-AGR-77), *Bubuculus ibis* (CICYTTP-ZV-AAR-69), *Fulica rufifrons* (CICYTTP-ZV-AGR-8), *Macronectes giganteus* (CICTTP-ZV-PRO-98), *Ph. magellanicus* (SGO-5069), *Nycticorax nycticorax* (CICYTTP-ZV-AAR-66), *Caracara plancus* (CICYTTP-ZV-AFAL-104), *Pygoscelis papua* (CICYTTP-ZV-ASPHE-105), *Pygoscelis adeliae* (CICYTTP-ZV-ASPHE-106), *Ramphastos toco* (CICYTTP-ZV-API-92), *Sula variegata* (UCHZV 157), *Branta canadensis* (MHNT 10069), *Fregata magnificens* (MHNT 780), *Gavia stellata* (MHNT 228), *Heliornis fulica* (MHNT 353), *Morus bassanus* (MHNT 24), *Pelecanus onocrotalus* (MHNT 1979), *Athene cunicularia* (CICYTTP-ZV-AST-86), *Aechmophorus occipitalis* (MACN 54460), *Chloephaga picta* (MACN 68581), *Cygnus olor* (MACN 68033), *Oxyura jamaicensis* (MACN 54478), *Phalacrocorax auritus* (MACN 54466), *Podiceps major* (MACN 68750), *Podiceps cristatus* (MACN 54708), *Tachyeres leucocephalus* (MACN 52863).

Como paso inicial se establecieron los marcos de referencia o *landmarks* ubicados en fotos (dos dimensiones) y digitalizadas a partir del programa TPSDig (Rohlf, 2010). Los *landmarks* utilizados fueron los siguientes:

Cintura pélvica+sinsacro, vista dorsal (Figura 39): 1) punto sobre el extremo anterior del *processus spinosus*; 2) punto sobre la zona más angosta del íleon; 3) punto sobre el extremo anterior del *foramen acetabuli*; 4) punto sobre el extremo del *antitrochanter*; 5) punto sobre el *vertex dorsolateralis ilii* (*sensu* Livezey y Zusi, 2007).

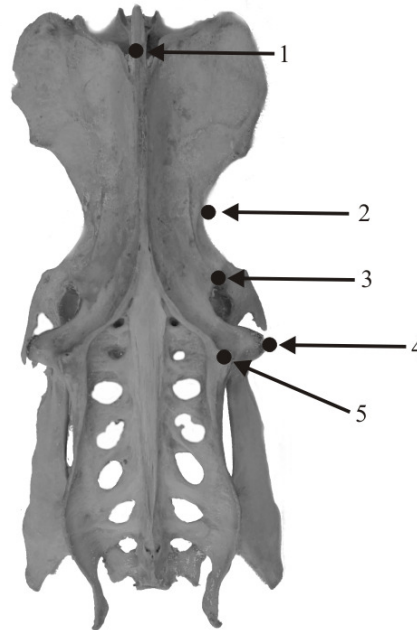


Figura 39. Landmarks utilizados sobre cintura pélvica+sinsacro.

Tarsometatarso, vista anterior (Figura 40): 1) punto sobre el extremo proximal de la *eminencia intercotylaris*; 2) punto sobre el extremo lateral de la epífisis proximal; 3) punto lateral donde la diáfisis es más estrecha; 4) punto distal al reborde lateral de la *trochlea metatarsi* III; 5) punto sobre el surco entre el reborde medial y lateral de la *trochlea metatarsi* III; 6) punto distal al reborde medial de la *trochlea metatarsi* III; 7) punto sobre el *foramen vascularia distale*; 8) punto medial donde la diáfisis es más estrecha; 9) punto sobre el *foramen vascularia proximale* más medial; 10) punto sobre el *foramen vascularia proximale* más lateral; 11) punto sobre el extremo medial de la epífisis proximal.

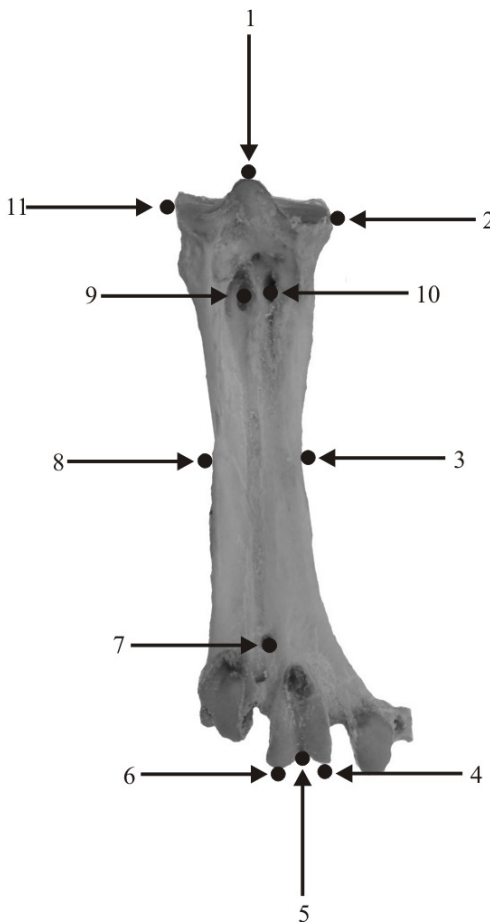


Figura 40. Landmarks utilizados sobre el tarsometatarso.

Mediante el programa TPSRelw (Rohlf, 2010), estas configuraciones fueron superpuestas mediante traslación, rotación y reescalado. Este procedimiento se conoce como Método de Procrustes, el cual elimina la variación no relacionada con la forma, como lo es el tamaño, de acuerdo al criterio de optimización *Generalized Procrustes Analysis* (GPA). Este proceso permite calcular la forma media o de referencia, que es inestimable antes de la superposición. Asimismo, este programa permitió obtener el algoritmo *thin-plate spline* que se utilizó para calcular los componentes uniformes y no uniformes de forma para cada espécimen. Los componentes uniformes son aquellos que no requieren energía de deformación, es decir que ocurre el mismo cambio en todo el organismo; mientras que los componentes no uniformes requieren energía de deformación y representan cambios regionalizados con efectos diferenciados. La transformación biológica más real incluye ambos componentes (Zelditch *et al.*, 2004). La descomposición de las deformaciones no uniformes produce componentes llamados

partial warps. Cada espécimen tendrá un *score* para cada componente (*partial warp scores*), que definen un vector de deformación para ese componente; dichos *scores* expresan la contribución que hace cada *partial warps* en la deformación total. Luego se realizó un análisis de componentes principales o *relative warps*, efectuado a partir de la matriz de covarianza de los *partial warps scores* (W), con el fin de agrupar toda la variación de forma en el menor número de dimensiones posible.

En este capítulo se resumen las principales características de las unidades neógenas sudamericanas portadoras de Anhingidae fósiles, realizando ciertas consideraciones sobre las condiciones paleoambientales con énfasis en la fauna de ambientes acuáticos.

El Neógeno en América del Sur

A partir del Mioceno temprano, cambios a gran escala desencadenaron una serie de modificaciones en los ecosistemas. A lo largo de este período se dio una declinación en las temperaturas globales (Berner, 1991; McElwain, 1998), acompañada por cambios en la circulación oceánica y en la configuración de los continentes (Hay *et al.*, 2005).

En el Mioceno temprano (aprox. 19 Ma; Piso/Edad Burdigaliano) comenzaron a producirse modificaciones que afectaron la diversidad faunística en América. En ese momento surgió una península que conectaba Panamá con América del Norte (Kirby *et al.*, 2008) y permitió el pasaje de ciertos tipos de fauna. Esto coincidió con el inicio de la Fase Quechua de la formación de la Cordillera de los Andes (Pascual *et al.*, 1996, 2002).

Hasta fines del Mioceno temprano, en América del Sur los niveles del mar eran bajos y las temperaturas eran constantes (Markgraf *et al.*, 1996). En ese momento, en particular la Patagonia comenzó a adquirir un clima estacional (Tauber, 1997b).

Durante el Mioceno medio una pequeña transgresión del Océano Pacífico cubrió parte del centro de Chile (Martínez-Pardo, 1990). Asimismo, en ese período se dio un "Óptimo climático" y un ligero aumento en las temperaturas oceánicas, para luego comenzar un progresivo enfriamiento (Zachos *et al.*, 2001a). Este descenso en las temperaturas desencadenó intervalos de baja estacionalidad (Miller *et al.*, 1991), expansión de las masas de hielo en ambos polos (Zachos *et al.*, 2001b) y disminución de la humedad ambiental (Barreda *et al.*, 2007).

Durante la transición Mioceno medio-tardío tres sucesivas transgresiones marinas del Atlántico se registraron en América del Sur, conocidas informalmente como "Mar Paranense". Para algunos autores, estas transgresiones habrían conectado el norte y el sur de América del Sur (*e.g.*, Räsänen *et al.*, 1995; Gingras *et al.*, 2002; Donato *et al.*, 2003; Albert *et al.*, 2006; Lovejoy *et al.*, 2006; Rebata *et al.*, 2006). Sin embargo, diversos autores sostienen que no existió dicha conexión marítima (*e.g.*, Hernández *et al.*, 2005; Cozzuol, 2006; Latrubesse *et al.*, 2007, 2010).

A partir del Mioceno tardío el desarrollo de islas en América Central (Coates *et al.*, 2004) incrementó el intercambio entre las faunas de América del Norte y del Sur (Cione *et al.*, 2007).

En el Mioceno tardío comenzó la fase Diaguita de la formación de los Andes (Pascual *et al.*, 1996, 2002), lo que causó un incremento en la aridez y la formación de desiertos (Barreda *et al.*, 2007). Asimismo, ocurrieron episodios cíclicos más cálidos y más fríos y se iniciaron extensas glaciaciones en los Andes (Clapperton, 1993; Rabassa *et al.*, 2005).

Durante el Plioceno temprano comenzó el Gran Intercambio Biótico Americano (Marshall *et al.*, 1984; Webb, 1985; Woodburne, 2010), se estableció totalmente el Istmo de Panamá (Bartoli *et al.*, 2005), lo cual aumentó los pulsos de movimientos faunísticos. Hacia el Plioceno tardío se dio un nuevo "Óptimo climático". A continuación ocurrió una disminución de la humedad ambiental y una abrupta caída del nivel del mar, acelerada por una glaciación final (Mudelsee y Raymo, 2005).

Formaciones de América del Sur portadoras de anhíngidos

Formación Santa Cruz

La Formación Santa Cruz tiene su perfil tipo cerca del Lago Argentino (Dpto. Lago Argentino, Santa Cruz, Argentina). Se registra en afloramientos y perforaciones en el sur de la Patagonia argentina desde la Cordillera Patagónica Austral, hacia el sur entre el Lago Argentino y el área del río Turbio, y en la costa del Océano Atlántico aflora desde el Golfo de San Jorge hasta el norte de Tierra del Fuego (Matheos y Raigemborn, 2012 y bibliografía allí citada). El sector suroeste donde se encuentra el perfil tipo de esta Formación (ver descripciones de Furque y Camacho, 1972; Furque, 1973; Cuitiño y Scasso, 2010) se caracteriza por tobas, areniscas, limolitas y conglomerados dispersos, depositados en ambientes fluviales con intercalaciones marinas (Figura 41; Furque, 1973; Casadío *et al.*, 2000); se encuentra por encima de la Formación Centinela (=Formación Estancia 25 de Mayo, *sensu* Cuitiño y Scasso, 2010) y por debajo de los basaltos del Plioceno-Pleistoceno. El sector noroeste (ver descripciones de Bown y Larriestra, 1990; Bown y Fleagle, 1993; Fleagle *et al.*, 1995; Kramarz y Bellosi, 2005) se encuentra apoyada sobre la Formación Pinturas. Al este (ver descripciones del sector de Tauber, 1997a; Matheos y Raigemborn, 2012) se

compone de una superposición de lutitas vulcanoclásticas con paleosuelos inmaduros establecidos en una llanura costera interrumpida por canales de arena con algunos guijarros y tobas inalteradas (Bown y Fleagle, 1993); se halla sobre la Formación Monte León y está cubierta por la Formación Fairweather o Rodados Patagónicos.

En la zona del perfil tipo se reconocen tres miembros (Furque y Camacho, 1972; Furque, 1973): en la base se encuentra el Miembro Los Dos Mellizos, compuesto básicamente por arcillas; en la sección media se halla el Miembro Bon Acord, conformado por areniscas conglomerádicas y tobas; y el superior representado por el Miembro Los Huelguistas, integrado por areniscas y conglomerados. Por su parte, al este, la Formación fue dividida en dos miembros (Tauber, 1997a): uno inferior muy fosilífero, el Miembro Estancia La Costa (correlacionable con el Miembro Bon Acord; Matheos y Raigemborn, 2012), con predominio de depósitos piroclásticos, clastos y lutitas, y otro superior pobre en fósiles, el Miembro Estancia Angelina (correlacionable en parte con el Miembro Los Huelguistas; Matheos y Raigemborn, 2012), compuesto principalmente por clastos, lutitas y areniscas.

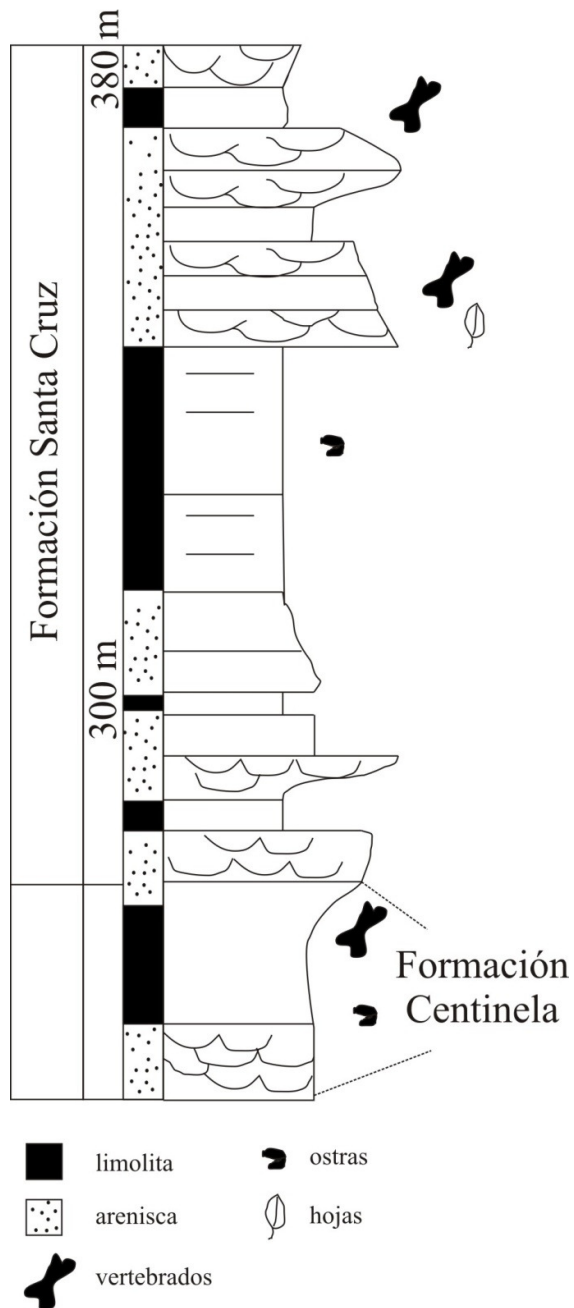


Figura 41. Perfil estratigráfico de la Formación Santa Cruz, cerca de Calafate (Santa Cruz, Argentina (modificado de Casadío *et al.*, 2000).

Recientes estudios cronoestratigráficos sobre esta Formación soportan una antigüedad de alrededor de 19-14 Ma para la zona andina y de alrededor de 18-16 Ma para la costa (Perkins *et al.*, 2012), las cuales la restringen al lapso entre los Pisos/Edades Langhiano-Burdigaliano.

Las condiciones climático-ambientales que se basaron en el contenido fosilífero y en las características sedimentológica de esta Formación, no fueron muy coincidentes (Tauber, 1997b). Por un lado, los registros de primates y ciertos roedores son indicadores de condiciones cálidas y húmedas en un ambiente boscoso (Vucetich, 1986; Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990). En contraposición, ciertas características sedimentológicas sugieren la existencia de ambientes abiertos y condiciones áridas (Tauber, 1997b). No obstante, estudios paleobotánicos confirman la presencia de ambientes mixtos (Barreda y Palazzesi, 2007). Los ambientes cerrados se restringirían a selvas en galería dispuestas sobre los cursos de ríos, y los abiertos estarían representados por la prevalescencia de elementos herbáceos y arbustivos, vinculados con vegetación más xerofítica (Barreda y Palazzesi, 2007).

Las aves acuáticas se encuentran representadas en el registro paleontológico por Threskiornithidae, Anhingidae, Anatidae (Tambussi y Degrange, 2013 y bibliografía allí citada) y posiblemente una especie de Anhimidae y Anseranatidae (Cenizo y Agnolin, 2010).

Los Anhingidae hallados corresponden a “*Liptornis*” *hesternus* Ameghino, 1895 y *Macranhinga* sp. Noriega, 1992, ambas procedentes de afloramientos de esta Formación sobre la zona cordillerana. El primer registro proviene de la localidad fosilífera La Cueva (Santa Cruz, Argentina) y no se conocen más detalles del miembro del cual fue extraído (Ameghino, 1895). El segundo registro fue hallado en una barranca sobre el río Bandurrias, próxima a la localidad de El Calafate (Dpto. Lago Argentino, Santa Cruz, Argentina) y afloró de la parte inferior de la sección (Cenizo y Agnolin, 2010).

Formación Cura-Mallín

La Formación Cura-Mallín, formalizada por González y Vergara (1962) se distribuye aproximadamente entre los paralelos 36°-39°S, en la zona central de Chile y adyacente a la provincia argentina de Neuquén.

La Formación Cura-Mallín fue redefinida en la Región de Bio-Bio (Chile; Niemeyer y Muñoz, 1983) dispuesta debajo de la Formación Trapa-Trapa. Se establecieron dos miembros para esta Formación en dicha región (Miembro Río Queuco y Miembro Malla-Malla; Niemeyer y Muñoz, 1983) los cuales fueron correlacionados con sedimentos contemporáneos de Chile y Argentina (*e.g.*, Niemeyer y Muñoz, 1983;

Radic *et al.*, 2002; Utgé *et al.*, 2009). El Miembro Río Queuco, correlacionable con el Miembro Guapitrío del área de Lonquimay (Chile; Suárez y Emparán, 1995, 1997) y el Miembro Lumabia del noroeste de Neuquén (Argentina; Utgé *et al.*, 2009), representarían la porción inferior netamente volcanoclástica. En tanto que el Miembro Malla-Malla es correlacionable con el Miembro Río Pedregoso del área de Lonquimay (Chile; Suárez y Emparán, 1995, 1997) y el Miembro Arroyo Pincheira de Neuquén (Argentina; Utgé *et al.*, 2009), de origen sedimentario y portadores de restos fósiles.

Esta Formación está constituida principalmente por facies de arenas fluviales-aluviales, arenas conglomerádicas, calizas y carbones con intercalaciones de ceniza volcánica (Figura 42; Suárez y Emparán, 1995, 1997). En estos depósitos se pueden diferenciar tres asociaciones de facies, de base a techo: fluvial, lacustre y deltaica (Suárez y Emparán 1995, 1997; Croft *et al.*, 2003).

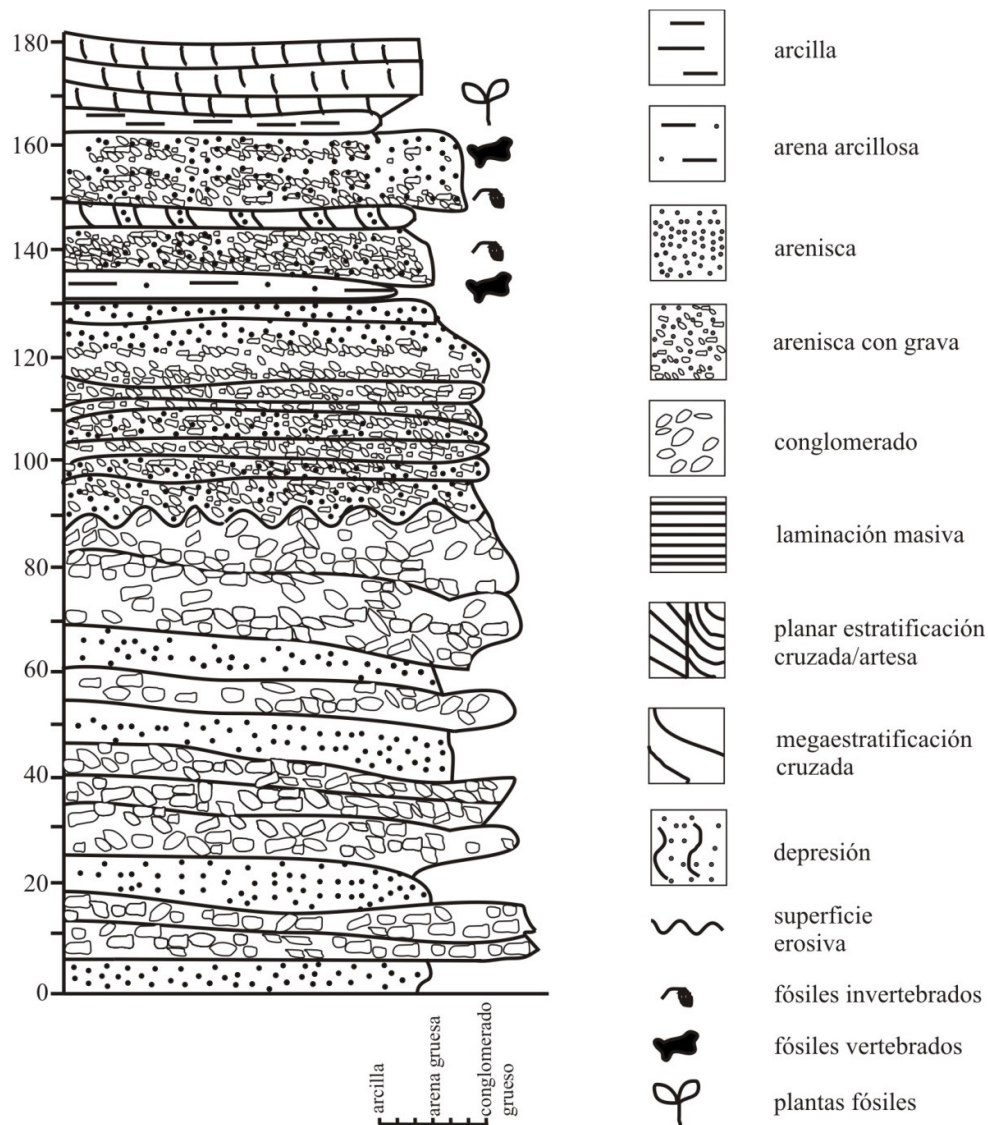


Figura 42. Perfil estratigráfico Formación Cura Mallín en el sitio Cerro Rucañanco (modificado de Suárez y Emparán, 1995).

Estudios isotópicos de K-Ar en el sector medio-superior de la Formación Cura-Mallín, dieron una edad entre 17,5-13,0 Ma (Suárez y Emparán, 1995), lo que corresponde aproximadamente a los Pisos/Edades Serravalliano-Burdigaliano.

El polen fósil reportado en la Formación Cura-Mallín indica la presencia de un bosque ribereño parcialmente pantanoso bajo un clima frío y con abundantes precipitaciones (Palma-Heldt, 1983). Dentro de la fauna hallada en dichos sedimentos, se encontraron invertebrados tales como pelecípodos, gasterópodos y crustáceos. Diversos trabajos dan cuenta de la presencia de vertebrados (*e.g.*, Suárez *et al.*, 1990;

Wall *et al.*, 1991; Rubilar, 1994; Azpelicueta y Rubilar, 1998; Croft *et al.*, 2003), principalmente representados por peces óseos (Siluriformes y Perciformes) y numerosos mamíferos terrestres.

La única ave conocida hasta el momento en la Formación Cura-Mallín es el Anhingidae “*Meganhinga*” *chilensis* Alvarenga, 1995, colectado en el Miembro Malla-Malla (Wall *et al.*, 1991; Alvarenga, 1995), en el cerro Rucañanco, cercano a la ciudad de Lonquimay (Malleco, Chile).

Formación Villa Vieja

Perteneciente al Grupo Honda (junto con la Formación La Victoria), esta Formación fue definida formalmente por Wellman (1970) a partir de un perfil situado en el área de La Venta (Dpto. Huila, Colombia). Se subdivide en dos Miembros (Guerrero, 1997), uno inferior llamado Miembro Baraya y otro superior, conocido como Miembro Cerro Colorado. Por debajo de esta Formación se encuentra la Formación La Victoria y por encima la Formación Neiva (Flynn *et al.*, 1997).

Esta Formación está compuesta mayormente por lutitas alternadas por arenas finas a medias portadoras de fósiles, en especial en el Miembro Baraya (Figura 43). Esta secuencia habría sido formada por ríos meandriformes en un principio que luego se habrían vuelto anastomosados, con formación de suelos en el tope de la Formación, bajo condiciones tropicales subhúmedas a húmedas, marcada estacionalidad y gran actividad tectónica en el área (Guerrero, 1997).

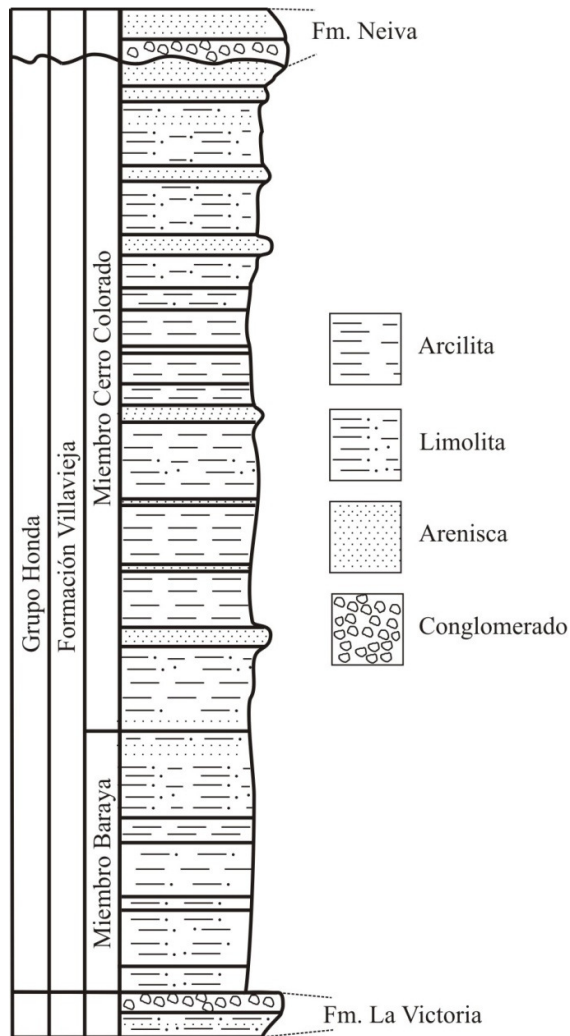


Figura 43. Perfil estratigráfico de la Formación Villa Vieja en el área de La Venta (modificado de Guerrero, 1997).

Las edades asignadas para la Formación Villa Vieja indican aproximadamente 12,9-11,5 Ma de acuerdo a dataciones magnetoestratigráficas efectuadas en esta (Flynn *et al.*, 1997), lo que la ubica en el Mioceno medio, dentro del Piso/Edad Serravalliano.

Entre los invertebrados, sólo se registró una especie de cangrejo (Trichodactylidae; Rodríguez, 1997). Entre los vertebrados terrestres se cuentan diversos marsupiales (Goin, 1997; Dumont y Bown, 1997) y mamíferos placentarios cursoriales (*e.g.*, Madden, 1997; McDonald, 1997; Walton, 1997; Cifelli y Guerrero, 1997; Edmund y Theodor, 1997; Johnson y Madden, 1997; Carlini *et al.*, 1997), algunos voladores (Czaplewski, 1997) y arborícolas (Kay y Meldrum, 1997; Fleagle *et al.*, 1997); además se registraron anuros (Hoffstetter, 1971), tortugas terrestres (Wood, 1997), y aves arborícolas (Rasmussen, 1997). Entre los que habitaron el ambiente

acuático, se conocen diversos peces de agua dulce (*e.g.*, Anostomidae, Characidae, Pimelodidae, Callichthyidae, Ariidae, Doradidae, Loricariidae, Cichlidae, Potamotrygonidae; Lundberg, 1997), tortugas (Chelidae y Podocnemidae; Wood, 1997), serpientes (Boidae y Aniliidae; Hecht y LaDuke, 1997), cocodrilos (Sebecidae, Crocodylidae, Nettosuchidae, Alligatoridae, Gavialidae; Langston y Gasparini, 1997), mamíferos (Trichechidae; Domning, 1997) y aves (Anhingidae, Ciconiidae y Aramidae; Rasmussen, 1997). La fauna hallada indica ambientes acuáticos, asociados a selvas tropicales y zonas intercaladas entre bosques y pastizales abiertos (Kay y Madden, 1997).

La familia Anhingidae está representada en esta Formación por dos fragmentos aislados determinados como *Anhinga* cf. *An. grandis* Martin y Mengel, 1975, recolectado en el Miembro Baraya sobre el Valle del río Magdalena, área de La Venta (Dpto. Huila, Colombia; Rasmussen y Kay, 1992).

Formación Paraná

La Formación Paraná (Bravard, 1858) tiene su localidad tipo en las cercanías de la ciudad de Paraná (Dpto. Paraná, Entre Ríos, Argentina). Esta unidad de origen marino, aflora en las barrancas de Entre Ríos desde la localidad de Hernandarias (Dpto. Paraná) hasta las cercanías del departamento Victoria, tanto en el río Paraná, como en afluentes de la zona. En subsuelo se encuentra en la mayor parte del centro-norte de Argentina y partes de Bolivia y Paraguay. En los lugares que aflora tiene como infrayacente a la Formación Fray Bentos y por encima a la Formación Alvear (en la zona de los dptos. Diamante y Victoria, Entre Ríos, Argentina) o a la Formación Ituzaingó (dptos. Paraná y La Paz, Entre Ríos, Argentina) (*e.g.*, Filí, 2001).

La conforman principalmente sedimentos silicoclásticos con predominio de arcillas grises y verdes oscuras, arcillas arenosas y limos arenosos, con delgadas intercalaciones de arenas finas, intermitentes bancos de arenas sin estratificación y sedimentos bioclásticos ricos en organismos marinos en sus niveles cuspidales (Figura 44; Pérez, 2013). Sus afloramientos superficiales son de escaso espesor, saltuarios en distribución y caracterizados por una importante cementación carbonática. Estos últimos son los portadores de la mayor diversidad paleontológica de la unidad (Pérez *et al.*, 2013).

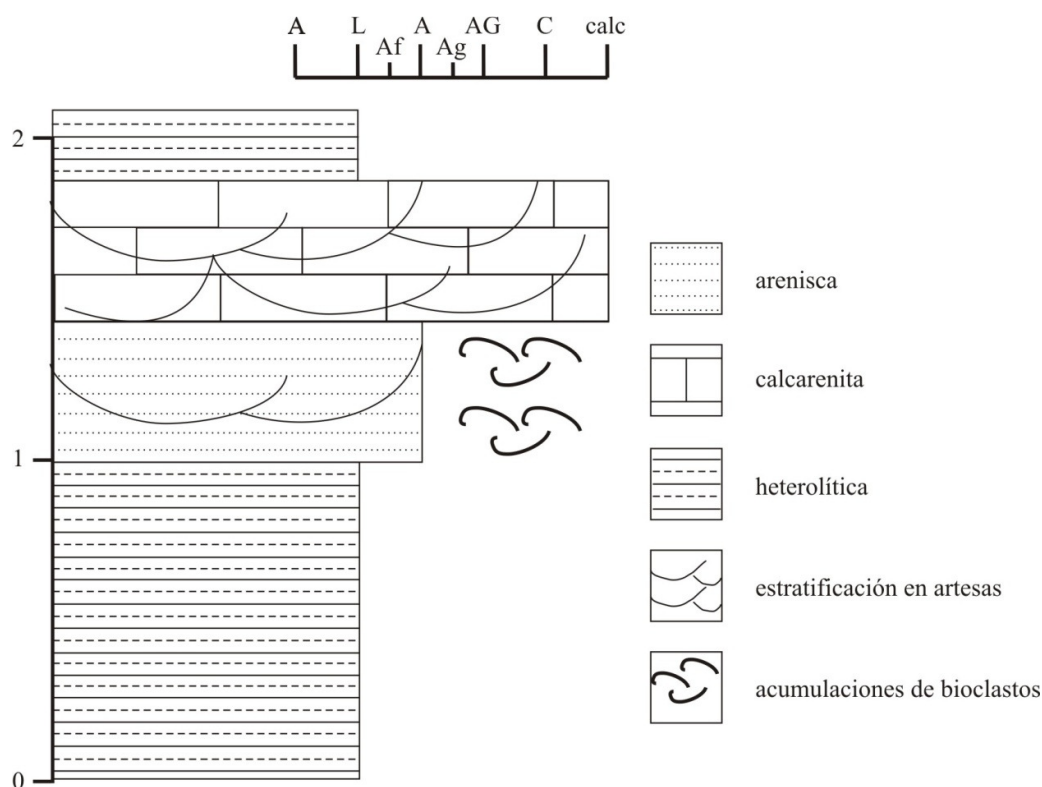


Figura 44. Perfil estratigráfico de la Formación Paraná, en la localidad fosilífera Punta Gorda Sur, Diamante, Entre Ríos, Argentina (modificado de Pérez, 2013).

Esta Formación habría sido depositada en ambientes aéreos o subaéreos a submareales representados por barreras de arrecifes carbonáticos (Aceñolaza y Aceñolaza, 2000), con sectores con influencias deltaicas (Iriondo, 1973), bajo condiciones climáticas subtropicales a tropicales húmedas (Herbst y Zabert, 1987).

Recientes análisis isotópicos en $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (Pérez, 2013) arrojan un valor de alrededor de 9,47 Ma (Mioceno tardío; Piso/Edad Tortoniano), al menos para el sector de la Fm. Paraná expuesto en la localidad fosilífera Punta Gorda Sur (Dpto. Diamante, Entre Ríos).

Los registros paleobotánicos de la Formación Paraná, resumidos recientemente (Brea y Zucol, 2011; Brea *et al.*, 2013 y bibliografía allí citada), provinieron de las provincias de Santa Fe y Entre Ríos (perforaciones y afloramientos, respectivamente). Evidencian la presencia de una selva higrófila, situada al borde de las planicies inundables del mar (Aceñolaza y Aceñolaza, 1996; Anzótegui y Aceñolaza, 2006), asociadas con zonas de vegetación dulceacuícola propias de cursos de aguas torrentosos y en menor medida formas relacionadas a cuerpos de aguas lénticos (Anzótegui, 1990; Zucol y Brea, 2000); en los terrenos altos no inundables, se desarrollaron

paleocomunidades de sabanas dominadas por palmeras y gramíneas, y bosques tropicales estacionalmente secos (Anzótegui, 1990; Zucol y Brea, 2000; Brea *et al.*, 2001; Franco y Brea, 2008).

La fauna de esta Formación es mayormente de origen marino, representada por microinvertebrados (ver Marengo, 2000), macroinvertebrados (ver Muravchik *et al.*, 2004; Martínez y del Río, 2005; Pérez *et al.*, 2010, 2011, 2013) y vertebrados (ver Cione, 1978, 1988; Cozzuol, 1993, 1996, 2001; Arratia y Cione, 1996; Cione *et al.*, 2000, 2005, 2008, 2013; Lucífora *et al.*, 2003; Candela *et al.*, 2012; Soibelzon y Bond, 2013). En menor medida, existen reportes de vertebrados continentales, presentes en los niveles más cuspidales de esta Formación, en el departamento Diamante. De allí se extrajeron mamíferos de ambientes terrestres (cingulados) y acuáticos como dugóngidos e hidrocoéridos, además de reportes de aves acuáticas como un fenicoptérido (Phenicopteriformes) y recientemente un anhíngido (*e.g.*, Cione *et al.*, 2008; Candela *et al.*, 2012; Diederle *et al.*, 2012; Vélez-Juarbe *et al.*, 2012). Este nivel fosilífero es portador de una mezcla de vertebrados marinos y continentales interpretado como un depósito de tormenta desarrollado en un ambiente de playa de aguas someras del “Mar Paranense” (Candela *et al.*, 2012; Diederle *et al.*, 2012).

El anhíngido presente en esta unidad es *Macranhinga paranensis*, reportado a partir de un resto aislado de los niveles cuspidales aflorantes sobre el arroyo La Ensenada en el Departamento Diamante, Entre Ríos (Diederle *et al.*, 2012).

Formación Ituzaingó

La localidad tipo de esta Formación se estableció en las cercanías de la ciudad de Ituzaingó (Corrientes, Argentina; De Alba, 1953). Esta unidad aflora en las barrancas del río Paraná y en muchos de sus tributarios del margen izquierdo, desde la ciudad homónima hasta los alrededores de la ciudad de Paraná (Herbst, 2000); en la costa del río Uruguay, se expone en forma discontinua en Corrientes (Argentina) desde la ciudad de Alvear hasta el río Mocoretá. En subsuelo está presente desde Paraguay hasta el sur Entre Ríos (Herbst, 2000). Esta unidad está constituida por arenas y areniscas, medianas a gruesas, de variada consolidación, con estratificación plana, tangencial simple y entrecruzada, en algunas zonas intercaladas por lentes o capas de arcillas de coloración verdosa a gris-oscuro y con conglomerados generalmente poco cementados en su base

(Figura 45; De Alba, 1953; Herbst, 1971; Herbst *et al.*, 1976; Herbst y Santa Cruz, 1985; Jalfin, 1988; Anis *et al.*, 2005).

Su composición sedimentológica indica que la Formación Ituzaingó se habría originado en un paleorío entrelazado arenoso de baja sinuosidad, con una gran planicie aluvial, con pendiente y control estructural sobre el margen izquierdo, como ocurre en el actual río Paraná (Jalfin, 1988). El tipo y volumen de los depósitos estaba influido por los cambios en el clima, dentro de una cuenca de escasa subsidencia, con un área de aporte lejana y afectada por movimientos epirogénicos poco notables (Chebli *et al.*, 1989). Muchos autores coinciden en restringir estos sedimentos al lapso Mioceno-Pleistoceno (*e.g.*, Bidegain, 1993; Cione *et al.*, 2000).

La base de la Formación Ituzaingó aflora únicamente en Entre Ríos, llamada también “Miembro Inferior” por Brunetto *et al.*, (2013), “Piso Mesopotamiense” o “Mesopotamiense” por Doering (1882; ver también Ameghino, 1883) y posteriormente restringida al “Conglomerado Osífero” (*sensu* Frenguelli, 1920). Este nivel se vincula con el desarrollo de una costra ferruginosa y magnesífera que implicó exposición subaérea en un determinado lapso del Mioceno tardío, posterior a la fase regresiva del “Mar Paranense”, bajo condiciones cálidas y fue la base de los sistemas fluviales actuales (Carlini *et al.*, 2000). Este relleno fluvial aparece de manera intermitente entre las localidades de Hernandarias y Paraná (Entre Ríos). Se apoya en discordancia erosiva sobre la Formación Paraná, y por sobre ella continúan arenas y limos típicos de las facies superiores de la Formación Ituzaingó y se continua con la Formación Alvear). El “Mesopotamiense” presenta un espesor variable, con niveles de gravillas cuarzosas, clastos de arcilla y calcedonia, así como numerosos restos de vertebrados continentales y marinos.

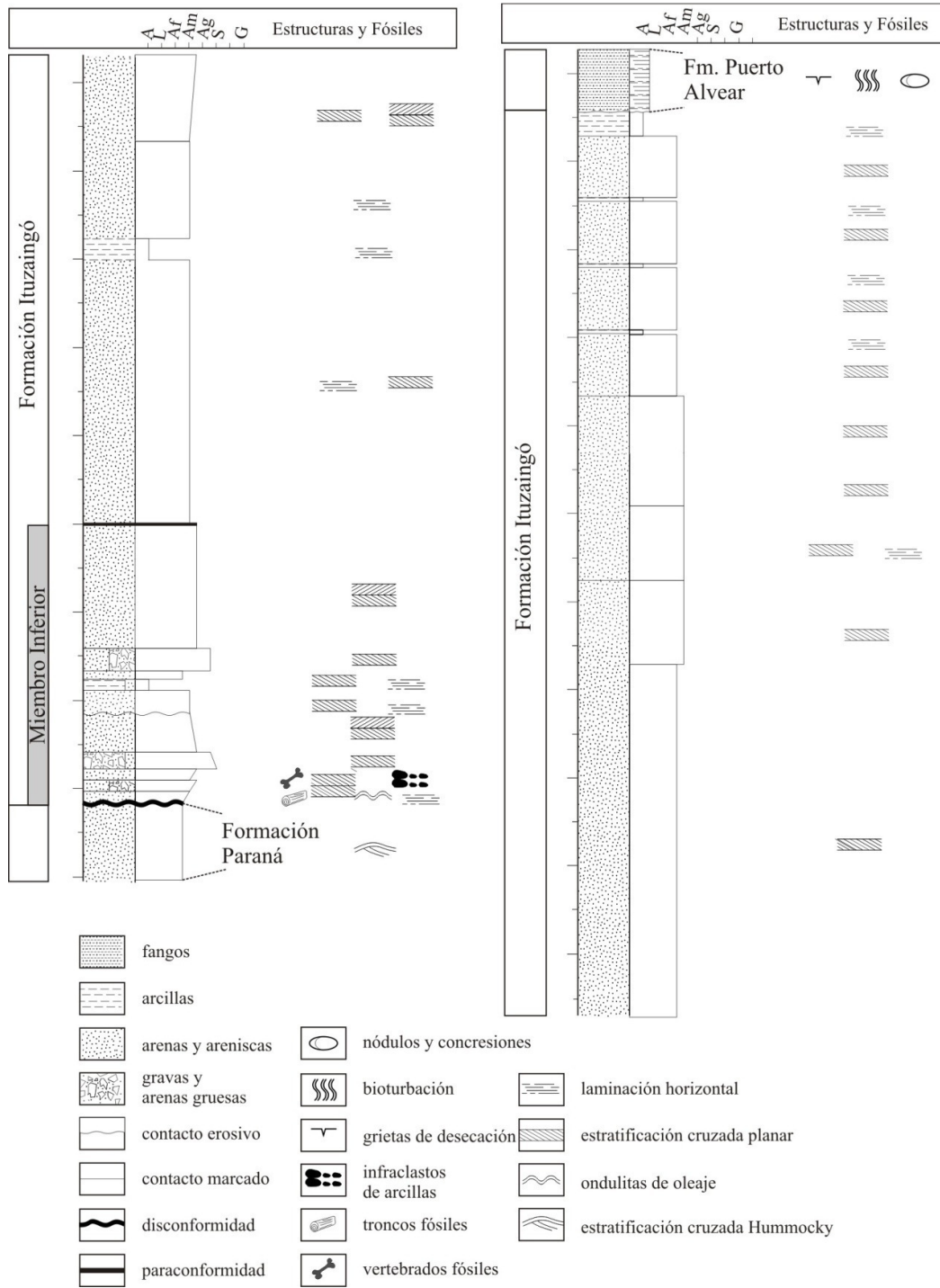


Figura 45. Perfil estratigráfico de la Formación Ituzaingó en la localidad fosilífera Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos (modificado de Brunetto *et al.*, 2013).

Si bien no existen dataciones en esta Formación, su suprayacente si lo posee (Formación Paraná), lo que indica que su base se comenzó a depositar en el Piso/Edad Tortoniano (Brandoni, 2013).

Los registros paleobotánicos de la Formación Ituzaingó dan cuenta de la existencia de elementos representativos de bosques mixtos xerófilos, bosques dominados por palmeras, bosques mixtos higrófilos y de una asociación dulceacuícola, estas dos últimas muy vinculadas con humedales (Anzótegui y Lutz, 1987; Franco, 2009, 2010; Franco y Brea, 2009, 2010; Brea y Zucol, 2011; Franco *et al.*, 2013). Por otra parte, las condiciones de depositación del “Mesopotamiense”, impidieron la preservación de materiales florísticos en estos estratos.

En lo que respecta a la fauna, en la Formación Ituzaingó se registraron invertebrados dulceacuícolas, procedentes de afloramientos en Corrientes y Paraguay, los cuales son indicadores de ambientes de laguna, borde de cuenca y aguas someras (Morton, 2004).

Los vertebrados del “Mesopotamiense” (ver Cione *et al.*, 2000), integran una asociación faunística que indica condiciones climáticas más cálidas que las actuales. Las aves y mamíferos sugieren la presencia de vegetación arbórea en los márgenes del antiguo río Paraná y áreas abiertas sobre terrenos más secos (Cione *et al.*, 2000; Noriega y Agnolin, 2008; Noriega, 2010; Diederle y Noriega, 2013).

Entre los peces de dicha unidad (Cione *et al.*, 2005 y bibliografía allí citada), están representadas familias de osteíctios propias de la región Brasileña (*e.g.*, Ariidae, Characidae, Cynodontidae, Loricariidae, Pimelodidae, Serrasalminae), y un condrictio (Potamotrygonidae). Entre los reptiles acuáticos se reconocieron tortugas (una especie de Chelidae y un Testudinidae indeterminado; Cione *et al.*, 2000) y cinco especies de cocodrilos (cuatro Alligatoridae y un Gavialidae; Bona *et al.*, 2013). Esta variedad de reptiles, especialmente de Alligatoridae, sugiere una importante diversidad de paleoambientes (Cione *et al.*, 2000). El quelido indica condiciones subtropicales y húmedas, áreas bajas, anegables y con abundante vegetación (Argañaraz y Piña, 2000).

Entre los mamíferos acuáticos, se conoce un roedor (Hidrochoeridae; Candela, 2005), una foca (Phocidae; Muizon y Bond, 1982), cetáceos (tres Iniidae y un Pontoporiidae; Cozzuol, 1993) y un sirenio (Trichechidae; Cozzuol, 1993). Entre las aves del “Mesopotamiense” (Diederle y Noriega, 2013 y bibliografía allí citada) se encuentran representantes de ambientes acuáticos como los fenicoptéridos y palaelódidos (Phoenicopteriformes), anhíngidos, anátidos (Anseriformes), cicónidos

(Ciconiiformes) y gruídos (Gruiformes). Esto indica la presencia de cursos de agua con sus márgenes cubiertos por bosques ribereños y rodeado por una llanura de inundación con lagunas y pantanos (Noriega y Agnolin, 2008; Noriega, 2010).

Los Anhingidae reconocidos para esta Formación son *Macranhinga paranensis* Noriega, 1992, *Ma. ranzii* Alvarenga y Guilherme, 2003, “*Giganhinga*” sp. Rinderknecht y Noriega, 2002 y cf. *Anhinga minuta* Alvarenga y Guilherme, 2003 (ver Noriega y Agnolin, 2008; Diederle y Noriega, 2013), procedentes de las localidades fosilíferas Toma Vieja, Villa Urquiza, Bajada La Celina, El Chapetón, El Brete, Curtiembre, Pueblo Brugo (Dpto. Paraná, Entre Ríos) sobre el margen izquierdo del río Paraná.

Formación Madre de Dios

La Formación Madre de Dios fue descrita por Oppenheim (1946); incluyendo a las formaciones Iñapari de Onern (1977), Içá de Maia *et al.*, (1977; Brasil), Shiringayoc de Onern (1977; Perú) y Ucayali de Kummel (1948; Perú). Algunos autores consideran que algunas de las localidades donde aflora esta unidad corresponden a la Formación Solimões (*e.g.*, Cozzuol, 2006).

La Formación Madre de Dios suprayace al Grupo Contamana, representado por la Formación Ipururo y la Formación Chambira de Perú (Campbell *et al.*, 2006); por encima se encuentra un aluvión indiferenciado (Campbell *et al.*, 2006). Esta Formación se distribuye desde el norte de Bolivia, sur y sureste de Colombia, norte y este de Perú, oeste de Ecuador y centro-este de Brasil (Campbell *et al.*, 2006).

Esta Formación fue subdividida en tres miembros nombrados informalmente de base a techo como “A”, “B” y “C” a partir de una sección expuesta en el río Acre (Dpto. Madre de Dios, Perú; Campbell y Frailey, 1984, 1985). El Miembro “A” fue denominado posteriormente Miembro Conglomerado Acre y su sitio tipo es sobre el río Acre, 2 km al este de la confluencia del Río de los Patos (Campbell *et al.*, 1985). Este Miembro muestra considerable complejidad estructural y sedimentológica y una variación de facies lateral y vertical (Campbell y Frailey, 1984). Está compuesto principalmente por clastos arcillosos gruesos, con una matriz constituida por limos arcillosos a arenas gruesas y por restos vegetales y vertebrados, depositados en un ambiente acuático de alta energía, estacional y relativamente somero (Figura 46; Campbell *et al.*, 2006). Dataciones de $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ sobre cenizas volcánicas tomadas en

barrancas de los ríos Purus y Las Piedras (Perú) dieron una edad aproximada de 9,01 y 3,01 Ma. para su base y techo respectivamente (Campbell *et al.*, 2001), correspondiente al Mioceno tardío-Plioceno temprano (Pisos/Edades Tortoniano-Piacenziano). Además, estudios de magnetoestratigrafía en el sitio Cerro Colorado sobre el río Madre de Dios (Dpto. Madre de Dios, Perú) indican que este miembro se depositó durante el Mioceno tardío (Campbell *et al.*, 2010: fig. 7), lo cual se corresponde con las dataciones antes citadas.

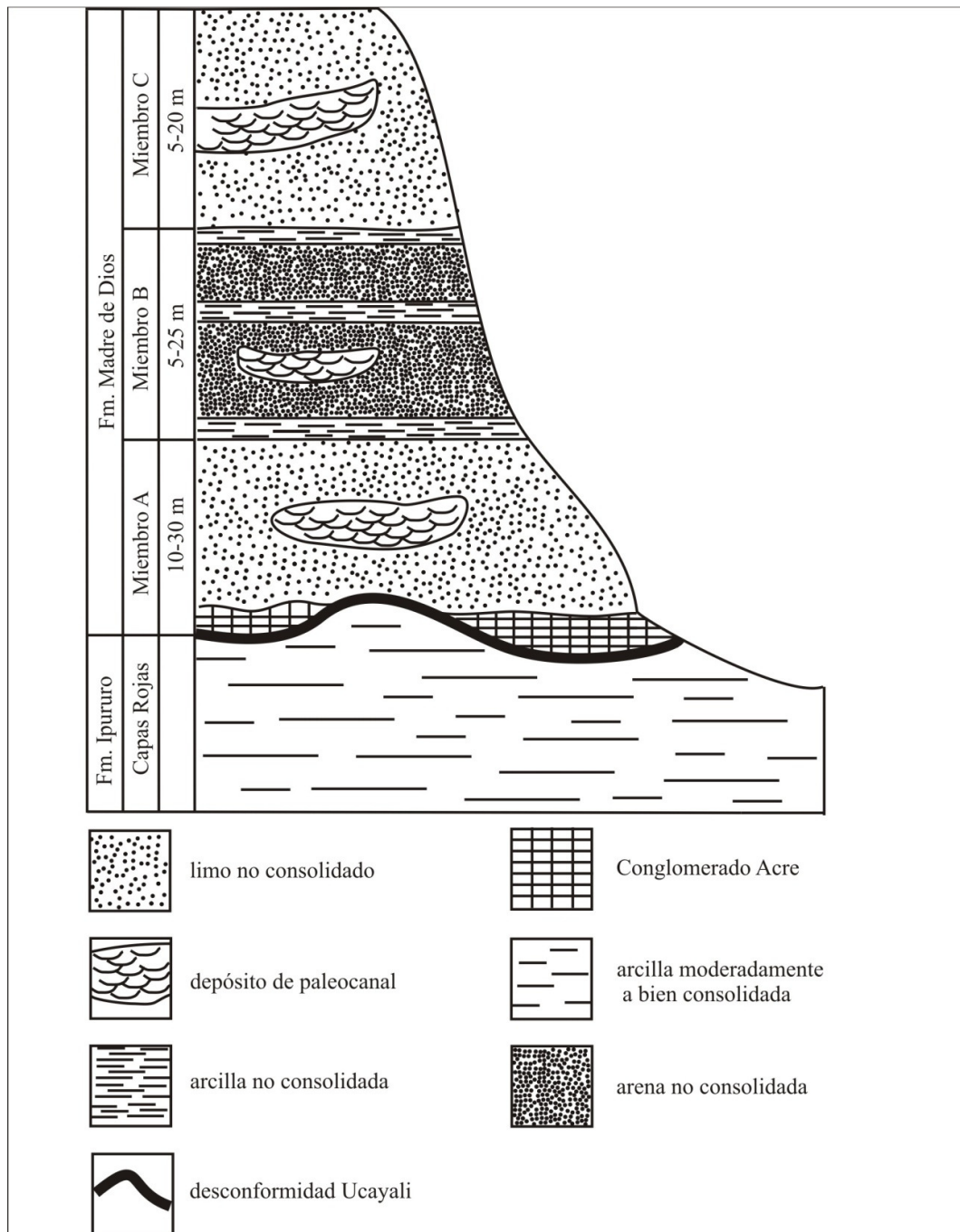


Figura 46. Perfil estratigráfico generalizado de la Formación Madre de Dios aflorante en los ríos del oeste y centro Amazónico (modificado de Campbell *et al.*, 2010).

El polen presente en esta Formación sugiere diversos ambientes tales como pastizales, praderas flotantes, pantanos, lagos poco profundos y bosques de galería a lo largo de los ríos (Latrubesse *et al.*, 2010). Una reciente revisión de los vertebrados

registrados en ésta unidad (Ribeiro *et al.*, 2013), cita la presencia de representantes de ambientes terrestres (*e.g.*, notoungulados, perezosos, cingulados), arborícolas (primates) y algunos voladores (murciélagos piscívoros); además se hallaron representantes acuáticos tales como peces óseos y cartilaginosos, cocodrilos (Alligatoridae, Nettosuchidae, Crocodylidae, Gavialidae), tortugas (Chelidae, Testudinidae, Podocnemidae), serpientes (Boidae), lagartos semiacuáticos (Teiidae) y dugongos (Trichechidae).

Entre las aves acuáticas, el único orden representado es Suliformes con *Anhinga fraileyi* Campbell, 1996, *Anhinga cf. An. fraileyi*, *Anhinga minuta*, *Anhinga cf. grandis* Martin y Mengel, 1975 y *Macranhinga ranzii*, las cuales proceden del Miembro Conglomerado Acre. El registro de *Anhinga fraileyi* corresponde a la parte superior del río Acre cerca de la confluencia con el Río de los Patos (Dpto. Madre de Dios; Perú) localidad fosilífera que en algunos trabajos es conocida como LACM 4611 (*e.g.*, Frailey, 1986; Campbell, 1996; Campbell *et al.*, 2006) o Patos (*e.g.*, Latrubesse *et al.*, 1997, 2010; Negri *et al.*, 2010); también se hallaron materiales de esta especie en Bandeira (Campbell, 1996), conocida también como LACM 5158 (ver Negri *et al.*, 2010) sobre el río Acre (Acre, Brasil), próximo a la frontera con Bolivia. *Macranhinga ranzii* se halló en el sitio fosilífero LACM 5954 (=Niterói; ver Negri *et al.*, 2010), también ubicado en la porción superior del río Acre, entre las ciudades brasileras de Brasiléia y Assis (Acre, Brasil) y en el sitio LACM 5158; los restantes registros de anhingas (*Anhinga cf. An. fraileyi*, *Anhinga minuta*, *Anhinga cf. An. grandis*) fueron extraídos del sitio fosilífero LACM 5158.

Formación Raigón

La Formación Raigón (=en parte Formación San José; *sensu* Francis y Mones, 1965) fue formalmente descripta por Goso (1965) en la localidad de San José de Mayo (Dpto. San José, Uruguay). Cabe mencionar que en esta tesis no se sigue la propuesta de Negri (2004) en la cual se considera que la Formación Kiyú (Mioceno tardío; Cozzuol, 2006; Latrubesse *et al.*, 2007) es parte de esta Formación. La Formación Raigón queda expuesta en las barrancas costeras del Río de la Plata y arroyos tributarios de la zona. En afloramientos se apoya sobre la Formación Camacho, pero en perforaciones lo hace sobre la Formación Fray Bentos y sobre el basamento cristalino (Spoturno y

Oyhantçabal, 2004). Como suprayacente se encuentra discordantemente la Formación Libertad.

Está constituida por arcillas verdes, arenas finas verdes algo arcillosas, arenas finas blancas, arenas medias feldespáticas blancas, arenas feldespáticas gruesas y niveles de conglomerados (Figura 47; Bossi y Navarro, 1988). Estas sedimentitas de origen fluvial pueden dividirse en dos secciones predominantemente arenosas separadas por una discontinuidad de carácter regional, que marca un episodio de reactivación en la sedimentación (Tófalo *et al.*, 2006). Un reciente estudio litológico (Bossi *et al.*, 2009) la subdivide en dos miembros: el Miembro San José (=Formación San José; *sensu* Francis y Mones, 1965; =Miembro Mauricio; Ortiz, 2002) que se caracteriza por areniscas y conglomerados en la base y luego cambia a areniscas arcillosas finas con carbonato, intercaladas con loess en la parte superior, y el Miembro San Bautista que se compone de loess, con o sin carbonatos, con variadas proporciones de arenas y presencia de arcillas en la parte edáfica. Corresponden principalmente a depósitos de ríos entrelazados originados tras la retirada del “Mar Paranense” bajo condiciones climáticas húmedas, con dos ciclos de depositación, geometría lenticular, multiepisódicos, grano decrecientes y controlado estructuralmente por una tectónica joven (Veroslavsky y Montaña, 2004). El tope de esta Formación está edafizado y se vincularía a un período de no depositación, probablemente bajo condiciones estacionales, con iluviación de arcillas durante los períodos húmedos y precipitación de carbonato en las estaciones secas (Tófalo y Morrás, 2009).

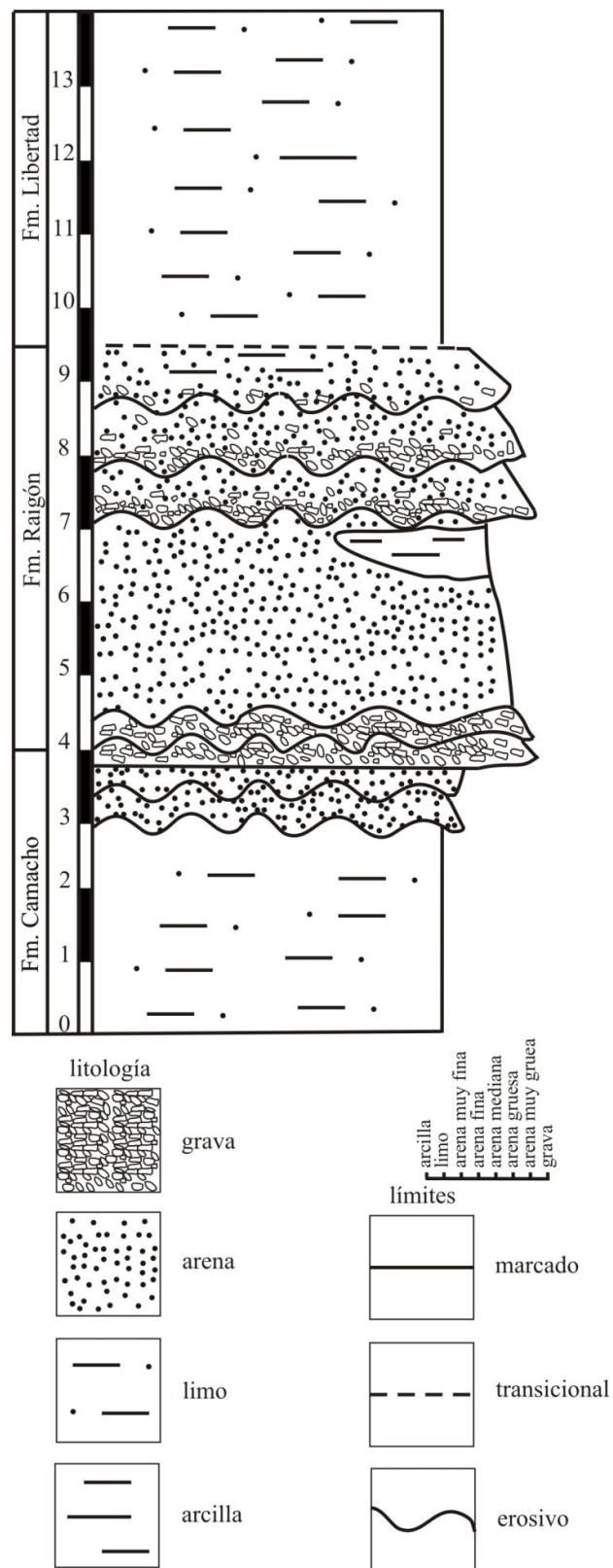


Figura 47. Perfil estratigráfico de la Formación Raigón aflorante en el acantilado Mauricio, Departamento San José, Uruguay (modificado de Tófaló *et al.*, 2009).

Estudios paleomagnéticos en la zona costera sugieren una edad entre 3,32-2,43 Ma (Tófaló *et al.*, 2009), correspondientes al Plioceno tardío-Pleistoceno temprano, Pisos/Edades Piacenziano-Gelasiano.

En esta Formación aún no se registraron restos fósiles de vegetales. En lo que respecta a la fauna, en diversas contribuciones (*e.g.*, Mones, 1988; Tambussi *et al.*, 1999; Mones y Rinderknecht, 2004; Rinderknecht y Blanco, 2008; Perea *et al.*, 2013) se presentaron principalmente vertebrados terrestres provenientes del Miembro San José correspondientes a aves y mamíferos.

Entre la fauna acuática, se citaron restos de moluscos y peces (Perea *et al.*, 2011), una tortuga acuática (Chelidae; Perea *et al.*, 2013) y “*Giganhinga*” *kiyuensis* Rinderknecht y Noriega, 2002. Esta anhinga se halló en las playas del balneario Kiyú sobre el Río de la Plata (Dpto. San José, Uruguay) y si bien se encontró rodada, se indicó que provendría de sedimentos atribuibles al Miembro San José (Rinderknecht y Noriega, 2002).

Capítulo IV. Sistemática de anhingas de América del Sur

En este capítulo se brindan los antecedentes sistemáticos de los Anhingidae fósiles, con un particular detalle de los taxones reconocidos para América del Sur. Por último se revisan los taxones registrados en América del Sur y se plantean discusiones finales para cada taxón.

Antecedentes

Una enumeración de los hallazgos de Anhingidae fósiles de todo el mundo puede consultarse en Olson (1975, 1985), Becker (1986), Rasmussen y Kay (1992), Noriega (1994), Alvarenga (1995), Mackness (1995) y Worthy (2012). Además de estas contribuciones, existen revisiones críticas ponderando la validez de ciertas especies registradas en otros lugares del mundo (*e.g.*, Olson, 1975; Louchart *et al.*, 2008), las cuales escapan a los objetivos de este trabajo. En lo que respecta exclusivamente a las anhingas de América del Sur, la más reciente enumeración de especies la realizaron Diederle *et al.* (2012). Por su parte, Campbell (1996), Alvarenga y Guilherme (2003) y Cenizo y Agnolín (2010) realizaron aportes críticos sobre la validez de ciertas especies, revisando además los registros en América del Sur.

El primer trabajo sobre una anhinga fósil en América del Sur fue realizado por Ameghino (1895), quien diagnosticó a *Liptornis hesternus* en base a una decimoprimerá vértebra cervical (BMNH-A599), aunque la refirió a la familia Pelecanidae con dudas.

Ya en el siglo XX, Lambrecht (1933) relocalizó a *Liptornis hesternus* en la superfamilia “Sulides”, sin aclarar a qué familia pertenecía.

En la década del 80, Olson (1985) en su revisión de registros fósiles de aves del mundo, argumentó que *Liptornis hesternus* debía ser considerada *Aves incertae sedis*, pero optó por mantener el estatus familiar propuesto por Ameghino (1895).

Rasmussen y Kay (1992) describieron una decimosegunda vértebra cervical (reinterpretada como decimotercera en esta tesis) y una ulna que probablemente, según indicación de los autores, proviniera de los mismos depósitos. El tamaño de los materiales es consistente como para pertenecer a *Anhinga grandis*, aunque su asignación no fue definitiva (Rasmussen y Kay, 1992). En ese año, Noriega erigió a *Macranhinga*

en base a *Ma. paranensis*, cuyo holotipo y paratipos (tarsometatarsos) halló distintos de aquel del género actual.

En el marco de su tesis doctoral, Noriega (1994) describió húmeros completos y fragmentos de tamaños similares a *An. anhinga*, considerándolos como Anhingidae indeterminado y resaltó que probablemente pertenecían a una especie distinta de las anhingas actuales. En esta tesis de Noriega se describieron más restos de anhingas, posteriormente publicados por este autor.

Al año siguiente, Alvarenga (1995) estableció *Meganhinga* a través de su especie monotípica *Me. chilensis*, utilizando como holotipo un tarsometatarso casi completo y refirió a este taxón dos cinturas pélvicas+sinsacros, una porción de diáfisis y un extremo proximal de ulna y un extremo distal de carpometacarpo. También fueron referidas cuatro vértebras torácicas articuladas (reinterpretadas como una vértebra cervical y tres torácicas en esta tesis), un extremo posterior de cintura pélvica+sinsacro, una vértebra caudal, fragmento de diáfisis de tibiotarso, una segunda falange del dígito derecho III, una mitad proximal de una primera falange del dígito IV y otro fragmento indeterminado de falange.

Campbell (1996) diagnosticó a *An. fraileyi* a partir de un tarsometatarso incompleto y le refirió fragmentos de húmero, un tibiotarso completo, un extremo distal de ulna, decimoctava y decimonovena vértebras cervicales. Además este autor sostuvo que Noriega (1992) fundó a *Macranhinga* a partir de un carácter no genérico (tamaño corporal) y otros que solo servirían como distinción en el nivel específico. Así propuso que *Macranhinga* sea considerado sinónimo junior de *Anhinga*. Campbell también cuestionó ciertos caracteres diagnósticos propuestos por Alvarenga para *Meganhinga* (i.e., *crista medialis hypotarsi* prominente, metáfisis proximal amplia y alas reducidas) y consideró que no son suficientes para sustentar la designación de un género nuevo, proponiendo también su sinonimia con *Anhinga*.

Al principio del siglo XXI, Noriega (2002) adicionó nuevos materiales a la especie *Ma. paranensis* (húmeros, carpometacarpo, cintura pélvica+sinsacro, fémur y tibiotarso), incrementando los caracteres distintivos de *Macranhinga*. Además notó que los húmeros referidos a *Ma. paranensis* eran morfológicamente similares a aquellos de *An. fraileyi*. En ese año, Noriega y Alvarenga (2002) argumentaron a favor de la validez de *Macranhinga* y *Meganhinga*; además, sugirieron tentativamente que *An. fraileyi* podría pertenecer al género *Macranhinga*, debido a que tendría caracteres comunes con éste. Finalmente también en ese año, Rinderknecht y Noriega (2002) diagnosticaron a

Giganhinga en base a *Gi. kiyuensis*, la cual se fundó mediante una cintura pélvica+sinsacro.

Al año siguiente, Alvarenga y Guilherme (2003) dieron a conocer a *Ma. ranzii* mediante un fémur como holotipo y le asignaron más fémures como paratipos; además le refirieron vértebras cervicales y un fragmento de tarsometatarso. Asimismo, diagnosticaron a *Anhinga minuta* basados en un tibiotarso y le refirieron un húmero, al cual lo consideraron paratipo. Además estos autores sostuvieron a *Macranhinga* y a *Meganhinga*, a través del estudio de sus caracteres. Por último estos autores dieron a conocer un extremo distal con parte de la diáfisis de húmero, que tiene un tamaño y morfología concordantes con el holotipo de *An. grandis*, aunque no lo refirieron definitivamente a esta especie.

Noriega y Piña (2004) asignaron a *Ma. paranensis* un coracoides, mediante la comparación de proporciones con el húmero.

Tres años más tarde, Areta *et al.* (2007) refirieron tentativamente al género *Giganhinga* un fémur distal y discutieron sobre la validez de la masa corporal como criterio sistemático entre las anhingas fósiles.

Un año más tarde, Noriega y Agnolín (2008) adicionaron información sobre elementos óseos de *Ma. paranensis*. Sostuvieron que los caracteres que Campbell (1996) reconoció en los materiales atribuidos a *An. fraileyi* (*i.e.*, extremo proximal y distal de húmero, tibiotarso), diferentes de *An. anhinga* y *An. grandis*, son compartidos con los de *Ma. paranensis*. Además revisaron parte de los materiales que presentó Noriega (1995), entre los cuales encontraron húmeros con caracteres compatibles con aquellos de *An. minuta*, aunque los tamaños no se correspondían, por lo que optaron referirlos provisoriamente a *Anhinga* cf. *An. minuta*.

Posteriormente, Cenizo y Agnolín (2010) reconocieron en la descripción original de *Liptornis hesternus* ciertos caracteres que les indicaron que pertenecía a Anhingidae. Estos autores consideraron que debido al extravío de su holotipo y la poca información diagnóstica que este proveía, debería ser considerado como *nomem dubium*. Por otra parte, nombraron a *An. fraileyi* dentro de *Macranhinga*, pero sin apreciación ni justificación en el texto. También propusieron que los materiales de *An. cf. An. grandis* de Colombia sean considerados como Anhingidae indeterminados, ya que argumentaron que su asignación basada en el tamaño no fue adecuada y que el presente conocimiento de la diversidad de anhíngidos fósiles impide que se asignen a un nivel taxonómico más bajo. Por último, dieron a conocer los restos más antiguos de la familia,

correspondientes a una parte distal de húmero y extremo distal de ulna asignados al género *Macranhinga*.

Degrange *et al.* (2012) presentaron por primera vez una ilustración del holotipo de *Liptornis hesternus*. Además, estudiaron una réplica del holotipo (PA 22) y junto con fotografías adicionales del espécimen, pudieron confirmar la asignación de esta especie a la familia Anhingidae, sin proveer mayores detalles. En ese año, Diederle *et al.* (2012) asignan vértebras cervicales a *Ma. paranensis* mediante el empleo de proporciones.

Recientemente Soto-Acuña *et al.* (2013) dieron a conocer nuevos materiales referidos a *Meganhinga chilensis*, correspondientes a un resto más completo de coracoides y un extremo distal de húmero, elemento hasta entonces que se desconocía.

Un resumen de los taxones registrados en América del Sur, indicando su asignación sistemática previa a esta revisión, se puede consultar en la Tabla 10.

Revisión sistemática

Se revisaron y compararon los restos fósiles más completos de Anhingidae. Se brindan diagnosis enmendadas y se asignan materiales no homólogos de los holotipos siguiendo criterios morfológicos y cuantitativos. Se usó como grupo proxy a los representantes actuales de la familia.

Clase AVES Linnaeus, 1758

Orden SULIFORMES Reichenbach, 1849

Familia ANHINGIDAE Ridgway, 1887

A continuación se presenta una combinación de caracteres que permiten atribuir los restos óseos a la familia Anhingidae, distinguiéndolos de los Phalacrocoracidae. Algunos caracteres son propuestos en esta tesis, otros fueron previamente usados (Miller, 1966; Olson, 1975; Martin y Mengel, 1975; Becker, 1986; Rasmussen y Kay, 1992; Mayr, 2001; Noriega, 2002; Rinderknecht y Noriega, 2002; Noriega y Piña, 2004;

Stewart y Beech, 2006; Areta *et al.*, 2007; Boles, 2010; Worthy, 2012; Diederle *et al.*, 2012).

Caracterización osteológica. Cuarta vértebra cervical: *facies articularis* de las *zygapophysis cranialis* delgadas y anteriormente laterales a las *foramina transversarium*; *foramina transversarium* reducidas; *facies articularis cranialis* más cóncavas dorsalmente respecto de la parte ventral; *fovea cranioventralis* reducida y somera; *corpus vertebrae* alargado; *sulcus caroticus* ancho y profundo en la mitad del *corpus vertebrae*. Novena vértebra cervical: *processi transversus* reducidos; *foramina transversarium* reducidas; *corpus vertebrae* alargado; *sulcus caroticus* ancho y profundo en la mitad del *corpus vertebrae*; *incisurae caudalis arcus* estrechas y excavadas; *cristae transverso-obliqua* bajas. Decimoprimera vértebra cervical: *processus spinosus* reducido; *zygapophysis cranialis* y *caudalis* desplazadas dorsalmente del *corpus vertebrae*; *processi transversus* reducidos; *foramina transversarium* reducidas; *corpus vertebrae* alargado; *sulcus caroticus* ancho y profundo; *canalis caroticus cervicalis* completo y con una cresta ventral fuerte; *processi costalis* prominentes antero-ventralmente. Decimocuarta vértebra cervical: *facies articularis* de las *zygapophysis cranialis* alargadas; *foramina transversarium* reducidas; *corpus vertebrae* alargado; *sulcus caroticus* somero en su porción posterior; *canalis caroticus cervicalis* completo y con una cresta ventral fuerte; *processi costalis* prominentes ventralmente; *tuberositas ligamenti collateralis* someras; *facies articularis caudalis* poco excavadas ventralmente. Decimoquinta vértebra cervical: *foramina transversarium* reducidas; *corpus vertebrae* más largo que ancho y neumático; *processi costalis* prominentes ventralmente y semiparalelos al eje antero-posterior; *processus ventralis corporis* proyectado posteriormente; *tuberositas ligamenti collateralis* menos cóncavas; *facies articularis caudalis* alta; *area ligamentum elastici* más amplia dorso-ventralmente. Decimosexta vértebra cervical: *processus spinosus* más extendido sobre el dorso del *arcus vertebrae*; *foramina transversarium* reducidas; *corpus vertebrae* más largo que ancho y neumático; *processus ventralis corporis* proyectado posteriormente; *tuberositas ligamenti collateralis* estrechas y someras; *area ligamentum elastici* amplio. Decimoctava vértebra cervical: *facies articularis cranialis* en vista ventral menos excavada; *corpus vertebrae* más largo que ancho y neumático; *processus ventralis corporis* proyectados posteriormente, cortos y que se asocian con una cresta a cada lateral; *zygapophysis caudalis* con *tori dorsalis* robustos y con *facies*

articularis amplias; *lacuna interzypophysialis* estrecha. Decimonovena vértebra cervical: *facies articularis cranialis* en vista ventral somera; *laminae arcocostalis* amplias; *corpus vertebrae* más largo que ancho y aneumático; *processus ventralis corporis* proyectado posteriormente y cortos; *incisurae arcus caudalis* cerradas. Vigésima vértebra cervical: *zygapophysis cranialis* con *facies articularis* alargadas; *processus ventralis corporis* proyectados posteriormente y reducidos; *corpus vertebrae* plano ventralmente y poco estrecho; *zygapophysis caudalis* con *facies articularis* conspicuas. Primera vértebra torácica: *corpus vertebrae* con laterales más excavados; *processus ventralis corporis* poco desarrollado. Segunda vértebra torácica: *corpus vertebrae* excavado lateralmente; *processus ventralis corporis* desarrollados en la mitad del *corpus vertebrae*. Tercera vértebra torácica: *corpus vertebrae* con laterales más excavados; *processus ventralis corporis* desarrollados en la mitad del *corpus vertebrae*. Séptima vértebra caudal libre: *processi transversus* anterior; *facies articularis cranialis* convexa; *corpus vertebrae* alto; *processus haemalis*, en vista lateral, larga. Coracoides: *processus acrocoracoideus* poco desarrollado; *facies articularis claviculares* de contorno subcircular y diámetro ligeramente desplazado del eje antero-posterior; *tuberculum brachiale* poco desarrollado; *facies articularis humeralis* reducida; puente óseo entre *facies articularis humeralis* con la *impressio ligamentum acrocoracohumeralis* robusto; diáfisis en vista ventral ancha y con los bordes ligeramente curvos; origen del *m. biceps brachii* corto; origen del *m. coracobrachialis caudalis* ocupa menos espacio de la superficie ventro-posterior del coracoides que el *m. supracoracoideus*. Húmero: *sulcus ligamentum transversus* corto y profundo ventralmente y ancho; *crista deltopectoralis* delgada en su extremo proximal y mitad, y extendida distalmente; *incisura capitis humeri* somera y amplia; *fossa pneumotricipitalis* somera proximalmente; origen del *m. humerotriceps* deja sobre la parte distal de la *fossa pneumotricipitalis* una superficie excavada; inserciones del *m. deltoideus pars major* y *pars minor* amplia y somera; en vista posterior, *tuberculum ventrale* al nivel del *tuberculum dorsale*; inserción del *m. scapulohumeralis caudalis* robusta; inserción del *m. latissimus dorsi pars cranialis* con su parte proximal más cercana al *margo caudalis* y coincide su extremo distal aproximadamente con la parte distal de la *crista deltopectoralis*; *impressio coracobrachialis* ancha y somera proximalmente; *fossa m. brachialis* proximal al *tuberculum supracondylare ventrale*; *tuberculum supracondylare ventrale* prominente y con surco distal; origen del *m. pronator superficialis* redondeado; el origen del *m. extensor carpi radialis* proximal-

dorsal al *epicondylus dorsalis* y está dividido en dos pequeñas impresiones; orígenes del *m. supinator brevis* y del *m. extensor digitorum communis* cercanos y someras; origen del *m. extensor carpi ulnaris* ligeramente anterior a la del *m. ectepicondylus ulnaris*; en vista anterior, *condylus dorsalis* y *ventralis* con anchos semejantes; *incisura intercondylaris* estrecha y poco profunda. Ulna: inserción del *m. humerotriceps* amplia; inserción del *m. scapulotriceps* amplia y dirigida distalmente; *cotyla dorsalis* estrecha; *cotyla ventralis* ovalada y prolongada hacia el *olecranon*; *incisura radialis* amplia y excavada; *tuberculum ligamenti collateralis ventralis* desarrollado; *impressio m. brachialis* amplia y somera; *depressio radialis* somera, amplia y no supera proximalmente al *condylus dorso-ulnaris*; *incisura tendinosa* amplia. Carpometacarpo: inserción del *m. ulnometacarpalis ventralis* amplia; *os metacarpale alulare* con base ancha y proyectado proximal; origen del *m. abductor alulae* somero; *fovea carpalis cranialis* somera y amplia; *fossa infratrochlearis* profunda y amplia; *fossa supratrochlearis* amplia; *processus pisiformis* alargado; *fovea carpalis caudalis* amplia y somera; inserción del *m. extensor carpi ulnaris* amplia; *sulcus tendineus* corto, somero y termina distalmente con una prominencia; *facies articularis* del *os metacarpale minus* amplia. Cintura pélvica+sinsacro: *zygapophysis cranialis* robustas, con *facies articularis* amplias; *corpus vertebrae* de las vértebras preacetabulares anchos; *facies articularis cranialis* de la primera vértebra sinsacral ovalada; *cristae iliaca dorsalis* y *cristae dorsolateralis ilii* altas; región sinsacral postacetabular situadas aproximadamente al nivel de las *foramina acetabuli*; origen del *m. ambiens* anterior a las *foramina acetabuli*; *processi costalis* que limita anteriormente con la *fossa renalis*, *pars ischiadica fossae* se relaciona con el *processus* posterior de forma subparalelo. Fémur: *caput femoris* grande y dirigido más proximalmente respecto del *trocánter femoris*; *facies articularis antitrochanterica* con surco postero-distal definido y profundo; inserción del *m. obturatorius lateralis* anterior a la del *m. obturatorius medialis*; inserción del *m. iliotrochantericus caudalis* corta, profunda y anterior; inserción del *m. iliotrochantericus medialis* y la del *m. iliotrochantericus cranialis* separadas; inserción del *m. iliofemoralis externus* profunda y amplia; inserción del *m. ischiofemoralis* prominente y robusta; diáfisis subcircular grácil y recta distalmente; origen del *m. flexor perforati digiti IV* amplia y excavada; *sulcus patellaris* poco definido proximalmente; *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis* distal; *impressio ligamentum cruciati cranialis* excavado y situado más posterior; *crista supracondylaris medialis* baja; *fossa poplitea* reducida y somera; *impressio ligamenti collateralis*

lateralis profundo; *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis* distal; origen del *m. tibialis cranialis* amplio; origen del *m. flexor perforantes et perforati digiti II* prominente. Tibiotarso: *fossa retropatellaris* somera; origen del *m. flexor hallucis longus* ancho; origen del *m. popliteus* amplio; origen del *m. tibialis cranialis* extendido distalmente y alargado; *facies gastrocnemialis* somera y amplia; origen del *m. gastrocnemius, pars intermedia* amplio; inserción del *m. femorotibialis medialis*; origen del *m. plantaris* distal; *crista fibularis* corta; *sulcus extensorius* ubicado medialmente y no incide completamente sobre la base del *condylus medialis*; borde distal del *pons supratendineus* se encuentra más cercano a la parte proximal del *condylus lateralis*; *condylus medialis* menos desplazado disto-medialmente respecto del *condylus lateralis* y en vista anterior, la superficie articular proximal es más delgada que la distal; *incisura intercondylaris* con borde distal, en vista anterior, angosto y desplazado hacia el *condylus lateralis*; *epicondylus medialis* prominente; *condylus lateralis* en vista anterior, con concavidad proximal profunda; *depressio epycondylus lateralis* excavada. Tarsometatarso: *crista medialis hypotarsi* y *crista intermediae hypotarsi* con superficie amplia y subtriangular posteriormente; origen del *m. flexor hallucis brevis* excavado; *fossa parahypotarsalis medialis* marcada; diáfisis robusta; origen del *m. abductor digiti IV* amplio en la parte media de la diáfisis y con pared plana transversal a esta; *cotyla medialis* cuadrangular, somera y horizontal; *m. extensor hallucis longus* con tendón en parte medial de la diáfisis, amplio; *trochlea metatarsi II* medial y anterior, respecto de la *trochlea metatarsi III*; *trochlea metatarsi IV* retraída anteriormente y proximal a la *trochlea metatarsi III*.

Géneros incluidos en la familia. *Anhinga* Brisson, 1760 (incluye a todas las especies actuales de la familia y posee representantes fósiles); *Macranhinga* Noriega, 1992 (únicamente incluye especies fósiles).

Variación morfológica en anhingas actuales

Se presenta un análisis de la variación cuantitativa intraespecífica en *An. anhinga* teniendo en cuenta el rango de variabilidad de cada medida analizada

(diferencia entre mínimos y máximos, expresados en porcentajes). Además, se compararon *An. anhinga* con *An. melanogaster*, calculando la diferencia porcentual entre ambas especies a partir de los promedios de cada variable, aún cuando algunos valores se solapan en los valores extremos.

Por último, en lo que respecta a lo cualitativo, se enumeraron caracteres que permiten distinguir las distintas especies de anhingas actuales en elementos esqueléticos representados en el registro fósil. La variación intraespecífica hallada en estas anhingas puede consultarse en el Capítulo V, Variaciones morfológicas en Anhingidae.

Variación cuantitativa

Vértebras: en *Anhinga anhinga* entre las medidas de las vértebras cervicales, los porcentajes de variación fueron amplios (Tabla 1).

Entre las vértebras cervicales de *An. anhinga* y *An. melanogaster*, las medidas tomadas mostraron en general un rango de superposición (Tabla 1), aunque en algunas vértebras el VL mostró una considerable diferencia entre estas especies (novena, decimoprimera, decimocuarta, decimoctava). Asimismo, entre las vértebras torácicas de estas especies, concordando con las cervicales, presentaron una gran superposición de medidas en general (Tabla 1), siendo también la excepción el VL (longitud de la vértebra); en la séptima vértebra caudal, las medidas obtenidas se superpusieron más que en las vértebras anteriores. En lo que al promedio respecta, *An. melanogaster* entre las vértebras, como valor medio de diferencia, es un 6% más grande que *An. anhinga*, aunque los porcentajes variaron dependiendo de la medida entre un 21% más chica a un 26% más grande.

Vert. cerv.4	VL	VAZA	VAA	VAP	VAZP
MNHNP s/n° 1	28,1*	8,0	5,3	5,5	4,9
MACN 54828	25,4	6,8	5,6	4,5	4,2
MHNT 1039	27,3	6,1	4,5	4,7	3,8
MHNT 2856	26,0	7,5	6,2	5,2	4,0
MHNT 924	26,3	6,3	5,6	3,7	3,5
MHNT 882	28,0	6,8	5,5	5,6	3,7
<i>An. an.</i> (n 6)	25,4-28,1	6,1-8,0	4,5-6,2	4,5-5,6	3,5-4,9

	(26,9; 10%)	(6,9; 24%)	(5,4; 27%)	(5,1; 20%)	(4,0; 29%)
MHNT 1210	29,0	7,2	5,5	4,9	4,0
MHNT 1195	28,1	7,3	5,2	5,5	4,9
<i>An. me.</i> (n 2)	28,1-29 (28,6)	7,2-7,3 (7,3)	5,2-5,5 (5,4)	4,9-5,5 (5,2)	4-4,9 (4,5)
V. interesp.	6%	6%	0%	2%	11%
Vert. cerv.9					
MNHNP s/n° 1	20,0	9,0	7,2	6,6	6,6
MACN 54828	18,9	7,8	6,5	5,5	7,0
MHNT 1039	18,7	7,7	6,2	5,4	7,0
MHNT 924	19,1	8,0	6,0	5,5	6,6
MHNT 882	19,5	7,9	6,5	6,0	6,5
MHNT 2856	20,5	8,5	6,6	5,5	6,9
<i>An. an.</i> (n 6)	18,7-20,5 (19,5; 9%)	7,7-9 (8,2; 14%)	6,0-7,2 (6,5; 17%)	5,4-6,0 (5,8; 10%)	6,5-7,0 (6,8; 7%)
MHNT 1210	21,9	9,0	6,8	5,5	7,7
MHNT 1195	20,8	10,0	7,0	6,0	7,4
<i>An. me.</i> (n 2)	20,8-21,9 (21,4)	9,0-10,0 (9,5)	6,8-7,0 (6,9)	5,5-6,0 (7,8)	7,4-7,7 (7,6)
V. interesp.	9%	14%	6%	26%	11%
Vert. cerv.11					
MNHNP s/n° 1	21,7	8,1	7,8	6,8	7,4
MACN 54828	20,9	7,0	6,5	5,6	6,1
MHNT 1039	20,8	7,5	6,8	6,0	5,5
MHNT 924	20,5	7,9	6,6	6,0	6,2
MHNT 882	21,6	8,0	7,0	7,0	6,9
MHNT 2856	21,7	7,9	7,0	6,0	6,8
<i>An. an.</i> (n 6)	20,5-21,5 (21,2; 5%)	7,0-8,1 (7,8; 14%)	6,5-7,8 (7,0; 17%)	5,6-7,0 (6,2; 20%)	5,5-7,4 (6,5; 26%)
MHNT 1210	23,5	8,5	7,7	5,8	6,7
MHNT 1195	24,0	8,0	8,0	6,5	7,5
<i>An. me.</i> (n 2)	23,5-24,0 (23,8)	8,0-8,5 (8,3)	7,7-8,0 (7,9)	5,8-6,5 (6,2)	6,7-7,5 (7,1)
V. interesp.	11%	6%	11%	0%	9%
Vert. cerv.14					
MNHNP s/n° 1	18	9,2	8,9	7,5	9,0
MHNT 1039	18,1	8,0	7,5	7,2	8,5
MHNT 924	17,6	7,9	7,8	7,2	8,1

MHNT 882	18,3	9,0	7,2	7,0	8,6
MHNT 2856	18,5	9,1	8,0	7,0	8,1
<i>An. an.</i> (n 5)	17,6-18,5 (18,1; 4%)	7,9-9,2 (8,7; 14%)	7,2-8,9 (7,9; 19%)	7,0-7,5 (7,2; 7%)	8,1-9,0 (8,5; 10%)
MHNT 1210	19,1	9,9	7,9	7,1	8,8
MHNT 1195	19,0	9,5	8,5	8,0	9,0
<i>An. me.</i> (n 2)	19,0-19,1 (19,1)	9,5-9,9 (9,7)	7,9-8,5 (8,2)	7,1-8,0 (7,6)	8,8-9,0 (8,9)
V. interesp.	5%	10%	4%	5%	5%
Vert. cerv.15					
MNHNP s/n° 1	17,0	9,5	9,5	8,0	9,5
MACN 54828	16,3	9,9	9,5	8,1	8,9
MHNT 1039	16,4	9,8	7,9	7,7	8,0
MHNT 924	16,5	9,5	8,0	7,5	7,9
MHNT 882	17,0	10,0	9,1	7,5	8,1
MHNT 2856	17,0	9,9	8,0	7,4	8,1
<i>An. an.</i> (n 6)	16,3-17,0 (16,7; 4%)	9,5-10,0 (9,8; 5%)	7,9-9,5 (8,7; 17%)	7,4-8,1 (7,7; 9%)	7,9-9,5 (8,4; 17%)
MHNT 1210	17,0	9,2	9,0	7,8	8,9
MHNT 1195	17,2	8,5	10,5	9,5	10,0
<i>An. me.</i> (n 2)	17,0-17,2 (17,1)	8,5-9,2 (8,9)	9,0-10,5 (9,8)	7,8-9,5 (8,7)	8,9-10,0 (9,5)
V. interesp.	2%	10%	11%	12%	12%
Vert. cerv.16					
MNHNP s/n° 1	14,5	8,0	9,0	9,9	7,1
MACN 54828	14,9	8,5	9,0	9,3	6,5
MHNT 1039	15,2	9,3	8,8	9,0	7,2
MHNT 2856	15,0	8,6	8,7	9,3	7,0
MHNT 924	14,8	8,8	8,9	8,6	7,1
MHNT 882	15,1	9,0	9,5	9,0	7,3
<i>An. an.</i> (n 6)	14,5-15,2 (14,9; 5%)	8,0-9,3 (8,7; 14%)	8,7-9,5 (9,0; 8%)	8,6-9,9 (9,2; 13%)	6,5-7,3 (7,0; 11%)
MHNT 1210	14,6	8,6	9,5	9,5	7,5
MHNT 1195	15,0	10,1	10,3	11,9	7,5
<i>An. me.</i> (n 2)	14,6-15,0 (14,8)	8,6-10,1 (9,4)	9,5-10,3 (9,9)	9,5-11,9 (10,7)	7,5-7,5 (7,5)
V. interesp.	1%	8%	9%	14%	7%
Vert. cerv. 20					

MNHNP s/n° 1	13,7	6,1	10,0	8,0	3,5
MACN 54828	13,1	5,8	11,0	8,6	3,1
MHNT 1039	13,5	6,1	9,6	9,9	3,5
MHNT 924	13,6	4,5	9,9	8,5	3,2
<i>An. an.</i> (n 4)	13,1-13,7 (13,5; 4%)	4,5-6,1 (5,6; 26%)	9,6-11,0 (10,1; 13%)	8,0-9,9 (8,8; 19%)	3,1-3,5 (3,3; 11%)
MHNT 1210	13,5	6,5	10,8	8,0	3,5
MHNT 1195	14,2	6,3	10,5	9,0	4,5
<i>An. me.</i> (n 2)	13,5-14,2 (13,85)	6,3-6,5 (6,4)	10,5-10,8 (10,65)	8,0-9,0 (8,5)	3,5-4,5 (4,0)
V. interesp.	3%	13%	5%	4%	18%
Vert.tor.1					
MNHNP s/n° 1	13,5	5,5	9,8	6,8	3,5
MACN 54828	13,3	5,2	8,0	7,0	3,0
MHNT 1039	14,0	5,0	9,5	6,0	3,0
MHNT 2856	13,1	5,5	10,0	8,1	4,0
<i>An. an.</i> (n 4)	13,1-14,0 (13,5; 6%)	5,0-5,5 (5,3; 9%)	8,0-10,0 (9,3; 20%)	6,0-8,1 (7,0; 26%)	3,0-4,0 (3,8; 25%)
MHNT 1210	14,3	6,9	8,9	6,0	3,5
MHNT 1195	15,1	7,5	8,5	5,5	3,9
<i>An. me.</i> (n 2)	14,3-15,1 (14,7)	6,9-7,5 (7,2)	8,5-8,9 (8,7)	5,5-6,0 (5,8)	3,5-3,9 (3,7)
V. interesp.	8%	26%	7%	21%	3%
Vert.tor.2					
MNHNP s/n° 1	13,9	5,4	5,8	7,0	3,0
MACN 54828	13,8	5,0	6,0	6,0	2,5
MHNT 1039	13,3	5,0	5,0	5,7	2,5
MHNT 2856	13,7	4,1	8,0	5,5	2,6
<i>An. an.</i> (n 4)	13,3-13,9 (13,7; 4%)	4,1-5,4 (4,9; 24%)	5,0-8,0 (6,2; 38%)	5,5-7,0 (6,1; 21%)	2,5-3,0 (2,7; 17%)
MHNT 1210	14,2	5,5	5,0	6,0	3,7
MHNT 1195	15,8	5,5	5,1	6,0	4,0
<i>An. me.</i> (n 2)	14,2-15,8 (15,0)	5,5-5,5 (5,5)	5,0-5,1 (5,05)	6,0-6,0 (6,0)	3,7-4,0 (3,85)
V. interesp.	7%	11%	23%	2%	29%
Vert.tor.3					
MNHNP s/n° 1	13,0	5,5	6,0	7,0	4,0
MACN 54828	13,0	5,2	5,0	6,1	4,0

MHNT 1039	12,9	5,0	4,7	6,0	2,7
MHNT 2856	13,5	5,1	4,8	6,0	4,3
MHNT 924	13,0	4,9	4,8	5,9	3,0
<i>An. an.</i> (n 5)	12,9-13,5 (13,1; 4%)	4,9-5,5 (5,2; 11%)	4,7-6,0 (5,1; 22%)	5,9-7,0 (6,2; 16%)	2,7-4,3 (3,6; 37%)
MHNT 1210	14,1	5,5	5,1	6,5	3,0
MHNT 1195	15,0	6,0	5,0	6,9	4,0
<i>An. me.</i> (n 2)	14,1-15,0 (14,6)	5,5-6,0 (5,8)	5,0-5,1 (5,05)	6,5-6,9 (6,7)	3,0-4,0 (3,5)
V. interesp.	10%	10%	1%	8%	3%
Vert.cau.7					
MACN 54828	7,1	x	7,5	6,0	x
MHNT 1039	7,0	x	7,0	6,0	x
MHNT 882	8,0	x	8,1	6,5	x
MHNT 924	7,4	x	7,5	6,0	x
MHNT 25	7,0	x	6,9	5,5	x
<i>An. an.</i> (n 5)	7,0-8,0 (7,3; 13%)	x	6,9-8,1 (7,4; 15%)	5,5-6,5 (6,0; 15%)	x
MHNT 1210	8,0	x	7,9	7,0	x
MHNT 1195	7,8	x	7,8	6,0	x
<i>An. me.</i> (n 2)	7,8-8,0 (7,9)	x	7,8-7,9 (7,85)	6,0-7,0 (6,5)	x
V. interesp.	8%	x	6%	8%	x

Tabla 1. Medidas obtenidas por ejemplar (en milímetros) y resumen de valores mínimos y máximos por medida en las vértebras cervicales, torácicas y caudal de *An. anhinga* y *An. melanogaster*. Entre paréntesis figura el promedio de cada una de las medidas por especie y el porcentaje de variación únicamente para *An. anhinga*. Se expresa la variación interespecífica en porcentajes de cada medida, calculados a partir de los promedios de cada una. El asterisco indica que es un valor estimado. Abreviaturas: VL, largo del *corpus vertebrae*; VAZA, ancho entre las *facies articularis* de las *zygapophysis cranialis*; VAA, ancho máximo anterior sobre la *facies articularis cranialis*; VAP, ancho máximo posterior sobre la *facies articularis caudalis*; VAZP, ancho entre las *facies articularis* de las *zygapophysis caudalis*; *An. an.*, *Anhinga anhinga*; *An. me.*, *Anhinga melanogaster*; V. interesp, variación interespecífica.

Coracoides: la variación en *An. anhinga* entre las medidas de los coracoides fue entre 5-24% dependiendo de la variable (Tabla 2).

Entre *An. aninga* y *An. melanogaster*, las medidas obtenidas se superpusieron a excepción de COLM. Entre estas especies, como valor medio de diferencia, *An. melanogaster* es un 1% más grande, variando según la medida entre un 11% más chica a 8% más grande (Tabla 2).

Coracoides	COL	COLM	COAV	COLS
MNHNP s/n° 1	65,0	55,5	25,6	19,0
MACN 54828	60,1	53,5	22,0	16,1
MHNT 1039	61,5	54,6	21,6	15,5
MHNT 924	59,5	54,0	21,4	15,5
MHNT 25	60,0	53,2	21,3	14,4
MHNT 882	62,0	56,0	21,0	14,5
<i>An. an.</i> (n 6)	59,5-65,0 (61,4; 8%)	53,2-56,0 (54,5; 5%)	21,0-25,6 (22,2; 18%)	14,4-19,0 (15,8; 24%)
MHNT 1210	62,7	56,5	22,0	15,0
MHNT 1195	68,0	61,6	23,0	13,4
<i>An. me.</i> (n 2)	62,7-68,0 (65,4)	56,5-61,6 (59,1)	22,0-23,0 (22,5)	13,4-15,0 (14,2)
V. interesp.	6%	8%	2%	11%

Tabla 2. Medidas obtenidas por ejemplar (en milímetros) y resumen de valores mínimos y máximos por medida en coracoides de *An. aninga* y *An. melanogaster*. Entre paréntesis figura el promedio de cada una de las medidas por especie y el porcentaje de variación únicamente para *An. aninga*. Se expresa la variación interespecífica en porcentajes de cada medida, calculados a partir de los promedios de cada una. Abreviaturas: COL, longitud máxima del coracoides; COLM, longitud medial del coracoides; COAV, ancho distal del coracoides; COLS, longitud máxima de la *facies articularis sternalis*; *An. an.*, *Aninga aninga*; *An. me.*, *Aninga melanogaster*; V. interesp, variación interespecífica.

Húmero: la variación en *An. aninga* es de 3-13% según la variable (Tabla 3).

Entre *An. aninga* y *An. melanogaster* las medidas solo se solapan ligeramente en HPC y HAD, ya que el máximo de la primera coincide con el mínimo de la segunda (Tabla 3. *Aninga melanogaster* es en promedio un 9% más grande, aunque según la medida varía de 7-11% más grande (Tabla 3).

Húmero	HL	HAP	HAC	HPC	HCC	HAD
MNHNPS/Nº 1	133,8	18,9	7,0	6,7	22,1	14,6
MACN 54828	130,5	19,1	7,0	6,0	21,7	14,9
MHNT 1039	129,8	18,7	6,8	5,9	21,0	13,7
MHNT 924	126,5	18,5	7,0	6,7	22,0	15,3
MHNT 25	127,0	18,1	7,0	6,4	21,0	13,7
MHNT 882	132,5	18,7	7,0	5,8	22,3	15,8
<i>An. an.</i> (n 6)	126,5-133,8 (130,0; 5%)	18,1-19,1 (18,7; 5%)	6,8-7,0 (7,0; 3%)	5,8-6,7 (6,3; 13%)	21,0-22,3 (21,7; 6%)	13,7-15,8 (14,7; 13%)
MHNT 1210	140,9	20,2	7,8	6,7	24,0	15,8
MHNT 1195	149,5	20,5	7,7	6,8	25,0	16,0
<i>An. me.</i> (n 2)	140,9-149,5 (145,2)	20,2-20,5 (20,4)	7,7-7,8 (7,75)	6,7-6,8 (6,75)	24,0-25,0 (24,5)	15,8-16,0 (15,9)
V. interesp.	11%	8%	10%	7%	11%	8%

Tabla 3. Medidas obtenidas por ejemplar (en milímetros) y resumen de valores mínimos y máximos por medida en húmeros de *An. anhinga* y *An. melanogaster*. Entre paréntesis figura el promedio de cada una de las medidas por especie y el porcentaje de variación únicamente para *An. anhinga*. Se expresa la variación interespecífica en porcentajes de cada medida, calculados a partir de los promedios de cada una. Abreviaturas: HL, largo del húmero; HAP, ancho proximal del húmero; HAC, ancho mínimo del *corpus humeri*; HPC, profundidad mínima del *corpus humeri*; HCC, circunferencia mínima del *corpus humeri*; HAD, ancho distal del húmero; *An. an.*, *Anhinga anhinga*; *An. me.*, *Anhinga melanogaster*; V. interesp, variación interespecífica.

Ulna: la variación en *An. anhinga* es de 6-19% dependiendo de la medida (Tabla 4).

Entre *An. anhinga* y *An. melanogaster* las medidas se solapan únicamente en UAC, en tanto que en UPC y UAD son contiguas (Tabla 4). *Anhinga melanogaster* muestra ser en promedio aproximadamente un 8% más grande que *An. anhinga*, aunque varía de 6 a 12% según la variable (Tabla 4).

Ulna	UL	UAP	UAC	UPC	UAD
MNHNP s/nº1	120,9	11,2	9,0	7,1	9,5
MACN 54828	118,0	11,0	8,0	7,0	10,0
MHNT 1039	116,3	10,5	8,1	7,4	9,2
MHNT 924	114,0	10,9	8,0	7,0	8,9
MHNT 25	115,7	11,5	8,5	6,0	9,5
MHNT 882	119,8	10,8	8,3	7,1	9,8
<i>An. an.</i> (n 6)	114,0-120,9 (117,5; 6%)	10,5-11,5 (11,0; 9%)	8,0-9,0 (8,3; 11%)	6,0-7,4 (6,9; 19%)	8,9-10,0 (9,5; 11%)
MHNT 1210	125,7	12,3	9,0	7,5	10,1
MHNT 1195	132,9	12,0	8,6	8,0	10,1
<i>An. me.</i> (n 2)	125,7-132,9 (129,3)	12,0-12,3 (12,2)	8,6-9,0 (8,8)	7,5-8,0 (7,8)	10,1-10,1 (10,1)
V. interesp.	9%	10%	6%	12%	6%

Tabla 4. Medidas obtenidas por ejemplar (en milímetros) y resumen de valores mínimos y máximos por medida en ulnas de *An. anhing*a y *An. melanogaster*. Entre paréntesis figura el promedio de cada una de las medidas por especie y el porcentaje de variación únicamente para *An. anhing*a. Se expresa la variación interespecífica en porcentajes de cada medida, calculados a partir de los promedios de cada una. Abreviaturas: UL, longitud máxima de la ulna; UAP, ancho proximal de la ulna; UAC, ancho máximo del *corpus ulnae*; UPC, profundidad máxima de la ulna; UAD, ancho distal de la ulna; *An. an.*, *Anhing*a *anhing*a; *An. me.*, *Anhing*a *melanogaster*; V. interesp, variación interespecífica.

Carpometacarpo: las medidas de *An. anhing*a variaron un 5 a 17% según la medida (Tabla 5).

*Anhing*a *melanogaster* es en promedio un 10% más grande que *An. anhing*a, variando de 5 a 14% según la medida (Tabla 5).

Carpometacarpo	CL	CAP	CAT	CAC	CPC	CAD
MNHNP s/nº 1	70,2	14,5	7,8	4,2	5,1	7,5
MACN 54807	66,0	13,9	6,8	3,9	4,9	7,5
MHNT 1039	64,1	13,9	6,5	4,3	4,9	7,3
MHNT 924	65,2	14,0	6,7	4,5	4,8	7,8
MHNT 25	65,0	14,4	7,0	4,5	5,0	7,5
MHNT 882	67,8	14,6	7,0	4,5	5,0	7,3
<i>An. an.</i> (n 6)	65,0-70,2 (66,4; 7%)	13,9-14,6 (14,2; 5%)	6,5-7,8 (7,0; 17%)	3,9-4,5 (4,3; 13%)	4,8-5,1 (5,0; 6%)	7,3-7,8 (7,5; 6%)
MHNT 1210	71,8	15,7	7,3	5,0	5,5	8,0

MHNT 1195	76,0	15,9	7,5	5,0	5,5	8,5
<i>An. me.</i> (n 2)	71,8-76,0 (73,9)	15,7-15,9 (15,8)	7,3-7,5 (7,4)	5,0-5,0 (5,0)	5,5-5,5 (5,5)	8,0-8,5 (8,3)
V. interesp.	10%	10%	5%	14%	9%	7%

Tabla 5. Medidas obtenidas por ejemplar (en milímetros) y resumen de valores mínimos y máximos por medida en carpometacarpos de *An. anhinga* y *An. melanogaster*. Entre paréntesis figura el promedio de cada una de las medidas por especie y el porcentaje de variación únicamente para *An. anhinga*. Se expresa la variación interespecífica en porcentajes de cada medida, calculados a partir de los promedios de cada una. Abreviaturas: CL: longitud del carpometacarpo; CAP, ancho proximal del carpometacarpo; CAT, ancho de la *trochlea carpalis*; CAC, ancho mínimo del *corpus os metacarpale majus*; CPC, profundidad mínima del *corpus os metacarpale majus*; CAD, ancho distal del carpometacarpo; *An. an.*, *Anhinga anhinga*; *An. me.*, *Anhinga melanogaster*; V. interesp, variación interespecífica.

Cintura pélvica+sinsacro: en *Anhinga anhinga* las medidas variaron de 7 a 33% dependiendo de cada una (Tabla 6).

Anhinga melanogaster es en promedio de 5% más grande que *An. anhinga*, aunque respecto de PSAF es un 4% más chica, y en las restantes varió desde 4% a 14% más grande (Tabla 6).

C. pelv. +sinsa.	PSAV	PSLP	PSAP	PSAA	PSLA	PSAF	PSDF
MNHNP s/n° 1	6,7	40,9	17,0	32,9	8,5	15,1	7,0
MACN 54807	5,0	36,0	17,2	32,5	7,5	16,1	5,8
MHNT 1039	5,0	46,7	17,0	31,0	8,0	15,1	5,7
MHNT 924	5,0	39,0	16,1	33,0	8,5	14,5	4,8
MHNT 25	6,0	37,9	16,3	31,5	8,3	13,5	6,0
MHNT 882	4,5	35,5	17,0	33,9	8,5	15,5	6,0
MHNT 2856	5,1	41,0	16,0	31,8	7,9	14,1	5,5
<i>An. an.</i> (n 7)	4,5-6,7 5,3; 33%)	35,5-46,7 (39,6; 24%)	16,0-17,2 (16,7; 7%)	31,0-33,9 (32, 4;9%)	7,5-8,5 (8,2; 12%)	13,5-16,1 (14,8; 16%)	4,8-7,0 (5,8; 31%)
MHNT 1210	6,6	44,5	16,3	33,0	9,5	13,5	6,5
MHNT 1195	5,0	41,0	17,1	34,9	9,5	14,9	6,0
<i>An. me.</i> (n 2)	5,0-6,6 (5,8)	41,0-44,5 (42,8)	16,3-17,1 (16,7)	33,0-34,9 (34,0)	9,5-9,5 (9,5)	13,5-14,9 (14,2)	6,0-6,5 (6,25)
V. interesp.	9%	8%	0%	5%	14%	4%	7%

Tabla 6. Medidas obtenidas por ejemplar (en milímetros) y resumen de valores mínimos y máximos por medida en cintura pélvica+sinsacro de *An. anhinga* y *An. melanogaster*. Entre paréntesis figura el promedio de cada una de las medidas por especie y el porcentaje de variación únicamente para *An. anhinga*. Se expresa la variación interespecífica en porcentajes de cada medida, calculados a partir de los promedios de cada una. Abreviaturas: PSAV: ancho máximo del *corpus vertebrae* de la primera vértebra sinsacral; PSLP, longitud de la parte preacetabular; PSAP: ancho mínimo de la pelvis preacetabular; PSAA, ancho entre los extremos de los *processus antitrochanterici*; PSLA: máxima longitud de la articulación del *antitrochanter*; PSAF, ancho entre las *foramina acetabuli*; PSDF, diámetro interno del *foramen acetabuli*; *An. an.*, *Anhinga anhinga*; *An. me.*, *Anhinga melanogaster*; V. interesp, variación interespecífica.

Fémur: en *An. anhinga* las medidas variaron de 5 a 21% dependiendo de la medida (Tabla 7).

Entre *An. anhinga* y *An. melanogaster* los valores obtenidos se solaparon en la mayoría, a excepción de FPT, FAD y FAP (Tabla 7). *Anhinga melanogaster* es en promedio un 6% más grande que *An. anhinga*, y varía de 1 a 11% según la medida (Tabla 7).

Fémur	FL	FAP	FDC	FCC	FPC	FAC	FAD	FPT
MNHP S/N° 1	59,5	12,4	6,8	20	6,2	6,8	13,5	9,7
MACN 54807	57,0	12,1	6,0	19,5	6,0	6,1	13,9	9,9
MHNT 1039	59,6	12,5	5,6	18,1	5,2	6,0	12,8	9,6
MHNT 924	58,0	12,7	5,9	20	5,5	6,8	13,0	10
MHNT 25	55,8	12,4	6,0	22	6,4	7,0	13,5	9,7
MHNT 882	58,7	12,8	5,4	20,5	5,3	6,3	13,3	10,4
<i>An. an.</i> (n 6)	55,8-59,6 (58,1; 6%)	12,1-12,8 (12,5; 5%)	5,4-6,8 (6,0; 21%)	18,1-22,0 (20,0; 18%)	5,2-6,2 (5,8; 16%)	6,0-7,0 (6,5; 14%)	12,8-13,9 (13,3; 8%)	9,6-10,4 (9,9; 8%)
MHNT 1210	57,5	13,0	6,1	21	5,8	7,0	14,9	11
MHNT 1195	60,4	13,0	6,0	22	7,1	6,2	15	11
<i>An. me.</i> (n 2)	57,5-60,4 (59,0)	13,0-13,0 (13,0)	6,0-6,1 (6,05)	21,0-22,0 (21,5)	5,8-7,1 (6,5)	6,2-7,0 (6,6)	4,9-15,0 (14,95)	11,0- 11,0 (11,0)
V. interesp.	2%	4%	1%	7%	11%	2%	11%	10%

Tabla 7. Medidas obtenidas por ejemplar (en milímetros) y resumen de valores mínimos y máximos por medida en fémures de *An. anhinga* y *An. melanogaster*. Entre paréntesis figura el promedio de cada una de las medidas por especie y el porcentaje de variación únicamente para *An. anhinga*. Se expresa la variación interespecífica en porcentajes de cada medida, calculados a partir de los promedios de cada una. Abreviaturas: FL, longitud del fémur; FAP, ancho proximal del fémur; FDC, diámetro del *caput femoris*; FAC, ancho mínimo del *corpus femoris*; FPC, profundidad mínima del *corpus femoris*; FCC, circunferencia mínima del *corpus femoris*; FAD, ancho distal del fémur; FPT, prominencia de la *crista trochanteris* del fémur; *An. an.*, *Anhinga anhinga*; *An. me.*, *Anhinga melanogaster*; V. interesp, variación interespecífica.

Tibiotarso: en *An. anhinga* las medidas obtenidas varían de 4 a 17% según la medida (Tabla 8).

Entre *An. aninga* y *An. melanogaster* los valores obtenidos se superponen únicamente en TBCC, en tanto que en TBPC es próximo. *Anhinga melanogaster* es en promedio un 10% más grande que *An. aninga*, aunque según la medida varía de 1 a 13% (Tabla 8).

Tibio.	TBL	TBAP	TBCC	TBPC	TBAC	TBAD
MNHNP S/N° 1	90,5	11,1	20,5	5,4	6,2	11,6
MACN 54807	87,0	11,1	20,0	4,5	6,0	11,1
MHNT 1039	88,6	10,5	20,0	4,9	5,9	11,1
MHNT 924	87	10,9	19	5,0	6,0	11,0
MHNT 25	86,8	11,0	17,0	4,5	5,6	11,0
MHNT 882	88,0	10,6	19,0	5,0	5,6	11,0
<i>An. an.</i> (n 6)	86,8-90,5 (88,0; 4%)	10,5-11,1 (10,9; 5%)	17,0-20,5 (19,3; 17%)	4,5-5,4 (4,9; 17%)	5,6-6,2 (5,9; 10%)	11,0-11,6 (11,1; 5%)
MHNT 1210	94,3	12,3	18,0	5,5	6,5	12,5
MHNT 1195	98,5	2,5	21,0	5,5	7,1	13
<i>An. me.</i> (n 2)	94,3-98,5 (96,4)	12,3-12,5 (12,4)	18,0-21,0 (19,5)	5,5-5,5 (5,5)	6,5-7,1 (6,8)	12,5-13,0 (12,8)
V. interesp.	9%	12%	1%	11%	13%	13%

Tabla 8. Medidas obtenidas por ejemplar (en milímetros) y resumen de valores mínimos y máximos por medida en tibiotarsos de *An. aninga* y *An. melanogaster*. Entre paréntesis figura el promedio de cada una de las medidas por especie y el porcentaje de variación únicamente para *An. aninga*. Se expresa la variación interespecífica en porcentajes de cada medida, calculados a partir de los promedios de cada una. Abreviaturas: TBL, longitud del tibiotarso; TBAP, ancho proximal del tibiotarso; TBPC, profundidad mínima del *corpus tibiotarsi*; TBAC, ancho mínimo del *corpus tibiotarsi*; TBCC, circunferencia mínima del *corpus tibiotarsi*; TBAD, ancho distal del tibiotarso; tibio, tibiotarso; *An. an.*, *Anhinga aninga*; *An. me.*, *Anhinga melanogaster*; V. interesp, variación interespecífica.

Tarsometatarso: en *An. aninga* las medidas obtenidas varían de 4 a 14% según la variable (Tabla 9).

Entre *An. aninga* y *An. melanogaster* las medidas no se superponen (Tabla 9). *Aninga melanogaster* es de 6 a 20% más grande que en *An. aninga*, con un promedio de 13% (Tabla 9).

Tarso.	TTL	TTAP	TTLH	TTAT	TTLT
MNHNP S/N° 1	44,9	12,2	5,8	7,8	12,9
MACN 54807	41,1	11,1	5,1	7,5	12,9
MHNT 1039	43,0	12,4	5,6	7,6	12,5
MHNT 924	42,4	12,0	5,0	7,0	12,8
MHNT 25	41,3	12,1	5,5	7,5	12,4
MHNT 882	43,5	12,0	5,3	7,1	12,6
<i>An. an.</i> (n 6)	41,1-44,9 (42,7; 8%)	11,1-12,4 (12,0; 11%)	12,4-12,9 (12,7; 4%)	5,0-5,8 (5,4; 14%)	7,0-7,8 (7,4; 10%)
MHNT 1210	47,3	13,5	6,3	8,3	13,5
MHNT 1195	50,8	13,4	6,1	10	13,6
<i>An. me.</i> (n 2)	47,3-50,8 (49,0)	13,4-13,5 (13,45)	13,5-13,6 (13,55)	6,1-6,3 (6,2)	8,3-10,0 (9,2)
V. interesp.	13%	11%	6%	13%	20%

Tabla 9. Medidas obtenidas por ejemplar (en milímetros) y resumen de valores mínimos y máximos por medida en tarsometatarsos de *An. aninga* y *An. melanogaster*. Entre paréntesis figura el promedio de cada una de las medidas por especie y el porcentaje de variación únicamente para *An. aninga*. Se expresa la variación interespecífica en porcentajes de cada medida, calculados a partir de los promedios de cada una. Abreviaturas: TTL, longitud del tarsometatarso; TTAP, ancho proximal del tarsometatarso; TTLH: longitud del *hypotarsus*, del tarsometatarso; TTAT, ancho de la *trochlea metatarsi* III del tarsometatarso; TTLT, longitud de la *trochlea metatarsi* III del tarsometatarso; *An. an.*, *Aninga aninga*; *An. me.*, *Aninga melanogaster*; V. interesp, variación interespecífica.

Variación cualitativa interespecífica

Se halló que *An. anhinga* puede ser diferenciada de *An. melanogaster* mediante los siguientes caracteres:

Cuarta vértebra cervical: *foramen vertebrale* con surco dorsal más reducido; *fovea cranioventralis* uniformemente excavada (con dos depresiones a cada lado de la línea medial en *An. melanogaster*); *laminae arcocostalis* y *corporocostalis* menos distales.

Novena vértebra cervical: tendón del *m. longus colli dorsalis pars. caudalis* sin osificar.

Decimoquinta vértebra cervical: *facies articularis caudalis* con borde ventral amplio y somero.

Decimosexta vértebra cervical: *foramen vertebrale* con surco estrecho; *laminae corporocostalis* reducidas; *area ligamentum elastici* más horizontal.

Vigésima vértebra cervical: *foramen vertebrale* con surco dorsal reducido.

Coracoides: *processus lateralis* reducido

Húmero: *fossa pneumotricipitalis* profunda y reducida; *sulcus humerotricipitalis* y el *sulcus scapulotricipitalis* someros proximalmente; *fossa olecrani* sin surco dorsal.

Carpometacarpo: *fovea carpalis cranialis* somera; surco que deja el *m. abductor major digiti majoris* somero; *fossa supratrochlearis* somera; *sulcus tendineus* más somero.

Cintura pélvica+sinsacro: *foramen vertebrale* con surco dorsal estrecho; origen del *m. obturatorius lateralis* más somero; *vertex craniolateralis* más bajos.

Tibiotarso: *canalis extensorius* ovalado.

Tarsometatarso: surco medial a la *crista medialis hypotarsi* más somero; *sulcus hypotarsi* posterior cerrado; *tuberculum m. fibularis* prominente; tendón del *m. extensor hallucis longus* proximal; *foramen vascularia distale* con dos perforaciones (con una en *An. melanogaster*); *fossa metatarsi* I profunda y poco delimitada; *trochlea metatarsi* III en vista posterior más rectangular.

***Anhinga* Brisson, 1760**

Plautus Klein, 1760

Plotus Gunnerus, 1761

Plautus Gunnerus, 1761

Plotus Linnaeus, 1766

Plautus Brünnich, 1772

Plottus Scopoli, 1777

Liptornis Ameghino, 1895 *nov.syn.*

Notoplotus Mathews, 1920

Especie tipo. *Plotus anhinga* Linnaeus, 1766

Especies fósiles de América del Sur referidas. *Anhinga minuta* Alvarenga y Guilherme, 2003; *Anhinga hesterna* (Ameghino, 1895) *nov. comb.*

Caracterización osteológica. Tejido cortical de los huesos largos delgado. Húmero: *margo caudalis* poco conspicuo; *condylus lateralis* con surco lateral profundo; *fossa olecrani* somera; división posterior del *m. flexor carpi ulnaris* ovalada y chica; *m. pronator longus* chico y separado de la división anterior del *m. flexor carpi ulnaris* por un borde bajo; inserción del *m. scapulohumeralis cranialis* chico y bajo; *epicondylus dorsalis* bajo; inserción del *m. subscapularis* reducida; *tuberculum dorsale* en vista proximal, próximo al *caput humeri*; *tuberculum ventrale* con extremo somero; inserciones del *m. deltoideus pars major* y *pars minor* reducidas y someras; origen del *m. extensor carpi radialis* somero; *processus flexorius* bajo y proximal; *sulcus humerotricipitalis* reducido y separado del *sulcus scapulotricipitalis* por una superficie plana. Carpometacarpo: *fossa infratrochlearis* chica y somera; *processus pisiformis* alto; *os metacarpale major* grácil y con surco posterior somero; surco entre el *m. abductor alulae* y *m. extensor brevis alulae* amplio y excavado; *fovea carpalis cranialis* amplia y profunda; origen del *m. flexoralulae* somero y con el margen que limita con el *os metacarpale alulare* definido; *processus extensorius* ovalado; inserción del *m. ulnometacarpalis dorsalis* somera; *fovea carpalis caudalis* reducida y somera, y en su porción proximal-dorsal, limita con una baja prominencia distal-dorsal a la *trochlea carpalis*; *symphysis metacarpalis distalis* en vista posterior, somera. Cintura

pélvica+sinsacro: región preacetabular corta; región postacetabular proximal en vista dorsal ancha; *ala preacetabularis ilii* baja; vértebras preacetabulares con *processus ventralis corporis*; primera vértebra preacetabular con *processi transversus* estrechos; *fossa renalis* al nivel del *foramen acetabuli* redondeada; *cristae iliaca dorsalis* divergentes; *antitrochanter* al nivel de la *cristas spinosa synsacri*; primera vértebra preacetabular con el *processus spinosus* bajo; *zygapophysis cranialis* gráciles y con *facies articularis* alargadas; primera vértebra preacetabular con *arcus vertebrae* delgado y sin concavidad asociada; *corpus vertebrae* gráciles; *fossa iliaca dorsalis* somera y con borde dorsal, reducido; *processus costalis* que limita anteriormente con la *fossa renalis*, *pars ischiadica fossae*, poco notorio. Fémur: diáfisis grácil; epífisis distal delgada y sobre el eje próximo-distal; *crista trochanteris* baja; superficie proximal a la *fossa poplitea*, entre la parte distal de la *línea intermuscularis caudalis* y el *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis*, reducida y somera; inserción del *m. obturatorius medialis* somero; inserción del *m. iliotrochantericus caudalis* reducida; inserción del *m. ischiofemoralis* corta; inserción del *m. caudofemoralis* amplia; origen del *m. gastrocnemius pars lateralis* somero. Tibiotarso: diáfisis grácil y estrecha distalmente; *depressio epicondylaris medialis* proximalmente somera y reducida; *crista cnemialis cranialis*, en vista proximal, alargada; origen del *m. tibialis cranialis* amplio y delimitado; *crista cnemialis cranialis* poco extendida distalmente; *sulcus intercnemialis* somero en su porción distal; *crista cnemialis lateralis* ancha y poco dirigida lateralmente. Tarsometatarso: *trochlea metatarsi* II distal a la *trochlea metatarsi* III y lateral; *trochlea metatarsi* III estrecha anteriormente; borde entre la *cotyla medialis* y la *fossa parahypotarsalis medialis* estrecho; *sulcus extensorius* con borde medial, bajo; *sulcus flexorius* al nivel proximal de la *crista plantaris lateralis*, estrecho y somero; origen del *m. extensor hallucis longus* estrecho y lateral; distancia entre *foramen vascularia distale* mayor; *fossa metatarsi* I reducida; *trochlea metatarsi* II con dos rebordes bajos y un surco paralelo al reborde medial somero.

Distribución geográfica y estratigráfica. Localidad fosilífera La Cueva (Santa Cruz, Argentina), Formación Santa Cruz (Mioceno temprano tardío; Pisos/Edades Langhiano-Burdigaliano), miembro indeterminado; localidad fosilífera LACM 5158, río Acre, próxima a la frontera con Bolivia (Acre, Brasil), Miembro Conglomerado Acre,

Fm. Madre de Dios (Mioceno tardío-Plioceno temprano; Pisos/Edades Tortoniano-Piacenziano).

***Anhinga minuta* Alvarenga y Guilherme, 2003**

Lámina 1

Holotipo. UFAC-4720, tibiotarso izquierdo incompleto.

Material referido. UFAC-4719, húmero izquierdo incompleto.

Diagnosis enmendada [modificada de Alvarenga y Guilherme (2003)]. Tamaño más pequeño entre las anhingas actuales y fósiles conocidas. Húmero: *impressio coracobrachialis* somera y poco delimitada; *crista deltopectoralis* ancha proximalmente; *fossa m. brachialis* amplia y con su borde distal más profundo; *sulcus humerotricipitalis* y el *sulcus scapulotricipitalis* menos marcado proximalmente. Tibiotarso: *crista patellaris* poco cubierta medialmente por el área de inserción del *ligamentum patellae*; origen del *m. tibialis cranialis* definido distalmente; *impressio ligamentum collateralis medialis* reducida, baja y posterior; *canalis extensorius* ovalado.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Localidad fosilífera LACM 5158, río Acre, próxima a la frontera con Bolivia (Acre, Brasil), Miembro Conglomerado Acre, Fm. Madre de Dios (Mioceno tardío-Plioceno temprano; Pisos/Edades Tortoniano-Piacenziano): UFAC4719, 4720.

Comentarios

En base a las proporciones de las especies actuales, Alvarenga y Guilherme (2003) asignaron el húmero UFAC 4719 a *Anhinga minuta* por correspondencia entre su talla esperada respecto a la del tibiotarso.

Tanto el holotipo como el húmero UFAC 4719 presentan indicios de estados ontogenéticos avanzados (*i.e.*, texturas lisas en la diáfisis, superficies articulares bien osificadas) lo que permite comparar la eventual correspondencia entre las proporciones del primero y el holotipo de *An. minuta* respecto a aquellas observadas en las especies actuales y así evaluar la pertenencia de este húmero aislado a *Anhinga minuta*. Además

el tamaño de ambos elementos en todas sus dimensiones son menores (fósiles Tabla 11 y 12, actuales Tabla 3 y 8).

La Figura 48 muestra que las proporciones que ambos presentan son semejantes a aquella propia de la variabilidad en *Anhinga*, lo que da indicios lo suficientemente certeros de coespecificidad entre estos elementos atribuidos a *An. minuta*.

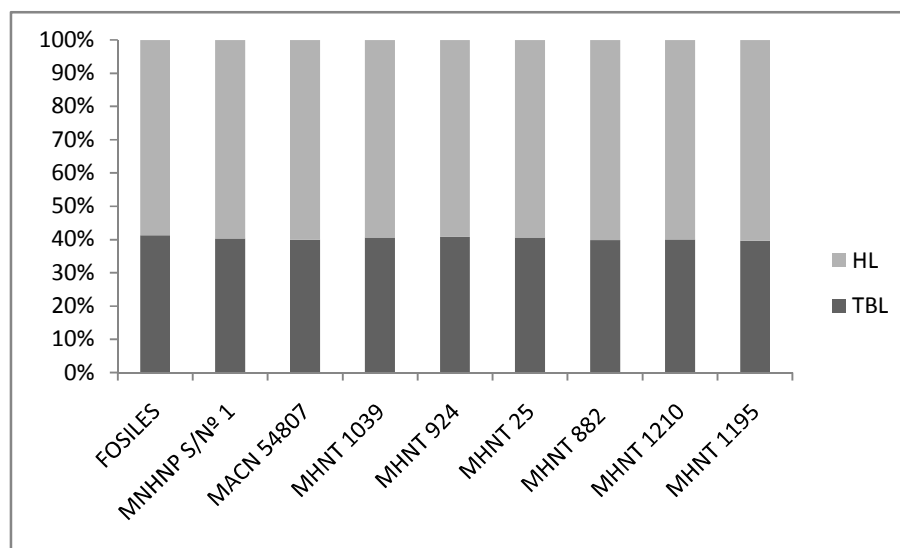


Figura 48. Proporciones entre el holotipo de *An. minuta* (tibiotorso) y el húmero UFAC 4719, comparado con seis *An. anhinga* (MNHNP s/nº 1, MACN 54807, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: HL, longitud del húmero; TBL, longitud del tibiotorso.



Lámina 1. Materiales de *Anhinga minuta*. Tibiotarso UFAC-4720, holotipo de *Anhinga minuta*: 1, vista anterior; 2, vista posterior. Húmero UFAC 4719 de *Anhinga minuta*: 3, vista anterior; 4, vista posterior. Escala: 30 mm.

TIBIOTARSO	TBL	TBAP	TBCC	TBPC	TBAC	TBAD
UFAC-4720	70,0	8,5	14,0	4,3	5,0	8,4

Tabla 11. Medidas del tibiotarso de *Anhinga minuta*. Abreviaturas: TBL, longitud del tibiotarso; TBAP, ancho proximal del tibiotarso; TBPC, profundidad mínima del *corpus tibiotarsi*; TBAC, ancho mínimo del *corpus tibiotarsi*; TBCC, circunferencia mínima del *corpus tibiotarsi*; TBAD, ancho distal del tibiotarso;

HÚMERO	HL	HAP	HAC	HPC	HCC	HAD
UFAC 4719	99,4	14,6	6	5,6	19	11,5

Tabla 12. Medidas del húmero de *Anhinga minuta*. Abreviaturas: HL, largo del húmero; HAP, ancho proximal del húmero; HAC, ancho mínimo del *corpus humeri*; HPC, profundidad mínima del *corpus humeri*; HCC, circunferencia mínima del *corpus humeri*; HAD, ancho distal del húmero.

***Anhinga hesterna* (Ameghino, 1895) nov. comb.**

Lámina 2

Liptornis hesternus Ameghino, 1985

Holotipo. BMNH-A599, decimoprimera vértebra cervical incompleta.

Diagnosis enmendada [modificada de Ameghino (1895)]. *Anhinga* de tamaño intermedio entre *An. anhinga* y *An. melanogaster*. Decimoprimera vértebra cervical: *zygapophysis cranialis* con *facies articularis* delgadas; surcos entre la cresta ventral del *canalis caroticus cervicalis* y los *processi caroticus* someros; *incisurae arcus caudalis* someras; *arcus vertebrae* en vista dorsal, triangular en su borde anterior y semirrecto en su margen posterior; *tuberositas ligamenti collateralis* excavadas; *processi caroticus* menos proyectados anteriormente; *canalis caroticus cervicalis* con el borde antero-medial retraído posteriormente; *facies articularis caudalis* con laterales-ventrales más proyectados lateralmente y las concavidades en las que limita con el *foramen vertebrale* y el *sulcus caroticus* con concavidades de dimensiones similares; *zygapophysis caudalis* posteriores.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Localidad fosilífera La Cueva (Santa Cruz, Argentina), Formación Santa Cruz (Mioceno temprano tardío; Pisos/Edades Langhiano-Burdigaliano), miembro indeterminado: BMNH-A599.

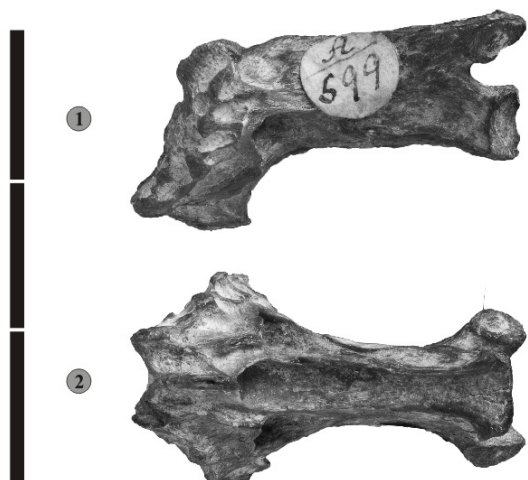


Lámina 2. Decimoprimera vértebra cervical BMNH-A599 holotipo de *Anhinga hesterna*. 1, vista lateral; 2, vista ventral. Escala: 30 mm.

***Macranhinga* Noriega, 1992**

Meganhinga Alvarenga, 1995 nov. syn.

Anhinga Campbell, 1996 nec Brisson, 1760

Giganhinga Rinderknecht y Noriega, 2002 nov. syn.

Especie tipo. *Macranhinga paranensis* Noriega, 1992

Especies fósiles de América del Sur referidas. *Macranhinga ranzii* Alvarenga y Guilherme, 2003, *Macranhinga chilensis* Alvarenga, 1995 nov. comb.

Caracterización osteológica [modificada de Noriega (1992)]. Tejido cortical de los huesos largos engrosado. Húmero: *margo caudalis* definido; *condylus lateralis* con surco lateral somero; *fossa olecrani* profunda; división posterior del *m. flexor carpi ulnaris* redondeada y grande; *m. pronator longus* grande y separado de la división anterior del *m. flexor carpi ulnaris* por un borde alto; inserción del *m. scapulohumeralis cranialis* grande y prominente; *epicondylus dorsalis* prominente; inserción del *m. subscapularis* amplia; *tuberculum dorsale* en vista proximal, distante del *caput humeri*; *tuberculum ventrale* con extremo excavado; inserciones del *m. deltoideus pars major* y *pars minor* amplias y excavadas; origen del *m. extensor carpi radialis* profundo; *processus flexorius* prominente y distal; *sulcus humerotricipitalis* proporcionalmente amplio y separado del *sulcus scapulotricipitalis* por una prominencia alta. Carpometacarpo: *fossa infratrochlearis* grande y profunda; *processus pisiformis* bajo; *os metacarpale major* robusto y con surco posterior marcado; surco entre el *m. abductor alulae* y *m. extensor brevis alulae* estrecho y somero; *fovea carpalis cranialis* reducida y somera; origen del *m. flexor alulae* somera y con el margen que limita con el *os metacarpale alulare* poco definido; *processus extensorius* alargado; inserción del *m. ulnometacarpalis dorsalis* profunda; *fovea carpalis caudalis* amplia y profunda, y en su porción proximal-dorsal, limita con una notoria prominencia distal-dorsal a la *trochlea carpalis*; *symphysis metacarpalis distalis* en vista posterior, excavada. Cintura pélvica+sinsacro: región preacetabular alargada; región postacetabular proximal más angosta en vista dorsal; *ala preacetabularis ilii* vertical; vértebras preacetabulares sin *processus ventralis corporis*; primera vértebra sinsacral con *processi transversus* anchos; *fossa renalis* al nivel de las *foramen acetabuli* ovalada; *cristae iliaca dorsalis*

menos divergentes entre sí; *antitrochanter* más dorsal; primera vértebra con el *processus spinosus* alto; *zygapophysis cranialis* robustas y con *facies articularis* anchas; primera vértebra sinsacral con considerable expansión del *arcus vertebrae* y una concavidad asociada; *corpus vertebrae* robustos; *fossa iliaca dorsalis* excavada y con borde dorsal, sobresaliente; *processus costalis* que limita anteriormente con la *fossa renalis*, *pars ischiadica fossae*, conspicuo. Fémur: diáfisis robusta; epífisis distal más ancha y pronunciada posteriormente; *crista trochanteris* desarrollada; superficie proximal a la *fossa poplitea*, entre la parte distal de la *línea intermuscularis caudalis* y el *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis*, amplia y profunda; inserción del *m. obturatorius medialis* profundo; inserción del *m. iliotrochantericus caudalis* amplia; inserción del *m. ischiofemoralis* alargada; inserción del *m. caudofemoralis* reducida; origen del *m. gastrocnemius pars lateralis* excavado. Tibiotarso: diáfisis robusta y amplia distalmente; *depressio epicondylaris medialis* proximalmente profunda y amplia; *crista cnemialis cranialis* con porción proximal triangular; origen del *m. tibialis cranialis* somero y poco delimitado; *crista cnemialis cranialis* extendida distalmente; *sulcus intercnemialis* excavado en su porción distal; *crista cnemialis lateralis* delgada y dirigida lateralmente. Tarsometatarso: *trochlea metatarsi* II al nivel de la *trochlea metatarsi* III y medial; *trochlea metatarsi* III amplia anteriormente; borde entre la *cotyla medialis* y la *fossa parahypotarsalis medialis* amplio; *sulcus extensorius* con borde medial, alto; *sulcus flexorius* al nivel proximal de la *crista plantaris lateralis*, amplio y profundo; origen del *m. extensor hallucis longus* amplio y medial; distancia entre *foramen vascularia distale* menor; *fossa metatarsi* I amplia; *trochlea metatarsi* II con dos rebordes conspicuos y un surco paralelo al reborde medial marcado.

Distribución geográfica y estratigráfica. Río Paraná (Dpto. Paraná, Entre Ríos, Argentina), “Mesopotamiense”, Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío; Piso/Edad Tortoniano); localidad fosilífera LACM 4611, río Acre cerca de la confluencia con el Río de los Patos (Dpto. Madre de Dios, Perú), Miembro Conglomerado Acre, Fm. Madre de Dios (Mioceno tardío-Plioceno temprano; Pisos/Edades Tortoniano-Piacenziano); localidad fosilífera LACM 5954, río Acre, entre Brasiléia y Assis (Acre, Brasil), Miembro Conglomerado Acre, Fm. Madre de Dios (Mioceno tardío-Plioceno temprano; Pisos/Edades Tortoniano-Piacenziano); localidad fosilífera LACM 5158, río Acre, próxima a la frontera con Bolivia (Acre, Brasil), Miembro Conglomerado Acre, Fm. Madre de Dios (Mioceno tardío-Plioceno temprano; Pisos/Edades Tortoniano-

Piacenziano); cerro Rucañanco (Malleco, Chile), Miembro Malla-Malla, Fm. Cura-Mallin (Mioceno temprano tardío; Pisos/Edades Serravalliano-Burdigaliano); balneario Kiyú, Río de la Plata (Dpto. San José, Uruguay), Miembro San José, Fm. Raigón (Plioceno tardío-Pleistoceno temprano, Pisos/Edades Piacenziano-Gelasiano).

Comentarios

El carácter que resulta importante para diferenciar a *Macranhinga* de *Anhinga* es el desarrollo de hueso cortical de los huesos largos. Se corroboró que al menos un hueso de *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii*, *Ma. kiyuensis* y *Ma. chilensis* (ya sea el fémur, el tibiotarso, el tarsometatarso, el húmero o el carpometacarpo) presentan el hueso cortical más engrosado que en las anhingas actuales (Figura 79).

***Macranhinga paranensis* Noriega, 1992**

Lámina 3

Anhinga fraileyi Campbell, 1996 *nov.syn.*

Macranhinga fraileyi (Campbell, 1996) Cenizo y Agnolin (2010)

Holotipo. MACN-PV 13507, tarsometatarso derecho completo.

Paratipos. MACN-PV 12281, extremo proximal de tarsometatarso; MACN-PV 12293, tarsometatarso incompleto.

Materiales referidos. LACM 135356, tarsometatarso derecho incompleto (holotipo de *Anhinga fraileyi*); MACN-PV 12292, cintura pélvica+sinsacro; MACN-PV 12741, extremo proximal de tibiotarso izquierdo; MACN-PV 13299, fémur incompleto derecho; MACN-PV 14363, fémur incompleto derecho; MACN-PV 14364, extremo distal de tibiotarso; MACN-PV 14366, extremo distal de fémur izquierdo; MACN-PV 14370, extremo distal de tibiotarso; MLP-PV 41-XII-13-929, cintura pélvica+sinsacro incompleta; MLP-PV 88-IX-20-3, extremo distal y diáfisis de tibiotarso derecho; MLP-PV 88-IX-20-5, cintura pélvica+sinsacro incompleta; MLP-PV 88-IX-20-12, extremo distal de fémur derecho; MLP-PV 88-IX-20-15, cintura pélvica+sinsacro incompleta.

Diagnosis enmendada [modificada de Noriega (1992)]. Tamaño intermedio entre *Macranhinga chilensis* y *Ma. ranzii*. Cintura pélvica+sinsacro: *corpus vertebrae*

de la región preacetabular moderadamente comprimido lateralmente; *foramen acetabuli* abierta medialmente; *cristae iliacadorsalis* divergen posteriores a las *foramen acetabuli*; *cristae dorsolateralis ilii* altas. Fémur: *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis* bajo, redondeado y sin surco asociado; *condylus lateralis* forma junto a la *crista tibiofibularis* un surco somero proximalmente. Tarsometatarso: *crista medialis hypotarsi*, en vista proximal, perpendicular al ancho proximal y se extiende menos posteriormente; *crista intermediae hypotarsi* perpendicular al ancho proximal; *crista lateralis hypotarsi*, en vista proximal, con forma de tubérculo pediculado; origen del *m. flexor hallucis brevis* ligeramente desviado del eje próximo-distal.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Localidad tipo río Paraná (Dpto. Paraná, Entre Ríos, Argentina), “Mesopotamiense”, Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío; Piso/Edad Tortoniano): MACN-PV 12281, 12292, 12293, 12741, 13299, 13507, 14363, 14364, 14366, 14370, MLP-PV 41-XII-13-929, MLP-PV 88-IX-20-3, 5, 12, 15; localidad fosilífera LACM 4611, parte superior del río Acre cerca de la confluencia con el Río de los Patos (Dpto. Madre de Dios, Perú), Miembro Conglomerado Acre, Fm. Madre de Dios (Mioceno tardío-Plioceno temprano; Pisos/Edades Tortoniano-Piacenziano): LACM 135356.

Comentarios

A *Macranhinga paranensis*, además de aquellos representados por los paratipos (tarsometatarsos), se refirieron fragmentos aislados provenientes del sitio o de localidades y niveles próximos del holotipo, correspondientes a vértebras cervicales (cuarta, decimoquinta, decimosexta), cinturas pélvicas+sinsacros, fémures, tibiotarsos, coracoides, húmeros y carpometacarpos (Noriega, 2002; Noriega y Piña, 2004; Noriega y Agnolín, 2008; Diederle *et al.*, 2012). A los materiales de esta especie, se suman también aquellos asignados o próximos a “*Anhinga fraileyi*” (tarsometatarso, tibiotarsos, vértebras, húmeros y ulna; Campbell, 1996; Alvarenga y Guilherme 2003), dada la sinonimia con *Ma. paranensis* planteada en esta tesis (ver discusión más abajo). Muchos de los materiales citados anteriormente, fueron reasignados al nivel de género o incluso familiar (ver más abajo).

El tibiotarso MLP-PV 88-IX-20-3 y el fémur MACN-PV 14363 referidos por Noriega (2002) a *Macranhinga paranensis* coinciden con uno de los paratipos de esta especie (extremo proximal de tarsometatarso MACN-PV 12281) en presentar

desarrollos mayores de hueso cortical en las partes de menor circunferencia de la diáfisis que las aningas actuales (Lámina 3), lo cual permite referirlos a *Macranhinga*; además, cabe señalar que todas las medidas tomadas en el holotipo MACN-PV 13507 (holotipo de *Ma. paranensis*), MLP-PV 88-IX-20-3 y MACN-PV 14363 son mayores al de las aningas actuales (fósiles Tablas 13, 14 y 15, actuales Tablas 7, 8 y 9).

El extremo distal de tibiotarso MLP-PV 88-IX-20-3 articula adecuadamente con el holotipo (tarsometatarso, MACN-PV 13507; Figura 49); por su parte, el extremo proximal de tibiotarso MACN-PV 12741, dado a conocer por Noriega y Agnolín (2008) presenta la diáfisis de morfología y dimensiones coincidentes con aquella del extremo distal de tibiotarso. Asimismo, el fémur MACN-PV 13299 articula con el extremo proximal de tibiotarso. Tratándose de materiales con caracteres propios de estados ontogenéticos adultos (*e.g.*, diáfisis con superficies lisas, con textura longitudinal extremadamente débil; epífisis soldadas a las diáfisis y con superficies articulares marcadas), se puede con seguridad realizar comparaciones de dimensiones con ejemplares adultos de aningas actuales. La longitud del tarsometatarso MACN-PV 13507 (holotipo de *Ma. paranensis*), junto a la del tibiotarso MACN-PV 12741 y del fémur MACN-PV 13299 mantienen entre sí las mismas proporciones que en las aningas actuales (Figura 50). Esta serie de evidencias proveen sustento para asignar estos elementos a *Macranhinga paranensis*; además coinciden en la procedencia estratigráfica y geográfica.

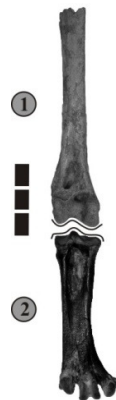


Figura 49. Correspondencia entre elementos del miembro posterior. Tarsometatarso MACN-PV 13507 (holotipo de *Macranhinga paranensis*): 1, vista anterior. Extremo distal de tibiotarso MLP-PV 88-IX-20-3: 2, vista anterior. Escala: 30 mm.

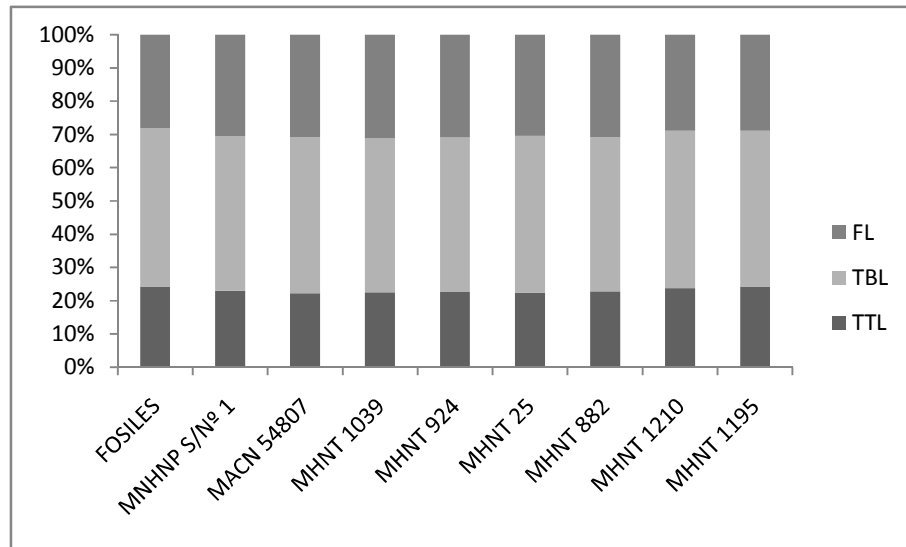


Figura 50. Proporciones entre el holotipo de *Macranhinga paranensis* (tarsometatarso), tibiotalarso MACN-PV 12741 y el fémur MACN-PV 13299, comparado con seis *An. anhinga* (MNHNP s/nº 1, MACN 54807, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: FL, longitud del fémur; TBL, longitud del tibiotalarso; TTL, longitud del tarsometatarso.

Por su parte, la cintura pélvica+sinsacro MLP-PV 88-IX-20-5, asignada a *Macranhinga paranensis* por Noriega (2002), corresponde a un individuo adulto (evidenciado por la presencia de un sinsacro fusionado a la cintura pélvica), lo que posibilita hacer comparaciones de proporciones con las anhingas actuales estudiadas; cabe señalar que todas las medidas de esta cintura pélvica+sinsacro son mayores respecto de aquellas de las anhingas actuales (fósil Tabla 16, actuales Tabla 6). Además, sus dimensiones permiten descartar su asignación a *Ma. ranzii*, debido a que el fémur holotipo de esta especie es más grande que el esperable para esta pelvis; respecto de la cintura pélvica+sinsacro holotípica de *Ma. kiyuensis*, además del menor tamaño, posee caracteres que la distinguen (*e.g.*, *corpus vertebrae* de las vértebras preacetabulares moderadamente comprimidos, no tubulares como en *Ma. kiyuensis*; *foramen acetabuli* abierto medialmente). La proporción entre el largo del tarsometatarso de los holotipos de *Ma. chilensis* y el de *Ma. paranensis* respecto del largo preacetabular de esta cintura pélvica, muestran ser la esperable para ambas especies, ya que se corresponden con la variabilidad de las anhingas actuales (Figura 51 y 52). De manera consistente, y otorgando una mayor certeza a la asignación, se observa que esta pelvis y el fémur (MACN-PV 13299) previamente asignado a *Ma. paranensis* articulan de manera armónica, por lo cual se mantiene su coespecificidad.

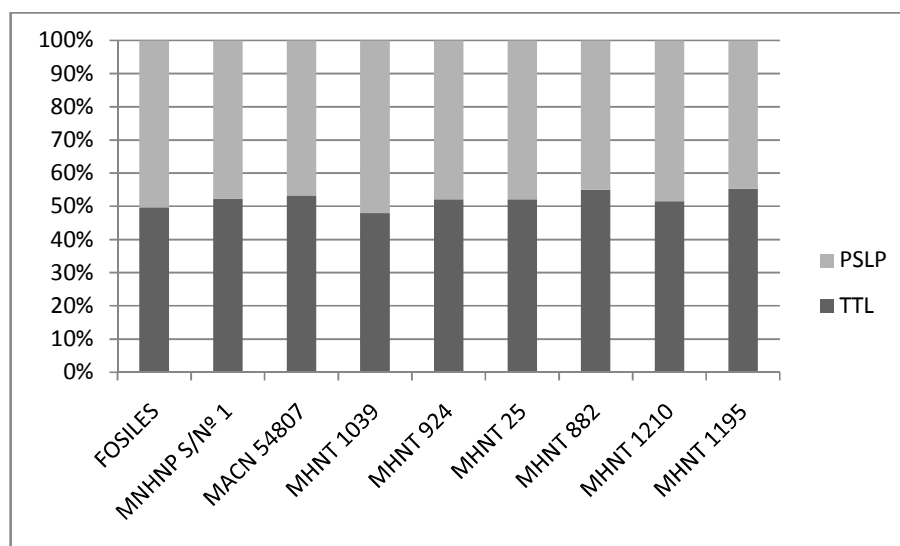


Figura 51. Proporciones entre el holotipo de *Ma. chilensis* (tarsometatarso) y la cintura pélvica+sinsacro MLP-PV 88-IX-20-5, comparado con seis *An. aninga* (MNHNP s/nº 1, MACN 54807, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: PSLP, longitud de la parte preacetabular de la cintura pélvica+sinsacro; TTL, longitud del tarsometatarso.

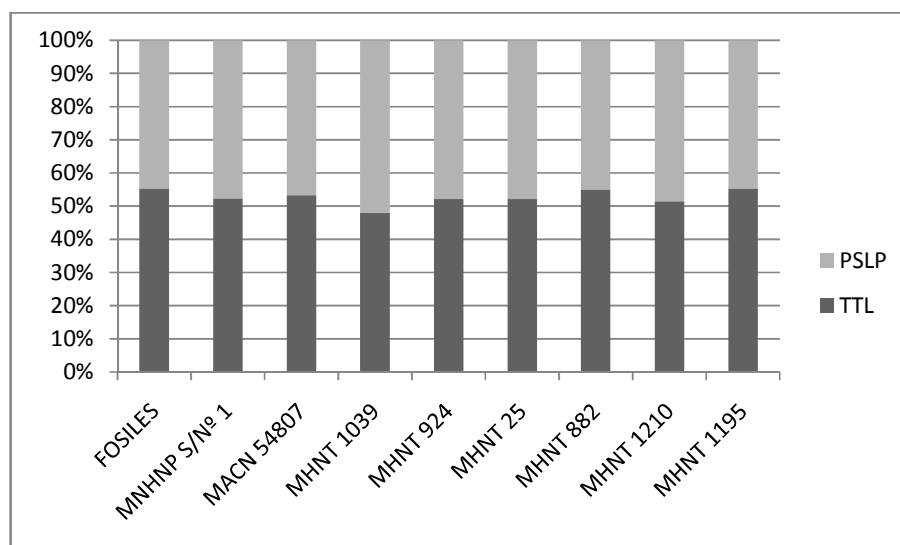


Figura 52. Proporciones entre el holotipo de *Ma. paranensis* (tarsometatarso) y la cintura pélvica+sinsacro MLP-PV 88-IX-20-5, comparado con seis *An. aninga* (MNHNP s/nº 1, MACN 54807, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: PSLP, longitud de la parte preacetabular de la cintura pélvica+sinsacro; TTL, longitud del tarsometatarso.



Lámina 3. Materiales de *Macranhinga paranensis* y tomografías o vistas del hueso cortical. Cintura pélvica+sinsacro MLP-PV 88-IX-20-5: 1, vista dorsal; 2, vista ventral; 3, tomografía del *corpus vertebrae* ubicado al nivel del *foramen acetabuli*. Fémur MACN-PV 13299: 4, vista anterior; 5, vista posterior; 6, tomografía de la parte de la diáfisis con mínima circunsferencia. Extremo proximal de tibiotarso MACN-PV 12741: 7, vista anterior; 8, vista posterior. Extremo distal de tibiotarso MLP-PV 88-IX-20-3: 9, vista anterior; 10, vista posterior; 11, vista de la superficie de hueso cortical expuesta. Tarsometatarso MACN-PV 13507, holotipo de *Macranhinga paranensis*: 12, vista anterior; 13, vista posterior. Extremo proximal de tarsometatarso MACN-PV 12281, paratipo de *Macranhinga paranensis*: 14, vista de la superficie de hueso cortical expuesta. Escala: 30 mm.

TARSOMETATARSO	TTL	TTAP	TTAT	TTLT	TTLH
MACN-PV 13507	75,8	21,0	10,0	12,1	20,1
MACN-PV 12293	72,9	21,0*	10,2	11,9	X
MACN-PV 12281		19,1			21,1
LACM 135356	68,9	18,2	8,0	9,7	X

Tabla 13. Medidas de tarsometatarsos de *Macranhinga paranensis*. El asterisco indica valores estimados. Abreviaturas: TTL, longitud del tarsometatarso; TTAP, ancho proximal del tarsometatarso; TTLH: longitud del *hypotarsus*, del tarsometatarso; TTAT, ancho de la *trochlea metatarsi* III del tarsometatarso; TTLT, longitud de la *trochlea metatarsi* III del tarsometatarso.

TIBIOTARSO	TBL	TBAP	TBCC	TBPC	TBAC	TBAD
MLP-PV-IX-20-3			33,0	9,5	12,5	20,5
MACN-PV 12741	149*	18,2	33,1	9,5	12,7	20,4*

Tabla 14. Medidas de tibiotarsos de *Macranhinga paranensis*. El asterisco indica valores estimados. TBL, longitud del tibiotarso; TBAP, ancho proximal del tibiotarso; TBPC, profundidad mínima del *corpus tibiotarsi*; TBAC, ancho mínimo del *corpus tibiotarsi*; TBCC, circunferencia mínima del *corpus tibiotarsi*; TBAD, ancho distal del tibiotarso.

FEMUR	FL	FAP	FDC	FCC	FPC	FAC	FAD	FPT
MACN-PV 13299	87,9*	21,1*	x	36	11,0	12,0	26,0*	x
MACN-PV 14363	87,1*	21,0*	x	35	10,9	11,9	25,7*	X
MACN-PV 14366					10,2	11,5	24,9	

Tabla 15. Medidas de fémures de *Macranhinga paranensis*. El asterisco indica valores estimados. Abreviaturas: FL, longitud del fémur; FAP, ancho proximal del fémur; FDC, diámetro del *caput femoris*; FAC, ancho mínimo del *corpus femoris*; FPC, profundidad mínima del *corpus femoris*; FCC, circunferencia mínima del *corpus femoris*; FAD, ancho distal del fémur; FPT, prominencia de la *crista trochanteris* del fémur.

CINTURA PELVICA+SINSACRO	PSAV	PSLP	PSAP	PSAA	PSLA	PSAF	PSDF
MLP-PV 88-IX-20-5	8,7*	61,3*	23,0	44,7*	13,8	20,0	9,7

Tabla 16. Medidas de cinturas pélvicas+sinsacros de *Macranhinga paranensis*. El asterisco indica valores estimados. Abreviaturas: PSAV: ancho máximo del *corpus vertebrae* de la primera vértebra sinsacral; PSLP, longitud de la parte preacetabular; PSAP: ancho mínimo de la pelvis preacetabular; PSAA, ancho entre los extremos de los *processus antitrochanterici*; PSLA: máxima longitud de la articulación del *antitrochanter*; PSAF, ancho entre las *foramina acetabuli*; PSDF, diámetro interno del *foramen acetabuli*.

***Macranhinga ranzii* Alvarenga y Guilherme, 2003**

Lámina 4

Holotipo. UFAC 3640, extremo proximal y diáfisis de fémur izquierdo.

Paratipos. UFAC 4860, extremo proximal de fémur derecho; UFAC 4034, fémur derecho incompleto.

Materiales referidos. MACN-PV 14371, extremo proximal de fémur izquierdo.

Diagnosis enmendada [modificada de Alvarenga y Guilherme (2003)]. Tamaño intermedio entre *Macranhinga paranensis* y *Ma. kiyuensis*. Fémur: *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis* prominente, alargado próximo-distalmente y en su borde lateral se forma un surco que sigue su extensión.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Localidad fosilífera LACM 5954, porción superior del río Acre, entre Brasiléia y Assis (Acre, Brasil), Miembro Conglomerado Acre, Fm. Madre de Dios (Mioceno tardío-Plioceno temprano; Pisos/Edades Tortonian-Piacenziano): UFAC 3640, 4034, 4860. Barrancas del río Paraná (Dpto. Paraná, Entre Ríos, Argentina), “Mesopotamiense”, Fm Ituzaingó (Mioceno tardío; Piso/Edad Tortonian): MACN-PV 14371.

Comentarios

Alvarenga y Guilherme (2003) asignaron a *Macranhinga ranzii* un tarsometatarso y vértebras cervicales (novena, decimocuarta, decimoquinta, vigésima) sin justificar sus asignaciones. En la presente contribución las vértebras fueron reasignadas al nivel familiar (ver más abajo), mientras que el tarsometatarso se asignó con dudas a la familia (ver más abajo). Los fémures son notoriamente más grandes que aquellos de las anhingas actuales (fósiles Tabla 17, actuales Tabla 7).



Lámina 4. Materiales de *Macranhinga ranzii*. Fémur UFAC 3640, holotipo de *Macranhinga ranzii*: 1, vista anterior; 2, vista posterior. Extremo proximal de fémur MACN-PV 14371: 3, vista de la superficie de hueso cortical expuesta (el área blanca en el interior de la vista distal representa espacio medular). Escala: 30 mm.

FEMUR	FL	FAP	FDC	FCC	FPC	FAC	FAD	FPT
UFAC 3640	10,5*	29,5	13,4	45	14,5	13,5	x	15,5
UFAC 4034		30	12,5*	X	x	x	x	23,5
UFAC- 4860	95,5	25,5*	7,8*	39	11,5	12,1	17,7*	15,7*

Tabla 17. Medidas de fémures de *Macranhinga ranzii*. El asterisco indica valores estimados. Abreviaturas: FL, longitud del fémur; FAP, ancho proximal del fémur; FDC, diámetro del *caput femoris*; FAC, ancho mínimo del *corpus femoris*; FPC, profundidad mínima del *corpus femoris*; FCC, circunferencia mínima del *corpus femoris*; FAD, ancho distal del fémur; FPT, prominencia de la *crista trochanteris* del fémur.

***Macranhinga chilensis* (Alvarenga, 1995) nov. comb.**

Lámina 5

Meganhinga chilensis Alvarenga, 1995

Anhinga chilensis Campbell, 1996

Holotipo. SGO-PV 4001-A, tarsometatarso derecho incompleto.

Diagnosis [modificada de Alvarenga (1995)]. Tamaño menor que *Ma. paranensis*. Tarsometatarso: *crista medialis hypotarsi* inclinada hacia el margen lateral respecto al ancho proximal y proyectada posteriormente; origen del *m. flexor hallucis brevis* anterior; *crista lateralis hypotarsi* ancha y baja.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Cerro Rucañanco (Malleco, Chile), Miembro Malla-Malla, Fm. Cura-Mallin (Mioceno temprano tardío; Pisos/Edades Serravalliano-Burdigaliano); SGO-PV 4001-A.

Comentarios

Además del tarsometatarso (holotipo) se refirió un fragmento de diáfisis de tibiotarso, cinturas pélvicas+sinsacros, una vértebra cervical y tres torácicas, coracoides, una escápula, húmero y ulna, y varias falanges (Alvarenga, 1995; Soto-Acuña *et al.*,

2013). Todos estos elementos son considerados en esta tesis como Anhingidae indeterminado (ver más abajo). Cabe señalar que los materiales SGO-PV 4001-N (diáfisis de tibiotarso) SGO-PV 4001-O (segunda falange completa del dígito III) SGO-PV 4001-P (extremo proximal de la primera falange del dígito IV), SGO-PV 4001-Q (porción de falange distal indeterminada), SGO-PV 4001-J (coracoides), SGO-PV 4001-I (escápula), SGO-PV 4001-M (carpometacarpo) y SGO-PV 4001-L (fragmento de diáfisis de ulna) asignados por Alvarenga (1995), al igual que el material SGO-PV 22212a (coracoides) dado a conocer por Soto-Acuña *et al.* (2013) presentan estados fragmentarios, por lo tanto se decidió no asignarlos sistemáticamente. Cabe destacar que el tarsometatarso holotipo es más grande en todas sus dimensiones que las anhingas actuales (fósil Tabla 18, actuales Tabla 9).



Lámina 5. Material de *Macranhinga chilensis*. Tarsometatarso SGO-PV 4001-A, holotipo de *Macranhinga chilensis*: 1, vista anterior; 2, vista posterior. Escala: 30 mm.

TARSOMETATARSO	TTL	TTAP	TTAT	TTLT	TTLH
SGO-PV 4001-A	60,5	18,35	9,0	10,0	21,0

Tabla 18. Medidas del tarsometatarso de *Macranhinga chilensis*. El asterisco indica valores estimados. Abreviaturas: TTL, longitud del tarsometatarso; TTAP, ancho proximal del tarsometatarso; TTLH: longitud del *hypotarsus*, del tarsometatarso; TTAT, ancho de la *trochlea metatarsi* III del tarsometatarso; TTLT, longitud de la *trochlea metatarsi* III del tarsometatarso.

***Macranhinga kiyuensis* Rinderknecht y Noriega, 2002**

Lámina 6

Giganhinga kiyuensis Rinderknecht y Noriega, 2002

Holotipo. MNHN 1632, cintura pélvica+sinsacro incompleta.

Material referido. MACN-PV 12179, extremo distal de fémur izquierdo.

Diagnosis [modificada de Rinderknecht y Noriega (2002)]. Tamaño mayor a cualquier otra anhinga actual o fósil. Cintura pélvica+sinsacro: *corpus vertebrae* de la región preacetabular tubulares; *foramen acetabuli* cerrado medialmente; *cristae iliaca dorsalis* divergen posteriormente a la altura del *foramen acetabuli*. Fémur: *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis* prominente, alargado próximo-distalmente y en su borde lateral se forma un surco que sigue su extensión; *condylus lateralis* forma junto a la *crista tibiofibularis* un surco marcado proximalmente.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Balneario Kiyú, Río de la Plata (Dpto. San José, Uruguay), Miembro San José, Fm. Raigón (Plioceno tardío-Pleistoceno temprano, Pisos/Edades Piacenziano-Gelasiano): MNHN 1632; río Paraná (Dpto. Paraná, Entre Ríos), “Mesopotamiense”, Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío; Piso/Edad Tortoniano): MACN-PV 12179.

Comentarios

Areta *et al.* (2007) argumentaron que la diferencia de aproximadamente 30 % en los valores de masa corporal calculados entre *Macranhinga kiyuensis* y el obtenido a partir del fémur MACN-PV 12179, eran similares a aquella variación que se encuentra entre las especies de *Macranhinga* (i.e., *Ma. paranensis* y *Ma. ranzii*); a su vez, el hecho de que el único material conocido de *Ma. kiyuensis* no sea homólogo con este fémur, les impidió también establecer una aproximación específica.

Areta *et al.* (2007) al comparar masas corporales obtenidas a partir del holotipo de *Ma. kiyuensis* (cintura pélvica+sinsacro) y del fémur que estos presentaron, no tuvieron en cuenta el error que se genera al comparar masas corporales calculadas a partir de elementos no homólogos. Por ejemplo, si se quiere calcular la masa corporal de

Ma. paranensis a través de la ecuación usada en cintura pélvica+sinsacro por Areta *et al.* (2007) se obtiene un valor de peso subestimado (*i.e.*, 3,7 kg) respecto de aquel calculado a partir del fémur (*i.e.*, 5,4 kg; Noriega, 2002), por ende no es posible evaluar su coespecificidad de esta manera.

Se atribuye con certeza a *Macranhinga* por poseer un desarrollo de hueso cortical proporcionalmente mayor al de las aningas actuales (Lámina 6). Todas las medidas obtenidas de este fémur superan aquellas de las aningas actuales (fósil Tabla 19, actuales Tabla 7).

Teniendo presente que este fémur corresponde a un ave adulta (*e.g.*, texturas lisas, epífisis soldadas), en lo que a medidas lineales respecta, mantiene una relación con el holotipo de *Ma. kiyuensis* (cintura pélvica+sinsacro) cercana a aquella presente en la variabilidad de las aningas actuales (Figura 53), mientras que no corresponde con *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis* y *Ma. ranzii* (Figuras 54, 55 y 56) por lo que es factible proponer la asignación de este fémur a *Ma. kiyuensis*. Al igual que el fémur asignado, la cintura pélvica+sinsacro holotipo es también tiene mayores dimensiones que las aningas actuales (fósil Tabla 20, actuales Tabla 6).

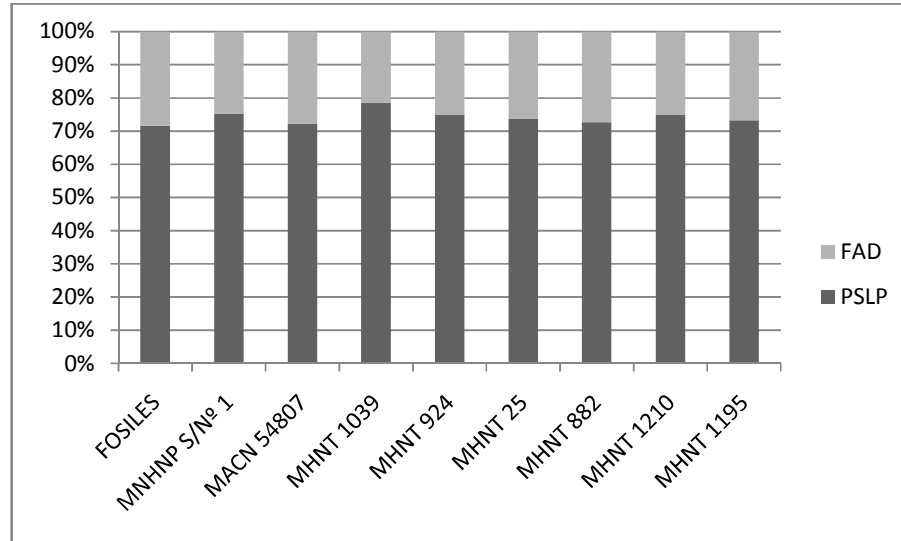


Figura 53. Proporciones entre el holotipo de *Ma. kiyuensis* (cintura pélvica+sinsacro) y el fémur MACN-PV 12179, comparado con seis *An. aninga* (MNHNP S/Nº 1, MACN 54807, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: FAD, ancho distal del fémur; PSLP, longitud de la parte preacetabular de la cintura pélvica+sinsacro.

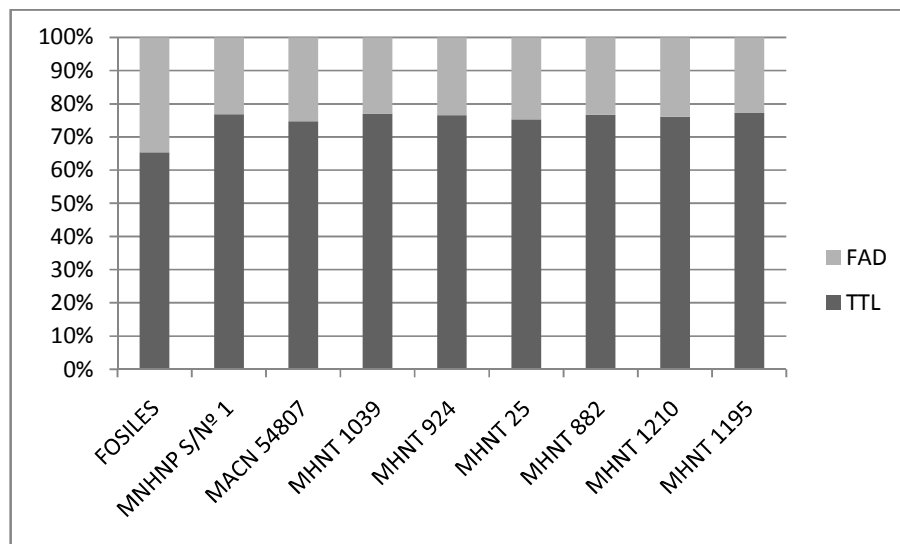


Figura 54. Proporciones entre el holotipo de *Ma. paranensis* (tarsometatarso) y el fémur MACN-PV 12179, comparado con seis *An. anHINGA* (MNHNP s/n° 1, MACN 54807, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: FAD, ancho distal del fémur; TTL, longitud del tarsometatarso.

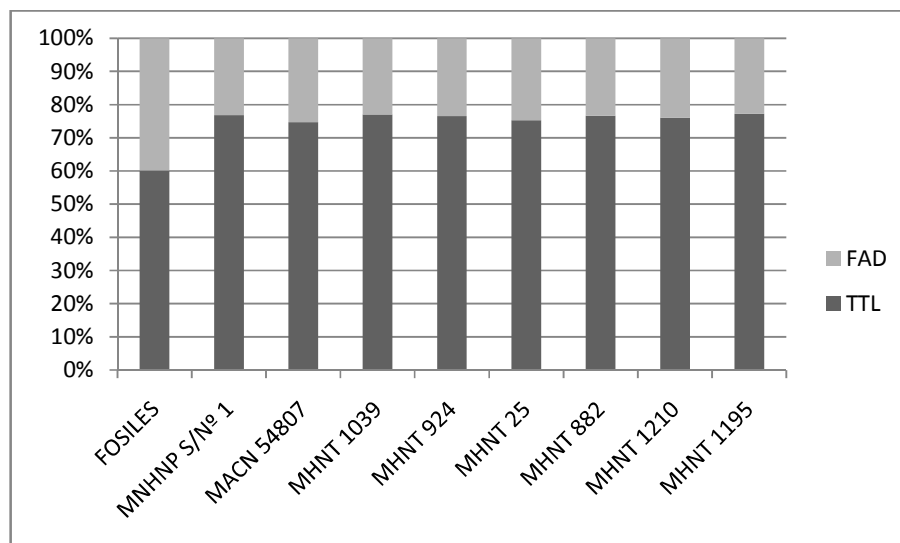


Figura 55. Proporciones entre el holotipo de *Ma. chilensis* (tarsometatarso) y el fémur MACN-PV 12179, comparado con seis *An. anHINGA* (MNHNP s/n° 1, MACN 54807, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: FAD, ancho distal del fémur; TTL, longitud del tarsometatarso.

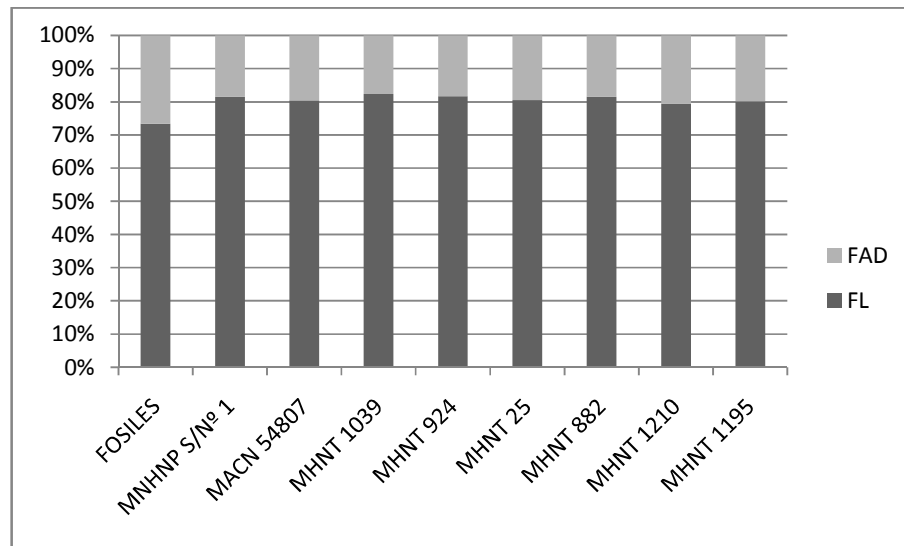


Figura 56. Proporciones entre el holotipo de *Ma. ranzii* (fémur) y el fémur MACN-PV 12179, comparado con seis *An. anhinga* (MNHNP s/nº 1, MACN 54807, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: FAD, ancho distal del fémur; FL, longitud del fémur.



Lámina 6. Materiales de *Macranhinga kiyuensis*. Cintura pélvica+sinsacro MNHN 1632, holotipo de *Macranhinga kiyuensis*: 1, vista dorsal; 2, vista ventral. Extremo distal de fémur MACN-PV 12179: 3, vista anterior; 4, vista posterior; 5, vista de la superficie de hueso cortical expuesta. Escala: 30 mm.

FEMUR	FCC	FPC	FAC	FAD
MACN-PV 12179	57	17,0	18	40,1

Tabla 19. Medidas del fémur de *Macranhinga kiyuensis*. Abreviaturas: FAC, ancho mínimo del *corpus femoris*; FPC, profundidad mínima del *corpus femoris*; FCC, circunferencia mínima del *corpus femoris*; FAD, ancho distal del fémur.

CINTURA PELVICA+SINSACRO	PSAV	PSLP	PSAA	PSLA	PSDF
MNHN 1632	15,4	101,0	85,0	25,2*	16,0

Tabla 20. Medidas de la cintura pélvica+sinsacro. El asterisco indica valores estimados. Abreviaturas: PSAV: ancho máximo del *corpus vertebrae* de la primera vértebra sinsacral; PSLP, longitud de la parte preacetabular; PSAA, ancho entre los extremos de los *processus antitrochanterici*; PSLA: máxima longitud de la articulación del *antitrochanter*; PSDF, diámetro interno del *foramen acetabuli*.

Anhingidae indet

Lámina 7

Materiales referidos. CICYTTP-PV-A-2-242, decimoquinta vértebra cervical incompleta; CICYTTP-PV-A-2-243, cuarta vértebra cervical, parte anterior; FCP-V-A-006, coracoides izquierdo; MACN-PV 12750, decimosexta vértebra cervical incompleta; MLP-PV 88-IX-20-18, decimosexta vértebra cervical; SGO-PV 4001-B, cintura pélvica+sinsacro incompleta; SGO-PV 4001-C, extremo posterior de cintura pélvica+sinsacro; SGO-PV 4001-D, E, F y G, vigésima vértebra cervical y primera, segunda y tercera torácicas articuladas incompletas respectivamente; SGO-PV 4001-H, séptima vértebra caudal libre completa; SGO-PV 4001-K, extremo proximal y diáfisis de ulna derecha; SGO-PV 4002, cintura pélvica+sinsacro incompleta; UFAC 2212, decimocuarta vértebra cervical incompleta; UFAC 2235, vigésima vértebra cervical incompleta; UFAC 3522, decimoquinta vértebra cervical incompleta; UFAC 4108, novena vértebra cervical incompleta.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Arroyo La Ensenada (Dpto. Diamante, Entre Ríos, Argentina), Formación Paraná (Mioceno tardío; Edad Tortoniano): CICYTTP-PV-A-2-243; río Paraná (Dpto. Paraná, Entre Ríos, Argentina), “Mesopotamiense”, Fm. Ituzaingó (Mioceno tardío; Piso/Edad Tortoniano): CICYTTP-PV-A-2-242, FCP-V-A-006, MACN-PV 12750, MLP-PV 88-IX-20-18; localidad fosilífera LACM 5954, porción superior del río Acre, entre Brasiléia y Assis (Acre,

Brasil), Miembro Conglomerado Acre, Fm. Madre de Dios (Mioceno tardío-Plioceno temprano; Pisos/Edades Tortoniano-Piacenziano): UFAC 2212, 2235, 3522, 4108; cerro Rucañanco (Malleco, Chile), Miembro Malla-Malla, Fm. Cura-Mallin (Mioceno temprano tardío; Pisos/Edades Serravalliano-Burdigaliano): SGO-PV 4001- B, C, D, E, F, G, H, K, L, M, 4002.

Comentarios

Noriega y Piña (2004) asignaron el coracoides FCP-V-A-006 por correspondencias entre proporciones de este elemento respecto del húmero MLP-PV 88-IX-20-1 y el carpometacarpo MLP-PV 88-IX-20-4 asignados previamente a *Macranhinga paranensis*. Si bien este coracoides presenta un tamaño mayor a las anhingas actuales (fósil Tabla 21, actuales Tabla 2), esta observación no resulta contundente como para asignar con seguridad al género *Macranhinga*, por ende se consideró como Anhingidae indeterminado. Este coracoides presenta una serie de diferencias con las anhingas actuales: *facies articularis sternalis* cortas; *impressio m. sternocoracoidei* profunda y amplia; *cotyla scapularis* amplia; superficie postero-lateral a la *facies articularis humeralis* excavada; origen del *m. coracobrachialis caudalis* excavado; origen del *m. supracoracoideus* con margen lateral con huella excavada; *angulus medialis* en vista ventral, situado posterior a la parte anterior del *processus lateralis*.

La cuarta vértebra cervical CICYTTP-PV-A-2-243, decimoquinta vértebra cervical CICYTTP-PV-A-2-242, decimosextas vértebras cervicales MLP-PV 88-IX-20-18 y MACN-PV 12750, fueron asignadas a *Macranhinga paranensis* por Diederle *et al.* (2012) por coincidencias entre proporciones de estas vértebras con el tarsometatarso holotipo MACN-PV 13507 y con la cintura pélvica+sinsacro MLP-PV 88-IX-20-5 asignada previamente a esta especie. Cabe señalar que Diederle *et al.* (2012) presentan un orden de posición de ciertas vértebras distinto al de la presente tesis, puesto que a la cuarta consideran CICYTTP-PV-A-2-243 como séptima, la decimosexta MLP-PV 88-IX-20-18 como decimoséptima y a la decimosexta MACN-PV 12750 como decimoctava. Estas vértebras no presentan evidencias que justifiquen una asignación genérica.

En relación a las anhingas actuales todas estas vértebras presentan un largo de la vértebra mayor (fósil Tabla 22, actuales Tabla 1) y la mayoría cuenta con caracteres que

la distinguen. La cuarta vértebra cervical, a diferencia de las anhingas actuales tiene los *processi transversus* y *tuberculum anae* del *anae costotransversaria* más ventrales respecto de las *foramina transversarium*. Por su parte, la decimoquinta vértebra cervical, al igual que UFAC 3522 se distinguen de las actuales por poseer las *zygapophysis cranialis* con *facies articularis* amplias y posteriores al borde anterior del *arcus vertebrae*; *corpus vertebrae* robusto; *tori dorsalis* de las *zygapophysis caudalis* altos; *laminae arcocostalis* continuada posteriormente por un puente prominente; *tuberositas ligamenti collateralis* profundas y amplias; *processi transversus* orientados dorsalmente y prominentes; *area lig. elastici* profunda y vertical. A su vez, la decimosexta vértebra cervical se diferencia de las especies actuales por tener *tori dorsalis* prominentes posteriormente; origen del *m. intercrystalis* profundo; *facies articularis* de las *zygapophysis cranialis* posteriores respecto del borde antero-medial del *arcus vertebrae*; *processus caroticus*, en la base del *processus costalis*, poco desarrollado y más lateral; *facies articularis caudalis* con parte medial-ventral ocupada por una fosa excavada; *zygapophysis caudalis* con *facies articularis* anchas y con una pendiente aproximada de 45° con respecto al *corpus vertebrae*. Por último, la decimonovena vértebra cervical tiene la *facies articularis cranialis*, en vista ventral, excavada; *lacuna interzygophysialis* estrecha.

Por último cabe señalar que la decimoquinta vértebra cervical, se diferencia de UFAC 3522, aparte del menor tamaño (fósiles Tabla 22 y actuales Tabla 1): *arcus vertebrae* en la parte anterior con dos someras depresiones a cada lado del borde medial.

Por otra parte, las vértebras cervicales (novena UFAC 4108, decimocuarta UFAC 2212, decimoquinta UFAC 3522 y vigésima UFAC 2235), referidas a *Macranhinga ranzii* por Alvarenga y Guilherme (2003), presentan un largo de las vértebras de mayor tamaño que las anhingas actuales (fósiles Tabla 22, actuales Tabla 1). El estudio detallado de estos materiales, no arrojó evidencias que permitan asignar estas vértebras a algún género de Anhingidae en particular.

La novena vértebra cervical UFAC 4108 se distingue de aquellas de las anhingas actuales por poseer un *processus spinosus* alto y robusto; *corpus vertebrae* con parte anterior ligeramente inclinada dorsalmente; *incisurae caudalis arcus* abiertas; *zygapophysis caudalis* con *facies articularis* amplias.

La decimocuarta vértebra cervical UFAC 2212 se distingue de *Anhinga anhinga* y *An. melanogaster* por tener un *corpus vertebrae* robusto; *tori dorsalis* de las *zygapophysis caudalis* robustos y altos; *processi transversus* y *tuberculum anae*

prominentes lateralmente y con inserciones musculares posteriores profundas; *tuberositas ligamenti collateralis* excavadas; *facies articularis caudalis*, en vista ventral, amplia.

La decimoquinta vértebra cervical UFAC 3522 comparte con CICYTTP-PV-A-2-242, diferencias respecto de las anhingas actuales: *zygapophysis cranialis* con *facies articularis* amplias y posteriores al borde anterior del *arcus vertebrae*; *corpus vertebrae* robusto; *tori dorsalis* de las *zygapophysis caudalis* altos; *laminae arcocostalis* continuada posteriormente por un puente prominente; *tuberositas ligamenti collateralis* profundas y amplias; *processi transversus* orientados dorsalmente y prominentes; *area lig. elastici* profunda y vertical. Asimismo se diferencia de CICYTTP-PV-A-2-242 por ser más robusta y poseer un *arcus vertebrae* en la parte anterior con dos notorias depresiones a cada lado del borde medial.

Además, la vigésima vértebra cervical UFAC 2235 se distingue de SGO-PV 4001-D por presentar una *facies articularis cranialis* alta y con borde dorsal somero.

El material SGO-PV 4002 corresponde a una cintura pélvica+sinsacro asignado por Alvarenga (1995) a *Meganhinga chilensis*, presenta un ancho entre antitrochanter mayor al de las anhingas actuales (Tabla 23, actuales Tabla 6). El estudio de este material no generó evidencias para justificar la asignación générica de este material, por ende se asigna como Anhingidae indeterminado. Este material se diferencia de la cintura pélvica holotipo de *Macranhinga kiyuensis* MNHN 1632 por poseer *corpus vertebrae* en la región preacetabular moderadamente comprimidos lateralmente y *cristae dorsolateralis ilii* moderadamente altas. Asimismo se distingue del material asignado a *Ma. paranensis* MLP-PV 88-IX-20-5 por tener *cristae iliadorsalis* que divergen posteriormente por anterior al *foramen acetabuli* y *cristae dorsolateralis ilii* moderadamente altas.

Alvarenga (1995) dio a conocer una serie articulada de vértebras, determinads como *Meganhinga chilensis*; este autor las asignó al sector torácico las vértebras (SGO-PV 4001-D, E, F y G), aunque aquí se interpreta que SGO-PV 4001-D sería una vigésima vértebra cervical y las restantes serían la primera, segunda y tercera vértebras torácicas (SGO-PV 4001-E, F y G respectivamente). La vigésima vértebra cervical, primera, segunda y tercera vértebra torácica (SGO-PV 4001-D, E, F y G respectivamente), tienen largos vertebrales de tamaño que las anhingas actuales (fósiles Tabla 23, actuales Tabla 1). Estas vértebras no presentan caracteres que permitan asignarlas al nivel género, por lo cual se las refiere como Anhingidae indeterminado.

Cabe señalar que SGO-PV 4001-D, al igual que UFAC 2235 cuenta con una serie de diferencias con las anhingas actuales: *zygapophysis cranialis* con *facies articularis* más largas que anchas y contactan posteriormente un cuarto de *arcus vertebrae*; *facies articularis cranialis* con muesca ventral; inserción de los *mm. inclusii* más profundas; caras laterales del *corpus vertebrae* excavadas en las porciones medio-posterior. Además presenta una diferencia respecto de UFAC 2235: *facies articularis cranialis* baja y con borde dorsal profundo.

Asimismo, Alvarenga (1995) dio a conocer el extremo proximal de ulna SGO-PV 4001-K determinado como *Meganhinga chilensis*. Su valor de ancho proximal (11 mm), tiene un tamaño intermedio entre las anhingas actuales (fósil Tabla 24, actuales Tabla 4). Este material no cuenta con caracteres que posibiliten asignarlo a nivel genérico, por ende se lo determina Anhingidae indeterminado.

Por último, la séptima vértebra caudal SGO-PV 4001-H, también asignada como *Meganhinga chilensis* por Alvarenga (1995) no tiene caracteres que permitan una asignación genérica, por lo tanto se la considera como Anhingidae indeterminado. Según el largo de esta vértebra tiene el tamaño coincidente con la variación de las anhingas actuales (fósil Tabla 22, actuales Tabla 1).

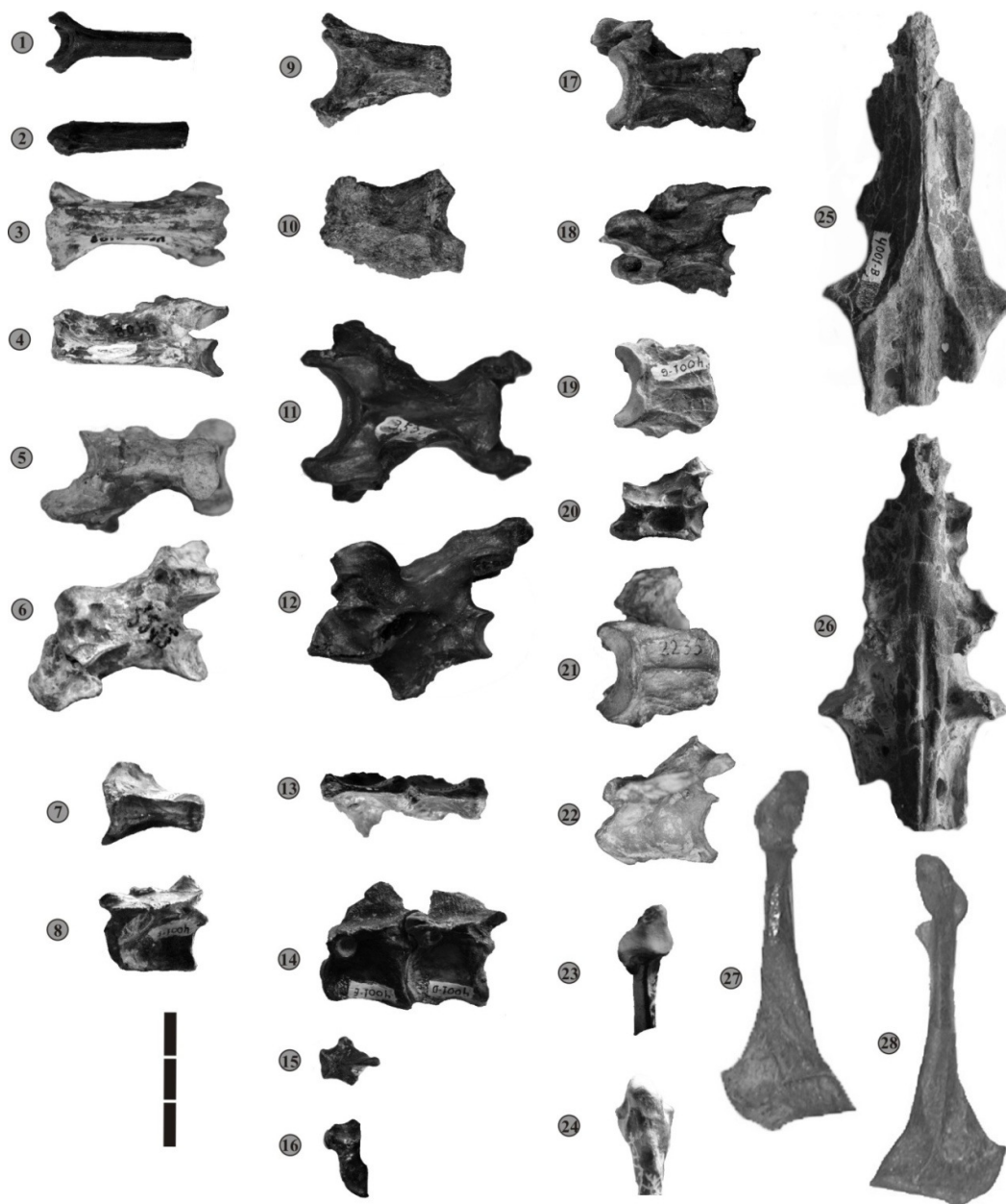


Lámina 7. Materiales de Anhingidae indeterminados. Cuarta vértebra cervical CICYTTP-PV-A-2-243: 1, vista ventral; 2, vista lateral. Novena vértebra cervical UFAC 4108: 3, vista ventral; 4, vista lateral. Decimocuarta vértebra cervical UFAC 2212: 5, vista ventral; 6, vista lateral. Primer vértebra torácica SGO-PV 4001-E: 7, vista ventral; 8, vista lateral. Decimoquinta vértebra cervical CICYTTP-PV-A-2-242: 9, vista ventral; 10, vista lateral. Decimoquinta vértebra cervical UFAC 3522: 11, vista ventral; 12, vista lateral. Segunda y tercera vértebras torácicas SGO-PV 4001-F y G: 13, vista ventral; 14, vista lateral. Séptima vértebra caudal libre SGO-PV 4001-H: 15, vista ventral; 16, vista lateral. Decimosexta vértebra cervical MACN-PV 12750: 17, vista ventral; 18, vista lateral. Vigésima vértebra cervical SGO-PV 4001-D: 19, vista ventral; 20, vista lateral. Vigésima vértebra cervical UFAC 2235: 21, vista ventral; 22, vista lateral. Extremo proximal y diáfisis de ulna SGO-PV 4001-K: 23, vista anterior; 24, vista

posterior. Cintura pélvica+sinsacro SGO-PV 4001-B: 25, vista dorsal; 26, vista ventral. Coracoides FCP-V-A-006: 27, vista dorsal; 28, vista ventral. Escala: 30 mm.

CORACOIDES	COL	COLM	COAV	COLS
FCP-V-A-006	73	68,5	30,5	19,0

Tabla 21. Medidas de coracoides de Anhingidae indeterminados. Abreviaturas: COL, longitud máxima del coracoides; COLM, longitud medial del coracoides; COAV, ancho distal del coracoides; COLS, longitud máxima de la *facies articularis sternalis*.

4ª VERTEBRA CERVICAL	VL	VAZA	VAA	VAP	VAZP
CICYTTP-PV-A-2-243	40,1*	10,0	7,5		
9ª VERTEBRA CERVICAL					
UFAC-4108	40	x	x	12,8	15,9
14ª VERTEBRA CERVICAL					
UFAC 2212	32,5	19*	18*	16*	17
15ª VERTEBRA CERVICAL					
CICYTTP-PV-A-2-242	22,0	14,4*	13,3*	10,6*	x
UFAC 3622	30,5	19,5	19,5	16	20
16ª VERTEBRA CERVICAL					
MLP-PV 88-IX-20-18	20,5	14,5*	18,0*	16,2	10,2
MACN 12750	21,1	13,0*	15,4	14,9	15,0
20ª VERTEBRA CERVICAL					
SGO-PV 4001 G	14,3	9,0*	13,8	13,0	5,0*
UFAC-2235	22,1	11	21,9	17	10*
1ª VERTEBRA TORACICA					
SGO-PV 4001 F	18,1	7,25	5,8*	7,35	4,4*
2ª VERTEBRA TORACICA					
SGO-PV 4001 E	19,0*	5,1*	5,8	x	4,0*
3ª VERTEBRA TORACICA					
SGO-PV 4001 D	15,0*	x	X	8,1	3,6
7ª VERTEBRA CAUDAL LIBRE					
SGO-PV 4001 D	7,5	x	8,8	6,8	x

Tabla 22. Medidas de la cuarta, novena, decimocuarta, decimoquintas, decimosextas y vigésimas vértebras cervicales, primera, segunda y tercera vértebra torácica y séptima vértebra caudal libre de *Anhinigidae* indeterminado. El asterisco indica que es un valor estimado. Abreviaturas: VL, largo del *corpus vertebrae*; VAZA, ancho entre las *facies articularis* de las *zygapophysis cranialis*; VAA, ancho máximo anterior sobre la *facies articularis cranialis*; VAP, ancho máximo posterior sobre la *facies articularis caudalis*; VAZP, ancho entre las *facies articularis* de las *zygapophysis caudalis*; *An. an.*, *Anhinga anhinga*; *An. me.*, *Anhinga melanogaster*; V. interesp, variación interespecífica.

CINTURA PELVICA+SINSACRO	PSAA	PSLA
SGO-PV 4002	43,0	11,5*
SGO-PV 4001-B	39,7	11,0*

Tabla 23. Medidas de cinturas pélvicas+sinsacros de Anhingidae indeterminados. El asterisco indica valores estimados. Abreviaturas: PSAA, ancho entre los extremos de los *processus antitrochanterici*; PSLA: máxima longitud de la articulación del *antitrochanter*.

ULNA	UAP
SGO-PV 4001-K	11,0

Tabla 24. Medidas de tibiotarsos de Anhingidae indeterminados. Abreviaturas: UAP, ancho proximal de la ulna.

?Anhingidae

Lámina 8

Material referido. UFAC 3523, extremo distal de tarsometatarso derecho.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Localidad fosilífera LACM 5954, porción superior del río Acre, entre Brasiléia y Assis (Acre, Brasil), Miembro Conglomerado Acre, Fm. Madre de Dios (Mioceno tardío-Plioceno temprano; Pisos/Edades Tortoniano-Piacenziano); UFAC 3523.

Comentarios

Este material fue previamente asignado a *Macranhinga ranzii* por Alvarenga y Guilherme (2003) sin justificar su asignación. Se trata de un extremo distal de tarsometatarso que solo conserva la *trochlea metatarsi* III y IV, y no se visualiza el *foramen vascularia distale*. El carácter que permite distinguir este material de Phalacrocoracidae es que la *trochlea metatarsi* IV está retraída anteriormente y proximal a la *trochlea metatarsi* III. Este único carácter no permite atribuir con certeza este material a Anhingidae, por lo tanto se propone reasignarlo con dudas a la familia. Este material tiene un ancho de la *trochlea metatarsi* III mayor al de las anhingas actuales (fósil Tabla 25, actuales Tabla 9).



Lámina 8. Material asignado como ?Anhingidae. Extremo distal de tarsometatarso UFAC 3523. 1, vista posterior; 2, vista anterior. Escala: 30 mm.

TARSOMETATARSO	TTAT	TTLT
UFAC-3523	13,8	18

Tabla 25. Medida del extremo distal de tarsometatarso de ?Anhingidae. Abreviaturas: TTAT, ancho de la *trochlea metatarsi* III; TTLT, longitud de la *trochlea metatarsi* III.

***Macranhinga* sp.**

Lámina 9

Materiales referidos. LACM 135362, extremo proximal y diáfisis de húmero izquierdo; MACN-PV 12736, extremo proximal y diáfisis de húmero derecho; MACN-PV 12747, extremo proximal y diáfisis de húmero izquierdo; MACN-PV 12748, extremo distal de húmero izquierdo; MACN-PV 14365, extremo distal y diáfisis de húmero derecho; MACN-PV 14380, extremo proximal de carpometacarpo izquierdo; MLP-PV 88-IX-20-1, extremo distal y diáfisis de húmero derecho; MLP-PV 88-IX-20-2, extremo distal de húmero izquierdo; MLP-PV 88-IX-20-4, carpometacarpo derecho; MLP-PV 88-IX-20-10, extremo distal de húmero izquierdo; MLP-PV 88-IX-20-11, extremo distal de húmero izquierdo; SGO-PV 22212b, extremo distal de húmero derecho; UFAC 4562, extremo proximal de húmero izquierdo; UFAC 4721, extremo distal de húmero izquierdo.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Río Paraná (Dpto. Paraná, Entre Ríos, Argentina), “Mesopotamiense”, Fm. Ituaingó (Mioceno tardío; Piso/Edad Tortoniano): MACN-PV 12736, 12747, 12748, 14365, 14380, MLP-PV 88-IX-20-1, 2, 4, 5, 10, 11, 15; localidad fosilífera LACM 5158, río Acre (Acre, Brasil), próximo a la frontera con Bolivia, Miembro Conglomerado Acre, Fm. Madre de Dios (Mioceno tardío-Plioceno temprano; Pisos/Edades Tortoniano-Piacenziano): LACM 135362; localidad fosilífera LACM 5954, porción superior del río Acre, entre Brasiléia y Assis (Acre, Brasil), Miembro Conglomerado Acre, Fm. Madre de Dios (Mioceno tardío-Plioceno temprano; Pisos/Edades Tortoniano-Piacenziano): UFAC 4562. Cerro Rucañanco (Malleco, Chile), Miembro Malla-Malla, Fm. Cura-Mallin (Mioceno temprano tardío; Pisos/Edades Serravalliano-Burdigaliano): SGO-PV 22212b.

Comentarios

Noriega (2002) asignó el húmero MLP-PV 88-IX-20-1 por poseer las dimensiones esperables para aquel de *Macranhinga paranensis*. Esta diáfisis y extremo distal de húmero MLP-PV 88-IX-20-1 cuentan con proporciones de hueso cortical mayores que aquellas de las anhingas actuales (Figura 79), carácter que permite asignar este resto a *Macranhinga*. Este húmero tiene todas las medidas mayores a aquellas de las anhingas actuales (fósil Tabla 26, actuales Tabla 3). El largo de este húmero coincide por proporciones con el holotipo de *Macranhinga paranensis* y *Ma. chilensis*, descartando su pertenencia a *Ma. ranzii* y *Ma. kiyuensis* (Figuras 57, 58, 59 y 60). Esta incertidumbre anterior impide determinar este elemento al nivel específico.

Cabe señalar que el extremo distal de húmero UFAC 4721 asignado originalmente por Alvarenga y Guilherme (2003) como *Anhinga* cf. *An. grandis* tiene el hueso cortical como *Macranhinga* (Lámina 9), además de tener una serie de caracteres comunes con MLP-PV 88-IX-20-1 y que los distinguen de las anhingas actuales (*e.g.*, *condylus lateralis* con surco lateral somero, *fossa olecrani* profunda, *processus flexorius* prominente y distal, *sulcus humerotricipitalis* proporcionalmente amplio y separado del *sulcus scapulotricipitalis* por una prominencia alta), por lo tanto es posible asignarlo también a este género.

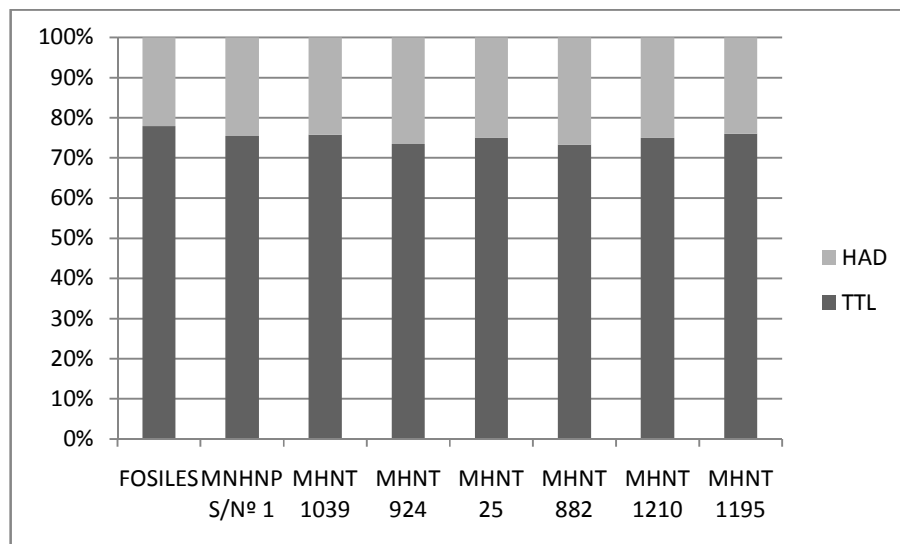


Figura 57. Proporciones entre el holotipo de *Ma. paranensis* (tarsometatarso) y el húmero MLP-PV 88-IX-20-1, comparado con cinco *An. anHINGA* (MNHNP s/nº 1, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: HAD, ancho distal del húmero; TTL, longitud del tarsometatarso.

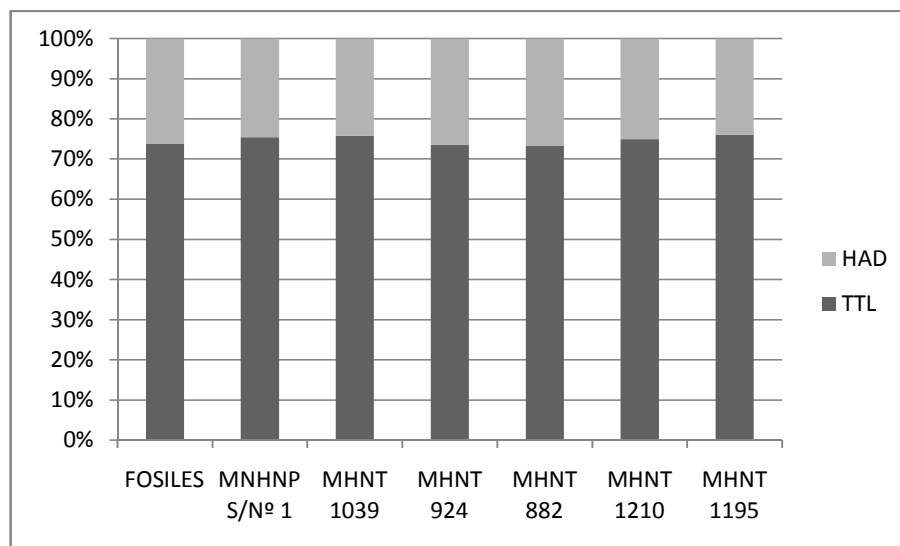


Figura 58. Proporciones entre el holotipo de *Ma. chilensis* (tarsometatarso) y el húmero MLP-PV 88-IX-20-1, comparado con cuatro *An. anHINGA* (MNHNP s/nº 1, MHNT 1039, 924, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: HAD, ancho distal del húmero; TTL, longitud del tarsometatarso.

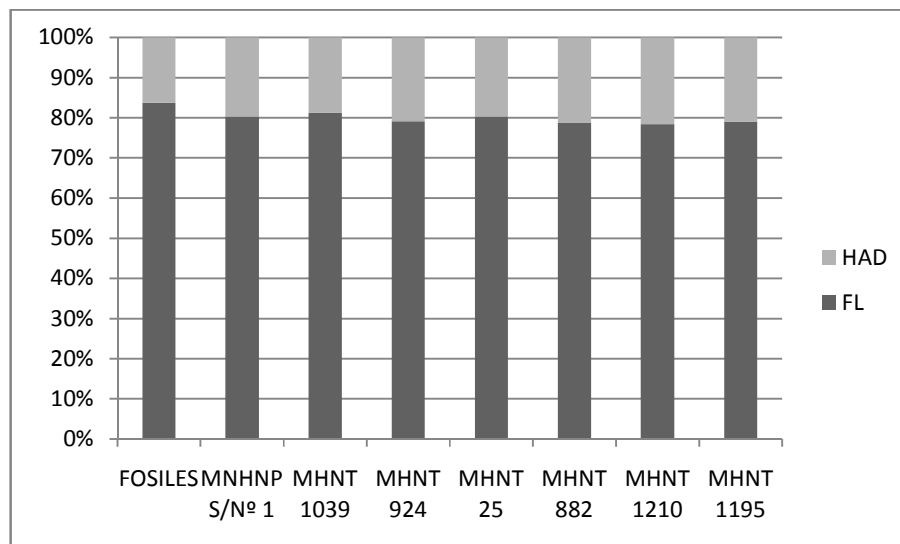


Figura 59. Proporciones entre el holotipo de *Ma. ranzii* (fémur) y el húmero MLP-PV 88-IX-20-1, comparado con cinco *An. aninga* (MNHNP s/nº 1, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: HAD, ancho distal del húmero; FL, longitud del fémur.

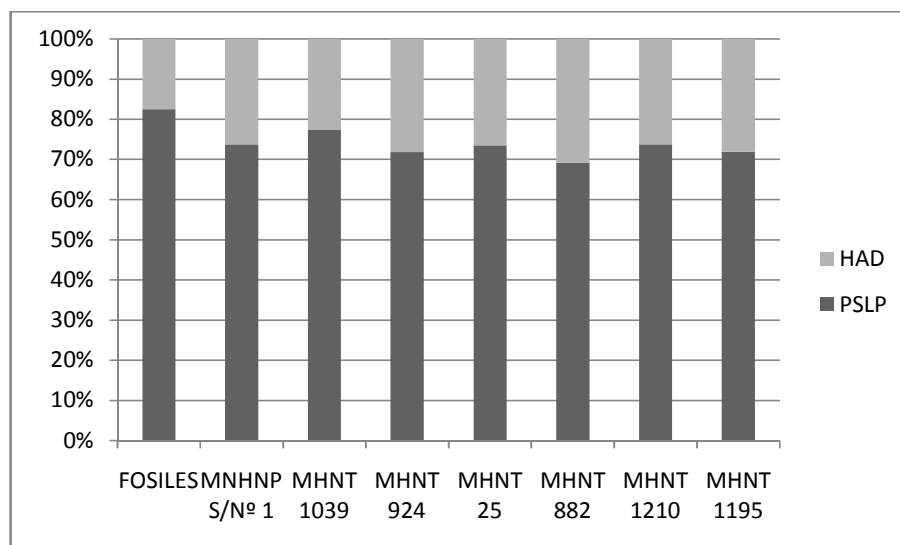


Figura 60. Proporciones entre el holotipo de *Ma. kiyuensis* (cintura pélvica+sinsacro) y el húmero, MLP-PV 88-IX-20-1 comparado con cinco *An. aninga* (MNHNP s/nº 1, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: HAD, ancho distal del húmero; PSLP, longitud de la parte preacetabular de la cintura pélvica+sinsacro.

El húmero SGO-PV 22212b tiene el hueso cortical más engrosado que las aningas actuales (Lámina 9), lo cual permite referirlo a *Macranhinga*. Por su parte, su

ancho distal no es compatible por proporciones con los holotipos de *Macranhinga paranensis*, *Ma. chilensis*, *Ma. ranzii* y *Ma. kiyuensis* (Figuras 61, 62, 63 y 64) por ende, no es posible asignarlo a ninguna de estas especies. Su tamaño está dentro de la variación de las anhingas actuales (fósil Tabla 26, actuales Tabla 3).

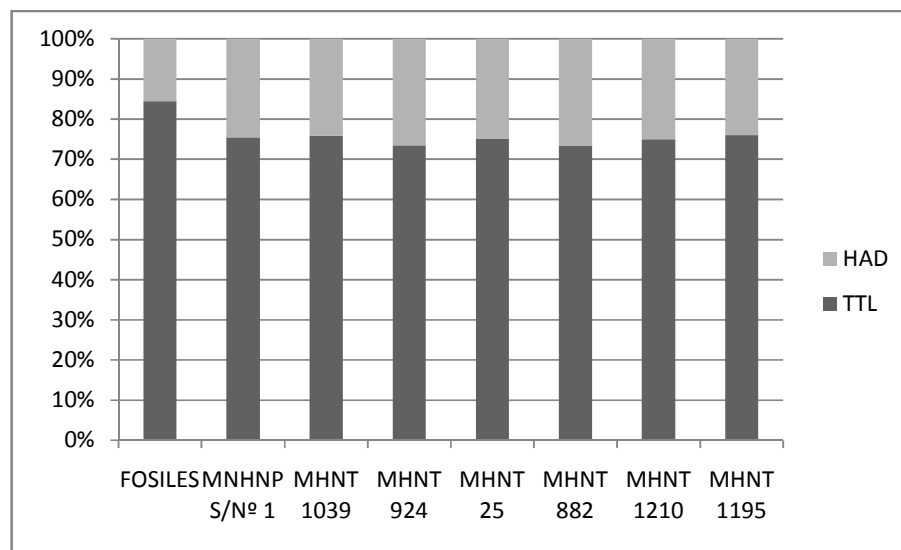


Figura 61. Proporciones entre el holotipo de *Ma. paranensis* (tarsometatarso) y el húmero SGO-PV 22212b, comparado con cinco *An. anhinga* (MNHNP s/nº 1, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: HAD, ancho distal del húmero; TTL, longitud del tarsometatarso.

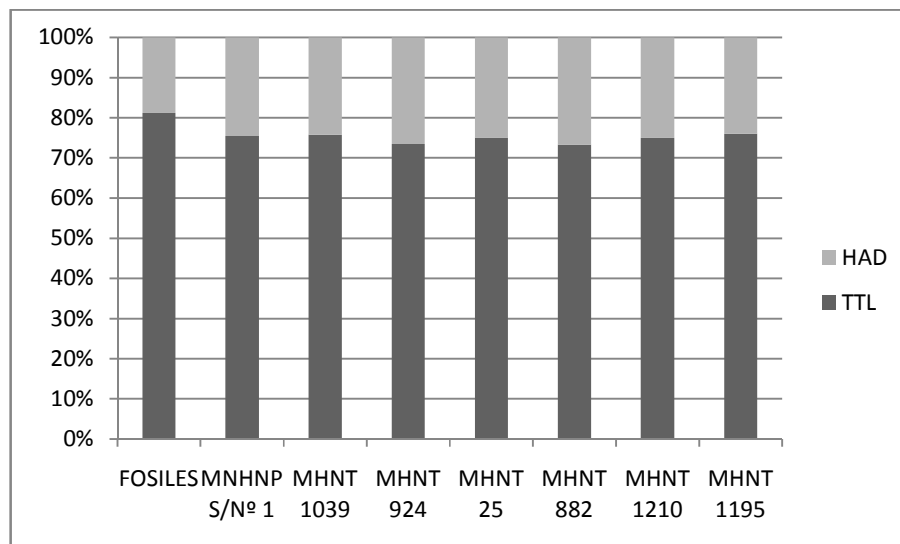


Figura 62. Proporciones entre el holotipo de *Ma. chilensis* (tarsometatarso) y el húmero SGO-PV 22212b, comparado con cinco *An. anhinga* (MNHNP s/nº 1, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: HAD, ancho distal del húmero; TTL, longitud del tarsometatarso.

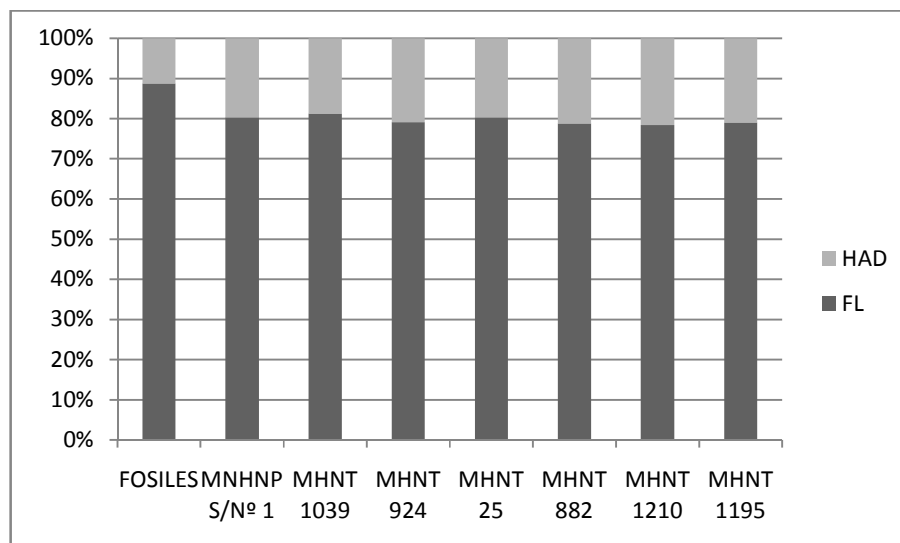


Figura 63. Proporciones entre el holotipo de *Ma. ranzii* (fémur) y el húmero SGO-PV 22212b, comparado con cinco *An. anhinga* (MNHNP s/nº 1, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: HAD, ancho distal del húmero; FL, longitud del fémur.

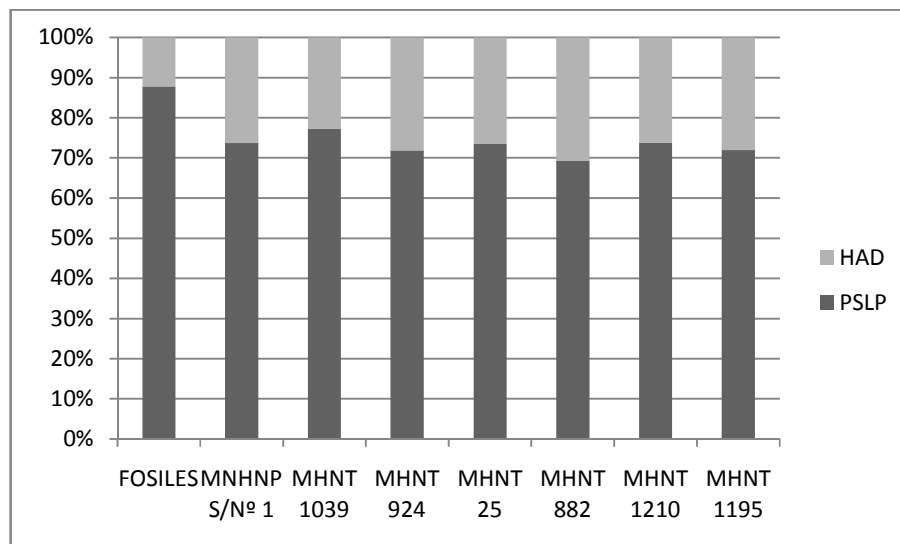


Figura 64. Proporciones entre el holotipo de *Ma. kiyuensis* (cintura pélvica+sinsacro) y el húmero SGO-PV 22212b, comparado con cinco *An. anhinga* (MNHNP s/nº 1, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: HAD, ancho distal del húmero; PSLP, longitud de la parte preacetabular de la cintura pélvica+sinsacro.

Respecto del carpometacarpo MLP-PV 88-IX-20-4 tiene la proporción de hueso cortical más engrosada que en *Anhinga* (Lámina 9), lo que permite asignarlo a *Macranhinga* con seguridad. La presencia de texturas superficiales de un individuo adulto (superficies lisas, articulaciones sin porosidades) posibilita la comparación de tamaños con los ejemplares adultos de las anhingas actuales; de esta manera, por ejemplo la longitud de MLP-PV 88-IX-20-4 es mayor a la de cualquier ejemplar actual de *Anhinga* (fósil Tabla 27, actuales Tabla 5). Dentro de *Macranhinga*, no concuerda con la proporción esperable para ninguna especie, teniendo de referencia las anhingas actuales (Figuras 65, 66, 67 y 68).

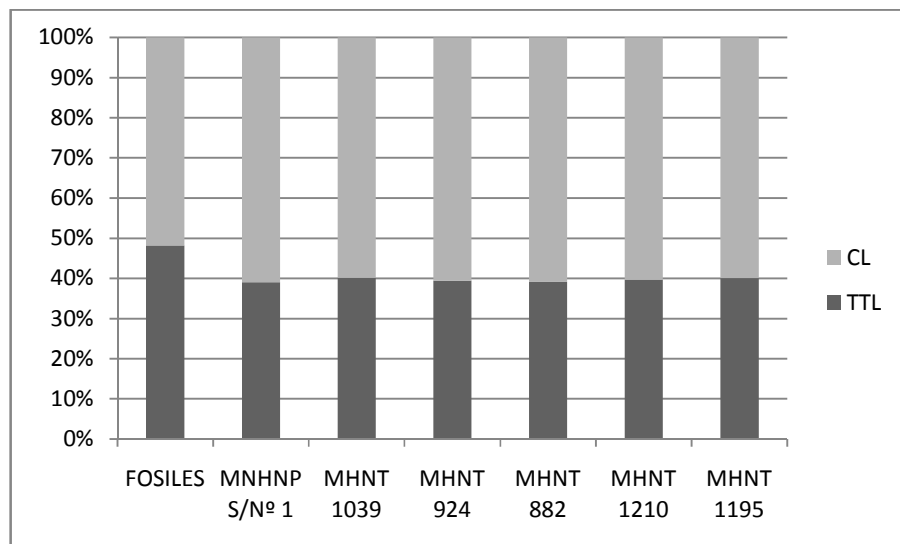


Figura 65. Proporciones entre el holotipo de *Ma. paranensis* (tarsometatarso) y el carpometacarpo MLP-PV 88-IX-20-4, comparado con cuatro *An. aninga* (MNHN S/Nº 1, MHNT 1039, 924, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: CL, longitud del carpometacarpo; TTL, longitud del tarsometatarso.

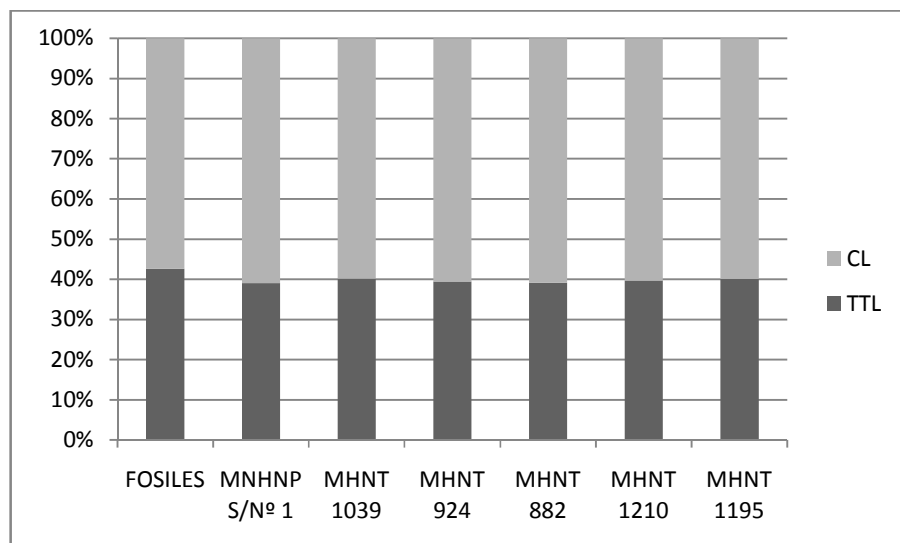


Figura 66. Proporciones entre el holotipo de *Ma. chilensis* (tarsometatarso) y el carpometacarpo MLP-PV 88-IX-20-4, comparado con cuatro *An. aninga* (MNHN S/Nº 1, MHNT 1039, 924, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: CL, longitud del carpometacarpo; TTL, longitud del tarsometatarso.

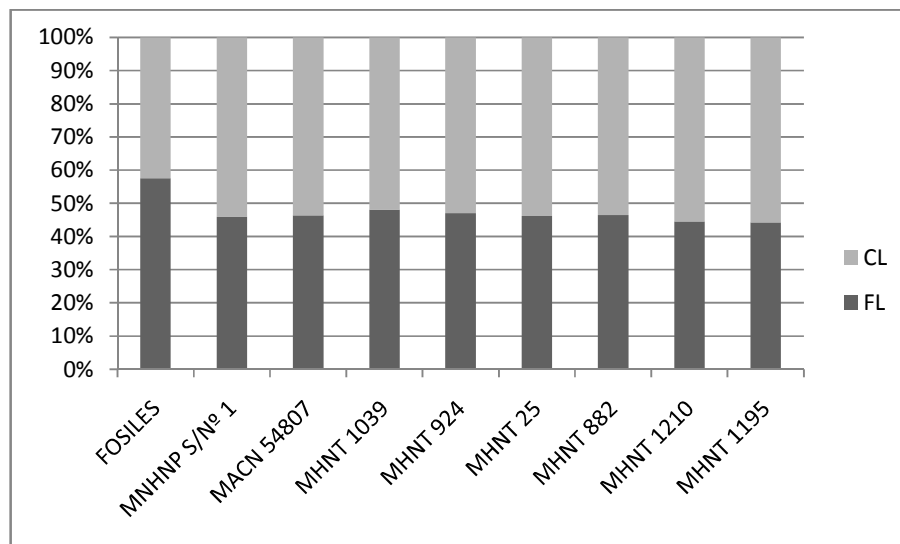


Figura 67. Proporciones entre el holotipo de *Ma. ranzii* (fémur) y el carpometacarpo MLP-PV 88-IX-20-4, comparado con seis *An. anHINGA* (MNHNP S/Nº 1, MACN 54807, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: CL, longitud del carpometacarpo; FL, longitud del fémur.

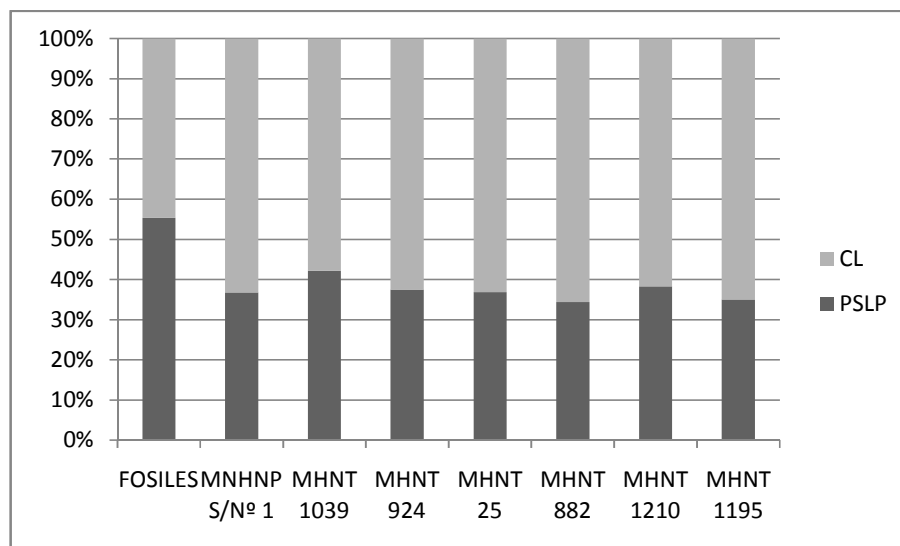


Figura 68. Proporciones entre el holotipo de *Ma. kiyuensis* (cintura pélvica+sinsacro) y el carpometacarpo MLP-PV 88-IX-20-4, comparado con cinco *An. anHINGA* (MNHNP s/nº 1, MHNT 1039, 924, 25, 882) y dos *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195). Abreviaturas: CL, longitud del carpometacarpo; PSLP, longitud de la parte preacetabular de la cintura pélvica+sinsacro.



Lámina 9. Materiales asignados como *Macranhinga* sp. Extremo distal y diáfisis de húmero MLP-PV 88-IX-20-1: 1, vista anterior; 2, vista posterior; 3, tomografía de la parte de mínima de circunferencia de la diáfisis (remarcada; original en Figura 79). Extremo proximal y diáfisis de húmero MACN-PV 12747: 4, vista anterior; 5, vista posterior. Extremo distal de húmero SGO-PV 22212b: 6, vista anterior; 7, vista posterior; 8, vista de hueso cortical expuesta. Extremo distal de húmero UFAC 4721: 9, vista anterior; 10, vista posterior; 11, vista de hueso cortical expuesta. Extremo proximal y diáfisis de húmero LACM 135362: 12, vista anterior; 13, vista posterior. Extremo proximal de húmero UFAC 4562: 14, vista anterior; 15, vista posterior. Carpometacarpo MLP-PV 88-IX-20-4: 16, vista anterior; 17, vista posterior; 18, tomografía de la parte de mínima de circunferencia de la diáfisis (remarcada; sin remarcar en Figura 79). Escala: 30 mm.

HÚMERO	HL	HAP	HAC	HPC	HCC	HAD
MLP-PV 88-IX-20-1	177,8 *	X	10,6	10,2	39,0	21,5
MLP-PV 88-IX-20-2	x	X	11,0	9,5	34,0	22,0
MLP 88-IX-20-10	x	X	x	x	x	21,7*
MACN-PV 12748			9,5	8,9	28,0	20,9
MACN-PV 12747	x	26,6	9,4	9,0	29,0	X
MACN-PV 12736	x	29,0	10,9	10,1	32,0	X
SGO-PV 22212b	x	X	6,4	5,7	23,7	14,0
UFAC 4731	x		10,3	8	x	18,7
UFAC 4562	x	23	8	7,2	25	15,6

Tabla 26. Medidas de húmeros de *Macranhinga* sp. El asterisco indica valor estimado. Abreviaturas: HL, largo del húmero; HAP, ancho proximal del húmero; HAC, ancho mínimo del *corpus humeri*; HPC, profundidad mínima del *corpus humeri*; HCC, circunferencia mínima del *corpus humeri*; HAD, ancho distal del húmero.

CARPOMETACARPO	CL	CAP	CAT	CAC	CPC	CAD
MLP-PV 88-IX-20-4	81,5	17,9	8,6	5,9	7,0	9,8

Tabla 27. Medidas del carpometacarpo de *Macranhinga* sp. Abreviaturas: CL: longitud del carpometacarpo; CAP, ancho proximal del carpometacarpo; CAT, ancho de la *trochlea carpalis*; CAC, ancho mínimo del *corpus os metacarpale majus*; CPC, profundidad mínima del *corpus os metacarpale majus*; CAD, ancho distal del carpometacarpo.

Discusión

Liptornis como sinónimo de *Anhinga*

Los caracteres concretos que definen la inclusión de BMNH-599 en Anhingidae y que la distinguen de Phalacrocoracidae (*e.g.*, *foramina transversarium* reducidas; *canalis caroticus cervicalis* completo y con una cresta ventral fuerte) se enumeran en la diagnosis familiar hecha para esta vértebra más arriba. Aquellos caracteres que permiten reasignar este material a *Anhinga*, concuerdan con aquellos usados para la familia ya que no se conoce esta vértebra en *Macranhinga*. Además, el rango de variabilidad

morfológica hallado en el género *Anhinga* permite asignar el ejemplar BMNH-599 a este género (ver Capítulo V, Variaciones morfológicas en Anhingidae). Descartándose que BMNH-599 sea un individuo juvenil de otra forma grande, dado que presenta las superficies articulares sin porosidades y sin estrías marcadas sobre los extremos anteriores o posteriores del *corpus vertebrae* es comparado con ejemplares adultos de anhingas actuales; de esta comparación, resultó que las dimensiones de este resto se encuentran entre el rango de variación morfológica de *Anhinga* (fósil Tabla 28, actuales Tabla 1). En este sentido, se propone considerar a *Liptornis* sinónimo más reciente de *Anhinga*.

11ª VERTEBRA CERVICAL	VL	VAZA	VAA	VAP	VAZP
<i>Anhinga hesterna</i>					
BMNH-A599	23,5	9,0	7,0	6,0	7,5

Tabla 28. Medidas de la decimoprimer vértebra cervical de *Anhinga hesterna*. Abreviaturas: VL, largo del *corpus vertebrae*; VAZA, ancho entre las *facies articulares* de las *zygapophysis cranialis*; VAA, ancho máximo anterior sobre la *facies articularis cranialis*; VAP, ancho máximo posterior sobre la *facies articularis caudalis*; VAZP, ancho entre las *facies articulares* de las *zygapophysis caudalis*

***Macranhinga*, género válido**

Noriega, en la diagnosis original de *Macranhinga* publicada en 1992 entre los caracteres utilizó para fundar este género, tres fueron encontrados en la presente revisión como variables en *An. anhinga* (*sulcus flexorius*, *foramen vasculare distale*, *trochlea metatarsi* III) y cuatro se hallan también en *An. melanogaster* (*cotyla medialis*, *sulcus extensorius*, *eminentia intercotylaris*, *crista lateroplantaris*).

Ya en el siglo XXI, Noriega (2002) entre los elementos que refirió a *Ma. paranensis*, encontró una serie de caracteres que distinguían a *Macranhinga* de *Anhinga*, con los cuales reafirmó la validez del género extinto. Entre estos, se descartan como diagnósticos del género ciertos caracteres del húmero puesto que son compartidos con *An. minuta* (*fossa m. brachialis* dividida en dos partes y excavada distalmente) o con *An. melanogaster* (*fossa pneumotricipitalis* somera y amplia), o no resultan ser distintos de la variabilidad de *Anhinga* (*margo caudalis* definido y confluyente con el *m. scapulohumeralis cranialis*; *m. latissimus dorsi* prominente proximalmente; *tuberculum supracondylare ventrale* bulboso y prominente). Además, se descartan caracteres del

fémur (*impressiones obturatorius* desarrollados; *m. iliofemoralis externus* más distal; *m. gastrocnemius, pars lateralis* proximal y con *tuberculum m. gastrocnemius lateralis* prominente) y del tibiotarso (*sulcus m. fibularis* profundo y amplio), puesto que resultan ser semejantes a la variación en *Anhinga*; por su parte el *caput femoris* no se puede caracterizar ya que está roto. Además en el carpometacarpo se asemeja en dos caracteres a *An. melanogaster* (surco que deja el *m. abductor digiti majoris* mejor definido, *fossa supratrochlearis* más grandes y profundas).

Al año siguiente, Alvarenga y Guilherme (2003) diagnosticando a *Macranhinga ranzii*, aportan más caracteres propios del género.

Posteriormente, también Noriega y Piña (2004) reconocen en el coracoides que describen para *Ma. paranensis*, caracteres que lo distinguen de las aningas actuales. Este elemento no pudo ser sostenido dentro de este género, por ende no se usaron sus caracteres diferentes de *Anhinga* como diagnósticos.

Cuatro años más tarde, Noriega y Agnolin (2008) asignan más restos a *Ma. paranensis*, que completan, el conocimiento del húmero y del tibiotarso. Entre los caracteres que estos autores citan como diagnósticos de la especie, se rechaza en la presente revisión tres del húmero (*tuberculum dorsale* menos prominente, inserción del *m. pectoralis* indivisa en porciones proximal y distal y *sulcus ligamentosus transversus* proporcionalmente más excavado ventralmente) y uno del tibiotarso (*crista patellaris* más baja que la *crista cnemialis lateralis*), puesto que estos caracteres se encuentran como variables en *Anhinga*.

Recientemente, Diederle *et al.* (2012) dan a conocer para *Ma. paranensis* vértebras cervicales y una serie de caracteres que las distinguen de *An. anhinga*. Como ocurrió con el coracoides, debido a que no se pudo comprobar su asignación a *Macranhinga*, no se utilizó ningún carácter de estos elementos.

Aparte de los caracteres que se mantienen de los descriptos por autores previos luego de la presente revisión, se suman más caracteres diagnósticos para este género. Se proponen más caracteres del miembro anterior: húmero (inserción del *m. subscapularis* amplia; *tuberculum dorsale* en vista proximal, distante del *caput humeri*; *tuberculum ventrale* con extremo excavado; inserciones del *m. deltoideus pars major* y *pars minor* amplias y excavadas; origen del *m. extensor carpi radialis* profundo; *processus flexorius* prominente y distal; *sulcus humerotricipitalis* amplio y separado del *sulcus scapulotricipitalis* por una prominencia alta); carpometacarpo (*fovea carpalis cranialis* reducida y somera; origen del *m. flexor alulae* somero y con el margen que limita con el

os metacarpale alulare poco definido; *processus extensorius* alargado; inserción del *m. ulnometacarpalis dorsalis* profunda; *fovea carpalis caudalis* amplia y profunda, y en su porción proximal-dorsal, limita con una notoria prominencia distal-dorsal a la *trochlea carpalis*; *symphysis metacarpalis distalis* en vista posterior, excavada).

Por último, también se halló nuevos caracteres diagnósticos de *Macranhinga* en la cintura pélvica+sinsacro y miembro posterior: cintura pélvica+sinsacro (primera vértebra con *processus spinosus* alto; *zygapophysis cranialis* robustas y con *facies articularis* anchas; primera vértebra preacetabular con *arcus vertebrae* expandido y una concavidad asociada; *corpus vertebrae* robustos; *fossa iliaca dorsalis* excavada y con borde dorsal, sobresaliente; *processus costalis* que limita anteriormente con la *fossa renalis*, *pars ischiadica fossae*, conspicuo; *sulcus antitrochantericus* ancho); fémur (inserción del *m. obturatorius medialis* profundo; inserción del *m. iliotrochantericus caudalis* amplia; inserción del *m. ischiofemoralis* alargada; inserción del *m. caudofemoralis* reducida; origen del *m. gastrocnemius pars lateralis* excavado); tibiotarso (origen del *m. tibialis cranialis* somero y poco delimitado; *crista cnemialis cranialis* extendida distalmente; *sulcus intercnemialis* excavado en su porción distal; *crista cnemialis lateralis* delgada y dirigida lateralmente); tarsometatarso (*sulcus extensorius* con borde medial alto; *sulcus flexorius* al nivel proximal de la *crista plantaris lateralis*, amplio y profundo; origen del *m. extensor hallucis longus* amplio y medial; distancia entre *foramen vascularia distale* menor; *fossa metatarsi* II amplia; *trochlea metatarsi* II con dos rebordes conspicuos y un surco paralelo al reborde medial marcado).

Esta serie de caracteres antes citados, ameritan mantener la validez de *Macranhinga*. A diferencia de la diagnosis original de Noriega (1992), en la aquí propuesta se agregan caracteres de vértebras cervicales, miembro anterior y de otros elementos del miembro posterior.

Meganhinga*, sinónimo de *Macranhinga

En la diagnosis original de este género, Alvarenga (1995) cita caracteres tanto del holotipo como de materiales asignados (cintura pélvica+sinsacro, ulna, carpometacarpo). Los caracteres que cita este autor correspondientes a los elementos del ala y de la cintura pélvica no sirven de diagnosticos puesto que estos no pudieron ser asignados a "*Me.*" *chilensis*, en la presente revisión.

El tarsometatarso SGO-PV 4001A presenta caracteres semejantes a *Macranhinga*: origen del *m. extensor hallucis longus* ancho; *sulcus extensorius* con borde medial alto; distancia entre *foramina vascularia distale* menor.

Distinto de *Macranhinga* el tarsometatarso presenta una *crista medialis hypotarsi*, en vista proximal, inclinada hacia el margen lateral respecto al ancho proximal y se extiende más posteriormente; origen del *m. flexor hallucis brevis* con superficie anterior inclinada anteriormente; *crista intermediae hypotarsi* en vista proximal se inclina por encima de la *crista lateralis hypotarsi*.

En suma, estos caracteres no permiten mantener un género distinto al de *Macranhinga*. De esta manera, se propone que *Meganhinga* sea sinónimo más reciente de *Macranhinga*.

Giganhinga*, sinónimo de *Macranhinga

Ciertos caracteres, descritos por Rinderknecht y Noriega (2002) como propios de “*Giganhinga*” en su diagnosis original, son compartidos con *Macranhinga*: cintura pélvica+sinsacro (superficie articular del *antitrochanter* dispuesta casi perpendicular al plano sagital de la; *crista spinosa* alta en la región preacetabular; 1ª vértebra preacetabular con *zygapophysis cranialis* próximas entre sí); el carácter vértebras postacetabulares ventrales al *foramen acetabuli* no resulta distinto de aquel presente en la familia Anhingidae. Además, como en *Macranhinga*, presentan *zygapophysis cranialis* robustas y con *facies articularis* anchas; primera vértebra preacetabular con *arcus vertebrae* expandido y una concavidad asociada; *corpus vertebrae* robustos; *fossa iliaca dorsalis* excavada y su borde dorsal, sobresaliente; *sulcus antitrochantericus* ancho.

El fémur asignado comparte con *Macranhinga ranzii* una superficie proximal de la *fossa poplitea* profunda y el *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis* prominente.

Teniendo en cuenta esta considerable proximidad morfológica de *Giganhinga* con *Macranhinga*, se opta por considerarlo sinónimo más reciente de este último género.

***Anhinga minuta*, especie válida**

En la presente revisión ciertos caracteres utilizados por Alvarenga y Guilherme (2003) no se consideran diagnósticos, puesto que las zonas en las cuales se encuentran

están claramente deterioradas, lo que dificulta su reconocimiento preciso (*i.e.*, *margo caudalis* dirigido hacia *caput humeri*) o no son distintos de la variación de las anhingas actuales (*i.e.*, *sulcus intercnemialis* más angosto, más dirigido distal y definido lateralmente; *fossa olecrani* somera). Sin embargo, se distingue de las anhingas actuales comparadas por caracteres del tibiotarso (*i.e.*, *crista patellaris* está menos cubierta medialmente por el área de inserción del *lig. patellae*; *impressio ligamenti collateralis medialis* reducida, baja y se ubica posterior; origen del *m. tibialis cranialis* definido distalmente) y del húmero (*i.e.*, *impressio coracobrachialis* somera y menos delimitada; *crista deltopectoralis* ancha proximalmente; *fossa m. brachialis* amplia y con su borde distal más profundo); en lo que ha dimensiones respecta, tiene las dimensiones del tibiotarso y del húmero menores que todos los ejemplares de ambas especies actuales (fósiles Tabla 11 y 12, actuales Tabla 3 y 8). Asimismo comparte caracteres con *Anhinga anhinga*, que la distinguen de *An. melanogaster* (*i.e.*, *canalis extensorius* ovalado; *sulcus humerotricipitalis* y el *sulcus scapulotricipitalis* poco excavado proximalmente).

En el marco de esta tesis, se concluye que los caracteres propios o combinaciones detallados para *Anhinga minuta*, resultan suficientes para sostener a esta como especie válida.

***Anhinga hesterna*, especie válida**

Anhinga hesterna comparte caracteres con *An. anhinga* (*i.e.*, *zygapophysis cranialis* tienen *facies articularis* delgadas; surcos que se forman entre la cresta ventral del *canalis caroticus cervicalis* y los *processi caroticus* someros; *incisurae arcus caudalis* someras) y con *An. melanogaster* (*arcus vertebrae* con el borde anterior triangular y el borde posterior semiplano; *tuberositas ligamenti collateralis* excavadas) y además, presenta caracteres propios (*i.e.*, *processi caroticus* menos proyectados anteriormente y *canalis caroticus cervicalis* con su borde anterior-medial más retraído posteriormente; *facies articularis caudalis* con laterales-ventrales ligeramente más proyectados lateralmente y las concavidades que forma con el *foramen vertebrale* y el *sulcus caroticus* son semejantes en profundidad; *zygapophysis caudalis* posteriores). Esta combinación única de caracteres, justifica sostener la validez de *Anhinga hesterna*. No obstante, esta especie es cercana temporalmente a la anhinga norteamericana *An. subvolans* y sus tamaños serían cercanos también. Este último supuesto surge de extrapolar el rango de tamaño que presenta la especie actual *An. melanogaster* a *An.*

subvolans, las cuales son semejantes en tamaño. Si se considera que las anhingas vivientes y tal vez las especies fósiles (al menos en el caso de *An. pannonica*) tendrían distribuciones geográficas amplias, la posibilidad de que pudieran ser de la misma especie no debe ser totalmente descartada. Sin embargo, la falta de materiales homólogos entre *An. hesterna* y *An. subvolans* imposibilita establecer su coespecificidad. Por lo tanto, nuevos hallazgos de restos asociados serán necesarios para comprobar esta hipótesis y por el momento, adoptando un criterio parsimonioso se decide mantener a la especie como válida.

***Macranhinga paranensis*, especie válida**

Bajo el nuevo panorama de la diversidad de *Macranhinga* presente en esta tesis, se necesitó modificar sustancialmente la diagnosis de *Macranhinga paranensis*. A diferencia de la propuesta por Noriega (1992) en la cual todos los caracteres diagnósticos pertenecían al tarsometatarso, en la aquí presentada solo hay un carácter de este elemento y los restantes corresponden a la cintura pélvica+sinsacro y el fémur.

Se distingue de *Macranhinga chilensis* por poseer un mayor tamaño y mediante caracteres del tarsometatarso: *crista medialis hypotarsi*, en vista proximal, perpendicular al ancho proximal y se extiende menos posteriormente; origen del *m. flexor hallucis brevis* con superficie anterior menos inclinada anteriormente; *crista intermediae hypotarsi* perpendicular al ancho proximal.

Se distingue de *Ma. ranzii* por diversos caracteres del fémur (*tuberculum m. gastrocnemialis lateralis* bajo, tiene una forma más redondeada y sin surco asociado. Además, al comparar el largo del fémur MACN-PV 13299 de *Ma. paranensis* (87,9 mm) respecto de la misma medida del holotipo de *Ma. ranzii* (101,5 mm) se encuentra un 20% de diferencia, superando la variación intraespecífica detectada en *Anhinga anhinga* (Tabla 7).

Por último, se diferencia de *Ma. kiyuensis* por su menor tamaño y mediante caracteres morfológicos: cintura pélvica+sinsacro (*corpus vertebrae* de la región preacetabular moderadamente comprimido lateralmente; *foramen acetabuli* abierto medialmente); fémur (*tuberculum m. gastrocnemialis lateralis* bajo, tiene una forma más redondeada y sin surco asociado; *condylus lateralis* forma junto a la *crista tibiofibularis* un surco somero proximalmente).

Las diferencias respecto de *Ma. chilensis* (tarsometatarso), *Ma. ranzii* (fémur) y *Ma. kiyuensis* (fémur y cintura pélvica+sinsacro) son lo suficientemente conspicuas para justificar su identidad específica.

Anhinga fraileyi*, sinónimo de *Macranhinga paranensis

Las características que Campbell (1996) cita en la diagnosis de *Anhinga fraileyi* para diferenciar el tarsometatarso de aquel de *Macranhinga chilensis* (e.g., condiciones de las inserciones musculares en la diáfisis, *eminentia intercotylaris*, aspecto de las *cotylae*), también están presentes en *Ma. paranensis*, ya sea en el holotipo o en su paratipo (MACN-PV 12293). Asimismo, los caracteres de *An. fraileyi* que este autor encuentra distintos de *Ma. paranensis* son en esta revisión desestimados por las siguientes razones: poco comparables con el holotipo de *Ma. paranensis*, debido al deterioro que presenta (e.g., condición del reborde medial de la *trochlea metatarsi* II y de la *trochlea metatarsi* IV); o bien son compartidos con el paratipo de esta última (e.g., aspecto de las *cotylae*, altura *eminentia intercotylaris*).

El holotipo de *Anhinga fraileyi* comparte las siguientes características con *Macranhinga*, que la diferencian de *Anhinga*: *trochlea metatarsi* II al nivel de la *trochlea metatarsi* III y medial; *trochlea metatarsi* III amplia anteriormente; borde entre la *cotyla medialis* y la *fossa parahypotarsalis medialis* amplio; *sulcus extensorius* con borde medial, alto; *sulcus flexorius* al nivel proximal de la *crista plantaris lateralis*, amplio y profundo; origen del *m. extensor hallucis longus* amplio y medial; distancia entre *foramina vascularia distale* menor; *fossa metatarsi*II amplia; *trochlea metatarsi* II con dos rebordes conspicuos y un surco paralelo al reborde medial marcado. En particular comparte con *Ma. paranensis* el origen del *m. flexor hallucis brevis* ligeramente desviado del eje próximo-distal y lo distingue de *Ma. chilensis*. Asimismo, considerando que el holotipo de *An. fraileyi* es más chico que aquel de *Ma. paranensis*, y que esta última especie tiene también un menor tamaño general que *Ma. ranzii* y *Ma. kiyuensis* (Tabla 17 y 19), se descarta la asignación a estas grandes especies.

El holotipo de *An. fraileyi* pertenecería a un individuo que no alcanzó el tamaño de adulto, evidenciado por las texturas expuestas en la diáfisis (surcos longitudinales someros y algunos surcos profundos cortos dispersos); en adición, la presencia de amplios espacios entre las trócleas y un reborde posterior externo de la *trochlea metatarsi* II menos definido (Worthy, com. pers. al Dr. Jorge Noriega), reafirman el argumento anterior.

Desde el punto de vista morfométrico, *An. fraileyi* es respecto del largo del tarsometatarso (holotipo; 68,9 mm) es un 9% más chico que aquel de *Ma. paranensis* (75,8 mm), lo cual es muy cercano a aquel hallado en la variación intraespecífica de *An. anhinga* (Tabla 9); desafortunadamente no se contó con medidas del tibiotarso para realizar comparaciones con esta especie.

En conclusión, a raíz de las actuales evidencias provistas por el tarsometatarso y tibiotarso, se considera a *Anhinga fraileyi* como sinónimo más reciente de *Macranhinga paranensis*.

***Macranhinga ranzii*, especie válida**

Se puede distinguir de *Ma. paranensis* mediante caracteres del fémur y por el menor tamaño, reflejado por ejemplo por el ancho de la diáfisis del fémur (Tabla 17 y 15).

Si bien no se conocen materiales homólogos a *Macranhinga chilensis*, es esperable que el tamaño los distinga, puesto que *Ma. chilensis* por ejemplo tiene un largo del tarsometatarso menor que *Ma. paranensis* (Tabla 13 y 18) y esta última a su vez tiene un menor ancho de la diáfisis del fémur que *Ma. ranzii* (Tabla 15 y 17). Comparando las dimensiones del fémur de *Ma. ranzii* con aquel de *Ma. kiyuensis*, se encuentra que en todas las dimensiones es más chico (Tabla 17 y 19); además, entre el ancho de la diáfisis del fémur de *Ma. kiyuensis* (18 mm) y aquel del holotipo de *Ma. ranzii* (13,5mm), existe un 25% de diferencia, cuyo valor supera la variación intraespecífica detectada en *An. anhinga* (Tabla 7).

Las evidencias anteriores son consistentes con el reconocimiento como una especie distinta, por lo que su validez se mantiene en el marco de esta tesis.

***Macranhinga chilensis*, especie válida**

Se distingue de *Macranhinga paranensis* mediante caracteres del tarsometatarso (ver más arriba). Si bien no hay materiales comparables con *Ma. ranzii*, es esperable que el tamaño los distinga, puesto que si el largo del tarsometatarso de *Ma. chilensis* es menor que *Ma. paranensis* (Tabla 13 y 18) y esta última a su vez tiene un menor ancho de la diáfisis del fémur que *Ma. ranzii* (Tabla 15 y 17). Además el porcentaje de diferencia entre el largo del tarsometatarso holotipo de esta especie (60,5mm), respecto de aquel de *Ma. paranensis* (75,8mm) es un 20%, el cual excede la variación

intraespecífica detectada para esta medida en *Anhinga anhinga* (Tabla 9). Por último, se puede distinguir de *Ma. kiyuensis* mediante el considerable menor tamaño, si se tiene presente las diferencias que mantiene esta especie con el resto de especies (Tabla 15, 17, 20).

***Macranhinga kiyuensis*, especie válida**

A diferencia de la diagnosis original de Rinderknecht y Noriega (2002) de esta especie, la cual se basó solo en caracteres del holotipo, en la presente contribución se enmienda y anexan caracteres del fémur asignado. Esta especie puede distinguirse a través de caracteres morfológicos de *Macranhinga paranensis* (ver más arriba en la discusión) y en el caso de *Ma. ranzii* solo diferencia por tener un tamaño mayor (Tabla 17 y 19); respecto de *Ma. chilensis* también tendría un mayor tamaño si se tiene en cuenta las dimensiones de sus elementos frente al resto de aningas fósiles (Tabla 15, 17 y 19). Esto resulta suficiente para continuar soportando la validez de *Macranhinga kiyuensis*.

Conclusiones

Cabe recordar que según el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica esta tesis no constituye una publicación (ICZN, 1999: art. 8.2), y por tanto todos los cambios nomenclatoriales que se proponen, resumidos a continuación (Tabla 10), no son actos nomenclatoriales en el sentido de este código (ICZN, 1999: art. 8.3).

Determinación original	Referencia de la asignación original	Determinación en la presente revisión
<i>Anhinga minuta</i> Alvarenga y Guilherme, 2003	Alvarenga y Guilherme (2003)	<i>Anhinga minuta</i>
<i>Liptornis hesternus</i> Ameghino, 1895	Ameghino (1895)	<i>Anhinga hesterna</i>
<i>Anhinga fraileyi</i> Campbell, 1996	Campbell (1996)	<i>Macranhinga paranensis</i>
<i>Macranhinga paranensis</i> Noriega, 1992	Noriega (1992)	<i>Macranhinga paranensis</i>
<i>Macranhinga paranensis</i> (húmeros, carpometacarpos)	Noriega (2002), Noriega y Piña (2004), Noriega y Agnolín (2008)	<i>Macranhinga</i> sp.
<i>Macranhinga paranensis</i> (vértebras cervicales)	Diederle <i>et al.</i> (2012)	Anhingidae indet.
<i>Macranhinga ranzii</i> Alvarenga y Guilherme (2003)	Alvarenga y Guilherme (2003)	<i>Macranhinga ranzii</i>
<i>Macranhinga ranzii</i> (vértebras cervicales)	Alvarenga y Guilherme (2003)	Anhingidae indet.
<i>Macranhinga ranzii</i> (tarsometatarso)	Alvarenga y Guilherme (2003)	?Anhingidae
<i>Meganhinga chilensis</i> Alvarenga, 1995	Alvarenga (1995)	<i>Macranhinga chilensis</i>
<i>Meganhinga chilensis</i> (cinturas pélvicas+sinsacros, vértebra cervical, torácicas y caudal, ulna)	Alvarenga (1995)	Anhingidae indet.
<i>Meganhinga chilensis</i> (húmero)	Soto-Acuña <i>et al.</i> , 2013	<i>Macranhinga</i> sp.
<i>Giganhinga kiyuensis</i> Rinderknecht y Noriega, 2002	Rinderknecht y Noriega (2002)	<i>Macranhinga kiyuensis</i>
Cf. <i>Giganhinga</i> sp. Rinderknecht y Noriega (2002)	Areta <i>et al.</i> (2007)	<i>Macranhinga kiyuensis</i>

Tabla 10. Resumen de especies fósiles estudiadas y elementos asignados a estas, referencias de asignaciones originales y determinaciones sistemáticas en la presente revisión.

Capítulo V. Variaciones morfológicas en Anhingidae

En este capítulo se presenta en primera instancia una breve aclaración sobre cómo se establecieron las homologías entre las vértebras de anhingas y cormoranes. En segundo lugar se realiza una descripción detallada de los elementos pertenecientes a formas fósiles que fueron comparados con materiales de anhingas actuales y un falacrocorácido (*Phalacrocorax brasilianus*); se realizan acotaciones en aquellos caracteres que presentaron variación o qué autores previos comentaron.

Las descripciones, en su mayoría, se realizaron a partir de la observación directa de los materiales, aunque en algunos casos se trabajó con calcos (LACM 135356, holotipo de “*Anhinga fraileyi*”) o ciertas imágenes inéditas (LACM 135362; SGO-PV.22212 b; BMNH-A599 de *An. hesterna*).

Correspondencia entre las vértebras de Anhingidae y Phalacrocoracidae

La cuarta vértebra cervical de Anhingidae corresponde a la sección I definida por Zusi y Storer (1969). En Phalacrocoracidae comparte más características con la cuarta. Respecto de la vértebra situada anteriormente, ambas poseen *sulcus caroticus* marcado y no interrumpido por una cresta medial, *zygapophysis caudalis* más dirigidas posteriormente. Respecto de la vértebra posterior, cuentan con *processus spinosus* menos desarrollado, *fovea cranioventralis* más somera, *sulcus caroticus* estrecho en la mitad del corpus vertebrae y *facies articularis caudalis* más pequeña.

La novena vértebra cervical de Anhingidae es parte de la sección I y se corresponde más con la octava de Phalacrocoracidae. Se diferencian de las anteriores vértebras por tener las *zygapophysis cranialis* posteriores a la *facies articularis cranialis*, *foramina transversus* de mayor tamaño, *fovea cranioventralis* reducidas, mayor desarrollo de los *processi caroticus*, *processus costalis* paralelos al eje antero-posterior. Se distinguen de las posteriores por presentar *facies articularis* de la *zygapophysis caudalis* estrechas y entre las vértebras de las formas actuales, ambas familias tienen los *processus costalis* paralelos y las *facies articularis* de la *zygapophysis cranialis* están más verticales.

La decimoprimerá vértebra cervical de Anhingidae se corresponde con la novena de Phalacrocoracidae. Se diferencian de las anteriores por tener *cristae transverso-obliqua* más próximas a la mitad de la vértebra, *laminae arcocostalis* más extendida posteriormente y *facies articularis* de la *zygapophysis cranialis* más desplazada

anteriormente, respecto al borde anterior del *arcus vertebrae*. Se distinguen de las posteriores por poseer el *corpus vertebrae* más alargado y grácil, *facies articularis* de la *zygapophysis cranialis* más amplias, *facies articularis* de la *zygapophysis caudalis* más corta y *tuberositas ligamentum collaterale* más amplia y somera.

La decimocuarta vértebra cervical de las anhingas se correlaciona con la decimosegunda de los cormoranes. Se distinguen de las anteriores por poseer *corpus vertebrae* más robusto, *facies articularis* de la *zygapophysis cranialis* más amplias y más proyectadas posteriormente, *sulcus caroticus* profundo solo en las porciones más anteriores y posteriores, *facies articularis* de la *zygapophysis caudalis* menos desarrollada lateralmente y más corta y *area ligamenti elastici* con ambas márgenes anteriores menos verticales. Se diferencia de la vértebra posterior en tener *corpus vertebrae* más robusto y alargado, *fovea cranioventralis* menos excavada, *processi caroticus* más desarrollado, *processus ventralis corporis* ausente, *zygapophysis caudalis* menos dirigidas posteriormente y las *facies articularis* están más proyectadas lateralmente y *area ligamenti elastici* ligeramente bifurcada anteriormente y menos profunda.

La decimoquinta vértebra cervical de las anhingas es equiparada con la decimotercera de los cormoranes. Se diferencia de la vértebra anterior por tener un *corpus vertebrae* más grácil y corto, *fovea cranioventralis* más excavada, *processi caroticus* reducidos, *processus ventralis corporis* presente, *zygapophysis caudalis* más dirigidas posteriormente y las *facies articularis* están menos proyectadas lateralmente y *area ligamenti elastici* no bifurcada anteriormente, más profunda y con bosquejo de *processus spinosus* en su margen antero-medial. Se distingue de la posterior por poseer *corpus vertebrae* más estrecho en su mitad, *processus spinosus* reducido, *laminae arcocostalis* y *corporocostalis* menos dirigidas posteriormente, *fovea cranioventralis* más excavada y *processus ventralis corporis* más vertical y ancho.

La decimosexta vértebra cervical de las anhingas se correlaciona con la decimocuarta de los cormoranes. Se distinguen de la vértebra anterior por poseer *corpus vertebrae* más ancho en su mitad, *processus spinosus* desarrollado, *laminae arcocostalis* y *corporocostalis* más dirigidas posteriormente, *fovea cranioventralis* menos excavada y *processus ventralis corporis* menos vertical y más delgado. Se diferencian de las posteriores por tener *corpus vertebrae* menos ancho en su mitad, *processus spinosus* menos desarrollado, *laminae arcocostalis* y *corporocostalis* menos dirigidas

posteriormente, *fovea cranioventralis* más excavada y *processus ventralis corporis* más vertical y más ancho.

La vigésima vértebra cervical de las anhingas se asocia con la decimoctava de los cormoranes. Se distinguen de la vértebra anterior por tener la *zygapophysis cranialis* más cortas, *processus ventralis corporis* proyectado tanto en el margen anterior como en el posterior y *zygapophysis caudalis* menos robustas, más anteriores y más cerradas entre sí.

Descripción osteológica

Cuarta vértebra cervical

Las *facies articulares* de las *zygapophysis cranialis* en CICYTTP-PV-A-2-243, *Anhinga anhinga* y *An. melanogaster* son alargadas, se ubican anteriores al borde medial anterior del *arcus vertebrae* y ligeramente anteriores respecto de la *facies articularis cranialis* y en vista anterior, los extremos anteriores quedan laterales a las *foramina transversarium*; a diferencia de estas anhingas, en *Phalacrocorax brasilianus* son más expandidas lateralmente y, en vista anterior, terminan en medio de las *foramina transversarium*.

Los *processi transversus* y los *tuberculum anae* del *ansae costotransversaria* en CICYTTP-PV-A-2-243, *An. anhinga* y *An. melanogaster* están fusionados y reducidos; en la especie fósil se ubican más ventrales respecto de las *foramina transversarium*. A diferencia de estas anhingas, en *Ph. brasilianus* están separados, son robustos y se proyectan más posteriores.

El *foramen vertebrale* en vista anterior, en CICYTTP-PV-A-2-243 y *An. anhinga* presenta en el margen dorsal un surco longitudinal que le confiere una forma de “8”, en tanto que en *An. melanogaster* este surco es más amplio y en *Ph. brasilianus* es aún más amplio.

Las *foramina transversarium* son notoriamente reducidas en CICYTTP-PV-A-2-243, *An. anhinga* y *An. melanogaster*, comparadas con las de *Ph. brasilianus*.

La *facies articularis cranialis* en CICYTTP-PV-A-2-243, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es proporcionalmente más cóncava en su parte dorsal que en la ventral. En cambio en *Ph. brasilianus* esta estructura posee las concavidades dorsales y ventrales con profundidades semejantes.

La *fovea cranioventralis* de las anhingas estudiadas es más somera que en *Ph. brasiliensis*; en CICYTTP-PV-A-2-243 y *An. anhinga* esta *fovea* es uniformemente excavada, mientras que en *An. melanogaster* presenta dos depresiones a cada lado de la línea medial.

El *corpus vertebrae* en CICYTTP-PV-A-2-243, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es más alargado que aquel de *Ph. brasiliensis*.

Las *laminae arcocostalis* y *corporocostalis* en CICYTTP-PV-A-2-243, *An. anhinga* y *Ph. brasiliensis* están menos dirigidas distalmente que en *An. melanogaster*.

Los *processi carotici* en los anhíngidos comparados y en *Ph. brasiliensis* son poco desarrollados.

El *sulcus caroticus* en CICYTTP-PV-A-2-243, *An. anhinga* y *An. melanogaster* mantiene un ancho y profundidad constante hasta la mitad del *corpus vertebrae* y es profundo, en tanto que *Ph. brasiliensis* se diferencia por tener más ventral la parte media del *corpus* y es somero.

Novena vértebra cervical

El *processus spinosus* en UFAC 4108 es alto, robusto y limitado a la parte posterior, en tanto que en *Anhinga anhinga* y *An. melanogaster* coinciden en la ubicación pero es más bajo y grácil; en *Phalacrocorax brasiliensis* se asemeja a la condición del resto fósil, pero difiere en que es más grácil. Entre las anhingas, la zona donde se inserta el tendón del *m. longus colli dorsalis pars caudalis* en UFAC 4108 y *An. anhinga* no presenta osificado dicho tendón, como ocurre en *An. melanogaster*.

El *arcus vertebrae*, en vista dorsal, en UFAC 4108 tiene el borde anterior con forma de “U”. En *An. anhinga* este borde varía entre una forma de “U” (e.g., en el ejemplar MHNT 1039) o de “V” (e.g., en el ejemplar MHNT 2856), en tanto que en los dos ejemplares de *An. melanogaster* estudiados (MHNT 1195, 1210) tienen forma como en el primer caso.

Las *foramina transversaria* son reducidas en los anhíngidos comparados, mientras que en *Ph. brasiliensis* son de mayores dimensiones.

El *corpus vertebrae* en los anhíngidos comparados es más alargado que aquel de *Ph. brasiliensis*. En UFAC 4108, en vista lateral, tiene la parte anterior del *corpus* ligeramente más inclinada dorsalmente respecto de las anhingas actuales comparadas.

La *fovea cranioventralis* de los anhíngidos es más reducida y menos profunda que en *Ph. brasiliensis*.

El *sulcus caroticus* en UFAC 4108, *An. aninga* y *An. melanogaster* es profundo en la porción media del *corpus vertebrae*, en tanto que en *Ph. brasiliensis* es estrecho y somero.

Las *incisurae caudalis arcus* son estrechas y reducidas en las aningas, mientras que en *Ph. brasiliensis* son más amplias. Asimismo, en UFAC 4108 están más abiertas que en las aningas actuales comparadas. En un ejemplar de *An. aninga* (MHNT 2856) ésta se encuentra más cerrada que en el resto de especímenes estudiados.

La *facies articularis caudalis* en UFAC 4108, *An. aninga* y *An. melanogaster* en vista posterior presenta su borde ventral ligeramente más cóncavo que el dorsal pero su forma es rectangular en las dos primeras especies, en cambio en la última los laterales de la parte dorsal se proyectan más hacia los lados. En vista lateral, estas tienen el borde ventral que se dirige posteriormente hasta el nivel posterior de las *zygapophysis caudalis*. En *Ph. brasiliensis* es rectangular, con la concavidad dorsal y ventral de profundidades semejantes y posteriormente el borde ventral no alcanza el nivel del extremo de las *zygapophysis*.

La *lacuna interzygapophysialis*, en vista posterior, en UFAC 4108, *An. aninga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* tienen el margen posterior plano.

Las *zygapophysis caudalis* presentan sus *facies articularis* en UFAC 4108, *An. aninga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* alargadas y dispuestas subparalelas respecto del plano sagital; en UFAC 4108 son más anchas respecto de las especies actuales. Las aningas poseen esta *facies* más cercana al *corpus vertebrae*, a diferencia de *Ph. brasiliensis*.

Las *cristae transverso-obliqua* en UFAC 4108, *An. aninga* y *An. melanogaster* son más alargadas y con *tori dorsalis* más bajos, comparadas con aquellas de *Ph. brasiliensis*. Los *tori* en el resto fósil y en *An. melanogaster* son más altos que en *An. aninga*; no obstante, estas *cristae* en un ejemplar de *An. aninga* (MHNT 2856) son más altas que en las restantes de su especie.

Decimoprimera vértebra cervical

El *processus spinosus* en *Anhinga hesterna*, anhíngidos actuales comparados y *Phalacrocorax brasilianus* es muy bajo y se extiende totalmente sobre el *arcus vertebrae*.

El *arcus vertebrae* en vista dorsal, en *An. hesterna* y ejemplares de *Anhinga melanogaster* estudiados (MHNT 1195, 1210), tiene el borde anterior más triangular que en aquellos de *An. anhinga*; en tanto que en su parte posterior conforma una superficie plana en estas especies, pero la *lacuna interzygapophysialis* es levemente cóncava en *An. hesterna* y *An. melanogaster*, en tanto que en *An. anhinga* es algo más excavada. Por su parte, el *arcus* en *Ph. brasilianus* presenta el borde anterior con forma triangular más abierta y su porción posterior, posee un aspecto de “U” profunda.

Las *zygapophysis cranialis* en *An. hesterna*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*, cuentan con sus *facies articularis* más alargadas que anchas y en vista anterior, terminan anteriormente en las mitades de las *foramina transversarium*. Entre estas anhingas, las *facies articularis* de *An. hesterna* y *An. anhinga* son más delgadas que aquellas de *An. melanogaster*.

Los *processi transversus* de *An. hesterna* son reducidos, mientras que en *An. anhinga* estos *processus* pueden ser prominentes en algunos ejemplares (e.g., MHNT 1039) o reducidos (e.g., MNHNP s/n° 1); estas diferencias descriptas para *An. anhinga* también se presentan en *An. melanogaster* (reducidas en MHNT 1012, prominentes en MHNT 1195); por su parte, en *Ph. brasilianus*, son más prominentes que en estas anhingas.

Las *foramina transversarium* son tan reducidas en *An. hesterna* como en las anhingas actuales, a diferencia de *Ph. brasilianus* que están bien desarrolladas. Entre los ejemplares de *An. melanogaster*, en MHNT 1012 se encuentran más grandes que en MHNT 1195.

La *facies articularis cranialis* en *An. hesterna*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*, posee el borde dorsal hacia el *foramen vertebrale* más estrecho que el ventral que comparte con el *sulcus caroticus*; sin embargo en *An. anhinga*, el borde dorsal también puede estar en algunos ejemplares (e.g., MNHNP s/n° 1) menos excavado. Ambas márgenes de esta *facies* en *Phalacrocorax brasilianus* se presentan con concavidades de aspecto similar.

Los *processi caroticus* en *An. hesterna* están menos proyectados anteriormente y el *canalis caroticus cervicalis* cuenta con su borde anterior-medial más retraído

posteriormente que en *An. anHINGA* y *An. melanogaster*. El *canalis caroticus cervicalis* en *An. hesterna*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es redondeado, algo más reducido en tamaño respecto del *foramen vertebrale* y ventralmente desarrolla una cresta. Por su parte, en *Ph. brasiliANUS* no alcanza a formar dicho canal.

Entre la cresta ventral del *canalis caroticus cervicalis* y los *processi caroticus* se forman surcos más someros en *An. hesterna* y *An. anHINGA*, respecto de aquellos de *An. melanogaster*.

El *sulcus caroticus* en *An. hesterna*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es profundo y posee un ancho homogéneo en su porción media y se ensancha moderadamente hacia la parte posterior. En *Ph. brasiliANUS* es somero, estrecho y se ensancha considerablemente hacia su extremo posterior.

El *corpus vertebrae* en *An. hesterna*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* posee los laterales con suaves marcas asociadas con la musculatura.

Las *tuberositas ligamentum collateralis* en *An. hesterna* son excavadas como en *An. melanogaster*, mientras que en *An. anHINGA* son más someras.

Las *incisurae arcus caudalis* en *An. hesterna*, *An. anHINGA* y *Ph. brasiliANUS* están menos excavadas que en *An. melanogaster*.

La *facies articularis caudalis* en *An. hesterna* posee sus laterales ventrales ligeramente más proyectados hacia sus lados y las concavidades que forma con el *foramen vertebrale* y el *sulcus caroticus* son similares, comparado con *An. anHINGA*, en la cual el margen que contacta con el *sulcus* es más excavado y estrecho; en *An. melanogaster* este margen ventral es aún más profundo y son los laterales dorsales los que se dirigen más lateralmente. En cambio en *Ph. brasiliANUS* los laterales ventrales de esta *facies* mantienen el ancho de su parte dorsal y la concavidad dorsal es más excavada que la ventral.

El borde que conforma el techo del *foramen vertebrale* en vista posterior es plano en las anHINGAS y *Ph. brasiliANUS*.

La *lacuna interzygapophysialis* en *An. hesterna*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* está menos abierta, en relación a aquella mayor apertura que posee en *Ph. brasiliANUS*.

Las *zygapophysis caudalis* en *An. hesterna* son más posteriores y más dorsales con respecto al *corpus vertebrae* que en *An. anHINGA* y respecto de *An. melanogaster*, coincide en la altura, pero son más posteriores también; *Ph. brasiliANUS* se diferencia únicamente de la anHINGA fósil en que se sitúa aún más dorsal respecto del *corpus*. Por

su parte, las *facies articularis* de esta *zygapophysis* en las anhingas son subovales y están más posteriores, a diferencia de *Ph. brasiliensis* en la cual esta estructura es más alargada y es más anterior.

Las *cristae transverso-obliqua* en *An. hesterna*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* son alargadas, en tanto que en *Ph. brasiliensis* son ligeramente más cortas.

Decimocuarta vértebra cervical

El *processus spinosus* en UFAC 2212, *Anhinga anhinga*, *An. melanogaster* y *Phalacrocorax brasiliensis* es poco notorio y se extiende totalmente sobre el *arcus vertebrae*.

El origen del *m. intercristalis* sobre la parte antero-dorsal del *arcus vertebrae*, en UFAC 2212 y *An. anhinga*, deja dos concavidades someras a cada lado de la línea media; en cambio en *An. melanogaster* es uniformemente profundo. En *Ph. brasiliensis* este origen es más somero que en estas anhingas y se dirige más lateralmente cubriendo una mayor área.

Las *facies articularis* de las *zygapophysis cranialis* en las anhingas son anchas y proporcionalmente más alargadas, en cambio en *Ph. brasiliensis* son más cortas; estas especies comparten que la parte posterior de esta *facies* se apoya en una pequeña superficie sobre el *arcus vertebrae*.

Los *processi transversus* y los *tuberculum ansae* en UFAC 2212 son más prominentes lateralmente y tienen inserciones musculares posteriores más profundas, respecto de las anhingas actuales; además, en el material fósil, el *processi transversus* tiene una pequeña depresión adyacente, ausente en las anhingas actuales. En *Ph. brasiliensis* también son prominentes, pero cortos y con someras inserciones laterales.

Las *foramina transversarium* en los anhíngidos comparados están reducidas, característica que claramente los distingue de *Ph. brasiliensis*.

La *facies articularis cranialis* en las anhingas comparadas es semiplana dorsalmente y algo más excavada ventralmente, en cambio en *Ph. brasiliensis* es ligeramente más excavada dorsalmente y aún más excavada ventralmente.

La *fovea cranioventralis* de UFAC 2212, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es más somera comparada con aquella de *Ph. brasiliensis*.

El *corpus vertebrae* en las anhingas estudiadas es más alargado, respecto de aquel de *Ph. brasiliensis*; en UFAC 2212 es más robusto que en el resto de anhingas comparadas.

El *sulcus caroticus*, en UFAC 2212 y en un ejemplar de *An. aninga* (MHNT 1039), es profundo en su porción anterior y media, mientras que en ciertos ejemplares de *An. aninga* (e.g., MNHNP s/nº 1) y en los dos de *An. melanogaster* (MHNT 1195, 1012) esta porción es estrecha y en algunos desarrolla una cresta (e.g., MHNT 1195); en estas anhingas su extremo posterior se ensancha considerablemente, y se mantiene somero. En cambio en *Ph. brasiliensis* es estrecho en la parte anterior y media y es cóncavo posteriormente.

Los *processi caroticus* en UFAC 2212, *An. aninga* y *An. melanogaster* son prominentes antero-ventralmente, mientras que en *Ph. brasiliensis* están poco desarrollados. Entre estos *processus* y los *processus costalis* existe una zona más excavada en UFAC 2212 que en las anhingas actuales.

El *canalis caroticus cervicalis* en UFAC 2212 aunque está roto, lo conservado indica que se forma completamente, como en las anhingas comparadas; en tanto que *Ph. brasiliensis* tiene *processi caroticus* conspicuos, pero no alcanzan a contactarse totalmente.

Las *tuberositas ligamenti collateralis* son más excavadas en UFAC 2212 y *Ph. brasiliensis* respecto de las anhingas actuales.

La *facies articularis caudalis* en UFAC 2212, *An. aninga* y *An. melanogaster* es poco excavada dorsalmente y más cóncava ventralmente, en tanto que *Ph. brasiliensis* es aún más cóncava ventralmente. En UFAC 2212 esta *facies* en vista ventral es más amplia que aquellas de las anhingas actuales.

La *lacuna interzygapophysialis* en UFAC 2212 y *An. aninga* está menos excavada, en tanto que en *An. melanogaster* toma una forma más de “U”, como en *Ph. brasiliensis*.

El *area lig. elastici* es amplia y bifurcada en UFAC 2212, *An. aninga* y *An. melanogaster*, pero es más excavada en el material fósil que en las especies actuales; entre las actuales, en *An. aninga* son más excavadas que las de *An. melanogaster*. Por su parte en *Ph. brasiliensis* es estrecha y moderadamente excavada en toda su superficie.

Las *zygapophysis caudalis* con *facies articularis* en UFAC 2212 y *An. aninga* anchas y cortas; por su parte, en *An. melanogaster* son más largas que anchas y en *Ph. brasiliensis* son estrechas y alargadas.

Las *cristae transverso-obliqua* en las anhingas comparadas son más extendidas y medialmente a éstas existe una zona profunda diferente de *Ph. brasiliensis*.

Los *tori dorsalis* de las *zygapophysis caudalis* en UFAC 2212 son más robustos y altos que aquellos de *An. aninga* y *An. melanogaster*; entre estas especies actuales, en esta última es más alta que en la primera. En *Phalacrocorax brasiliensis* concuerda en la altura que desarrolla esta estructura en el espécimen fósil, pero es más grácil.

Decimoquinta vértebra cervical

El *processus spinosus* en Anhingidae y en *Phalacrocorax brasiliensis* es poco notorio y se restringe al extremo posterior del *arcus vertebrae*.

El *arcus vertebrae* en vista dorsal en CICYTTP-PV-A-2-242 y UFAC 3522 cuenta con el borde anterior somero, como aquel de un ejemplar de *Aninga melanogaster* (MHNT 1210), en tanto que en otro ejemplar estudiado de esta misma especie es de forma más triangular (MHNT 1195); en *An. aninga* los ejemplares que se revisaron poseen una forma de “U” excavada. La superficie dorsal-anterior del *arcus vertebrae* en la parte anterior posee dos notorias depresiones (origen del *m. intercristalis*) a cada lado del borde medial en UFAC 3522, algo más someras en CICYTTP-PV-A-2-242 y poco conspicuas en *An. aninga* y *An. melanogaster*. Por su parte, *Ph. brasiliensis* posee este borde menos excavado, con una forma más triangular y dorsalmente es menos excavado.

Las *zygapophysis cranialis* en CICYTTP-PV-A-2-242 y UFAC 3522 presentan sus *facies articulares* proporcionalmente más amplias y dirigidas más posteriores que en *An. aninga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

Los *processi transversus* en UFAC 3522 se dirigen dorsalmente y son más prominentes que los *tuberculum anae*; en dicho material fósil ambas estructuras, junto a las inserciones musculares que se asocian antero-posteriormente a ellas, están más desarrolladas respecto de aquellas de *An. aninga* y *An. melanogaster*; en *Ph. brasiliensis* también son poco notorias, y a diferencia de las anhingas, las pequeñas láminas entre las que se insertan los músculos no se extienden tanto posteriormente.

La *facies articularis cranialis*, en vista anterior, tiene el margen dorsal menos excavado que el ventral en CICYTTP-PV-A-2-242 y UFAC 3522, semejante a un ejemplar de *An. aninga* (MHNT 1039); sin embargo, otro material de esta especie actual (MNHN s/nº 1), ejemplares de *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195) y *Ph.*

brasilianus tienen menos excavado la parte dorsal; en vista ventral, esta *facies* es más excavada en los materiales de anhingidos fósiles, ya que el extremo de los *processus costalis* son ligeramente más anteriores.

Los *processi caroticus* de las anhingas comparadas son prominentes ventralmente y se disponen junto a los *processus costalis* semiparalelos respecto del plano sagital; por su parte, en *Ph. brasilianus*, son menos prominentes y divergen posteriormente en dicho plano.

La *fovea cranioventralis* en CICYTTP-PV-A-2-242 y UFAC 3522 es profunda como en ejemplares de *An. anhinga* (e.g., MHNT 1039) y de *An. melanogaster* (e.g., MHNT 1195); existen ejemplares de ambas especies actuales en la que es más somera y reducida (e.g., MNHNP s/nº 1 de *An. anhinga* o MHNT 1210 de *An. melanogaster*). Por su parte, en *Ph. brasilianus* la *fovea cranioventralis* es más profunda aún que en estas anhingas descriptas.

Las *laminae arcocostalis*, en vista lateral, se continúan posteriormente con un fuerte puente óseo dirigido progresivamente hacia el área ventral hasta desembocar en la parte ventral de la *incisura arcus caudalis*; este puente, en CICYTTP-PV-A-2-242 y UFAC 3522 es más notorio respecto de *An. anhinga* y *An. melanogaster*; ventralmente a la parte medio-posterior de dicho puente existe una profunda *fossa* con forma ovalada en CICYTTP-PV-A-2-242 y UFAC 3522. Por su parte, en *Ph. brasilianus*, estas *laminae* no se continúan posteriormente con dicho puente.

El *corpus vertebrae* con laterales en CICYTTP-PV-A-2-242, UFAC 3522, *An. anhinga* y *An. melanogaster* sin *foramina neumatica* en la parte anterior; en ambos materiales fósiles se encuentran impresiones musculares más fuertes, y en vista ventral, la porción media es más estrecha que en las actuales. Por su parte, *Phalacrocorax brasilianus* presenta *foramina neumatica* en la parte anterior y no se denotan considerablemente estas impresiones musculares. En CICYTTP-PV-A-2-242 y UFAC 3522, el *corpus vertebrae* es proporcionalmente más robusto que en el resto de especies comparadas.

El *processus ventralis corporis* en CICYTTP-PV-A-2-242, UFAC 3522, *An. anhinga* y *An. melanogaster*, se desarrolla desde la *fovea cranioventralis* hasta la *facies articularis caudalis*, y se inclina posteriormente. En *Ph. brasilianus* la inclinación de este *processus* es anterior, cubriendo ventralmente parte de la *fovea cranioventralis* y no alcanza a contactar la *facies articularis caudalis*.

Las *tuberositas ligamentum collateralis* en CICYTTP-PV-A-2-242 y UFAC 3522 son más profundas y amplias que en *An. anhinga* y *An. melanogaster*; en cambio en *Ph. brasiliensis* son aún más cóncavas que en estos restos fósiles.

La *facies articularis caudalis* en los anhíngidos es más alta en relación a *Ph. brasiliensis*, pero comparten que ventralmente es más ancho que la parte dorsal. Entre las anhingas, CICYTTP-PV-A-2-242, UFAC 3522 y *An. anhinga* tienen el margen dorsal más cóncavo que el ventral, en cambio en *An. melanogaster* el margen ventral es más estrecho y excavado. El grado de excavación de los laterales de esta *facies* varía en *An. anhinga*, puesto que por ejemplo en MNHNP s/nº 1 estos bordes no están tan excavados como en MHNT 1039.

El *arcus vertebrae* en UFAC 3522, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*, en vista posterior, tiene el borde posterior-ventral plano.

El *area lig. elastici* de UFAC 3522 es más profunda y vertical que aquella de *An. anhinga* y *An. melanogaster*; en estas anhingas presentan esta superficie amplia, diferente de lo que ocurre en *Ph. brasiliensis*, en la cual es más estrecha.

Las *zygapophysis caudalis* en UFAC 3522, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* presentan sus *facies articularis* ovaladas.

Las *cristae transverso-obliqua* son más altas en UFAC 3522 respecto de *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*. Las anhingas y el cormorán coinciden en que los *tori dorsalis* están proyectados posteriormente.

Decimosexta vértebra cervical

El *processus spinosus* se inclina ligeramente posterior en las especies comparadas, pero en MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750, *Anhinga anhinga* y *An. melanogaster* se extiende por todo el *arcus vertebrae*, mientras que en *Phalacrocorax brasiliensis* se restringe a la porción medio-posterior. Sobre los laterales de la parte anterior de este *processus*, el origen del *m. intercristalis* en MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750 es más profundo en relación a aquel de *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

Las *facies articularis* de las *zygapophysis cranialis* se originan más posteriores respecto del borde antero-medial del *arcus vertebrae* en MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750, mientras que en *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* están al nivel de dicho borde.

El *foramen vertebrale* en vista anterior en MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* tiene una forma que recuerda a un “8”, aunque sus porciones dorsales son más amplias comparadas con *An. aninga*.

Las *foramina transversaria* en MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750, *An. aninga* y *An. melanogaster* no cuentan con *foramina pneumatica* en la pared del *corpus vertebrae*, como si tiene *Ph. brasiliensis*. Todos los anhingidos comparados presentan estas *foramina* proporcionalmente más reducidas y redondeadas, características que los distinguen de *Ph. brasiliensis*.

La *facies articularis cranialis* en MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750, *An. aninga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* posee su borde dorsal ligeramente cóncavo, el ventral posee una concavidad más somera y un ancho que alcanza la mitad de las *foramina transversaria*. En algunos ejemplares de *An. aninga* esta *facies* puede ser menos ancha (e.g., MNHN s/nº 1).

La *fovea cranioventralis*, en MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750, *An. aninga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*, es ligeramente más ancha medialmente y somera; en un ejemplar de *An. aninga* es más excavada (MHNT 1039).

El *processus caroticus*, en la base del *processus costalis*, en MLP-PV 88-IX-20-18 y MACN-PV 12750, está poco desarrollado y es más lateral en relación al de *An. aninga* y *An. melanogaster*; por su parte en *Ph. brasiliensis* es reducido y más lateral aún.

Las *laminae arcocostalis* en MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750, *An. aninga* y *An. melanogaster*, se extienden hasta cerca de la *facies articularis caudalis*, mientras que en *Ph. brasiliensis* termina posteriormente aproximadamente en la mitad del *corpus vertebrae*.

Las *laminae corporocostalis* en MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750, *An. aninga* y *An. melanogaster* se dirigen en forma progresiva dorsalmente sobre los laterales del *corpus vertebrae* hasta casi la mitad de éste; desde allí esta estructura desciende hasta contactar con el borde ventral de la *facies articularis caudalis*; en *An. melanogaster* estas *laminae* son más desarrolladas, lo que vuelve al *corpus vertebrae* en vista ventral más ancho; en desarrollo de estas *laminae* le siguen MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750 y luego *An. aninga*, pero en estas aningas en la mitad del *corpus* es más estrecho. En *Ph. brasiliensis* estas crestas se mantienen semiparalelas al eje antero-posterior y algo más prominentes.

El *processus ventralis corporis* contacta con ambas *facies articulares* y se inclina posteriormente en MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750, *Anhinga anhinga* y *An. melanogaster*; en *An. anhinga* y *An. melanogaster* el ancho de esta estructura puede resultar (e.g., *An. anhinga* MHNT 1039, *An. melanogaster* MHNT 1195) más angosto (e.g., *An. anhinga* MNHNP s/nº1, *An. melanogaster* MHNT 1210). En *Phalacrocorax brasilianus* este *processus* se proyecta anteriormente y es más vertical.

Las *tuberositas ligamentum collateralis* en MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750, *An. anhinga* y *An. melanogaster* son más estrechas y someras comparadas con aquellas de *Ph. brasilianus*.

La *facies articularis caudalis* en MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus* posee su borde ventral más lateralizado que el dorsal. Sobre su parte medial-ventral existe una fosa excavada en *Ma. paranensis*, moderadamente excavada en *An. anhinga* y *An. melanogaster* a somero en *Ph. brasilianus*. Entre ejemplares de *An. anhinga* se presenta una variación en la profundidad de esta fosa, de más excavada en MHNT 1039, a intermedia en MHNT 2856 y más somera en MHNT 924.

Las *zygapophysis caudalis* de MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750, en vista lateral, cuentan con las *facies articulares* con una pendiente aproximada de 45° con respecto al *corpus vertebrae* y son más anchas; en cambio en *An. anhinga* y *An. melanogaster*, la pendiente es menor y son más alargadas. Los *tori dorsalis* de los materiales fósiles son altos y están más dirigidos posteriormente, comparados con *An. anhinga* y *An. melanogaster*. Por su parte, *Ph. brasilianus* posee las *zygapophysis caudalis* menos inclinada en relación al *corpus vertebrae* y la forma de las *facies articulares* es más alargada, tiene los *tori dorsalis* más gráciles, pero proyectados como en *Ma. paranensis*. Además, en la parte anterior-lateral de las *zygapophysis* en las anhingas comparadas se encuentran inserciones musculares más marcadas que en *Ph. brasilianus*.

La *lacuna interzygapophysialis* en MLP-PV 88-IX-20-18 y en las anhingas actuales comparadas está reducida, mientras que es muy amplia en MACN-PV 12750.

El *area ligamentum elastici* es más vertical en MLP-PV 88-IX-20-18, MACN-PV 12750 y *An. melanogaster* que en *An. anhinga*. En *Ph. brasilianus* también es vertical, aunque es más reducida que en las citadas anhingas.

Vigésima vértebra cervical

El *processus spinosus* en SGO-PV 4001-D, UFAC 2235, *Anhinga anhinga*, *An. melanogaster* y *Phalacrocorax brasilianus* se extiende hasta ambos márgenes del *arcus vertebrae*.

Las *zygapophysis cranialis* tienen *facies articularis* en UFAC 2235, que son algo más largas que anchas y contactan posteriormente ligeramente sobre el *arcus vertebrae*, mientras que en *An. anhinga* y *An. melanogaster* son más alargadas y anteriores; en *Ph. brasilianus* son ovaladas, reducidas y ubicadas más anteriormente.

El *foramen vertebrale* en vista anterior en UFAC 2235 y *An. anhinga* tiene su margen dorsal más estrecho que el ventral, en relación a *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*.

La *facies articularis cranialis* en vista anterior de SGO-PV 4001-D es más baja y su borde dorsal es más excavado que en UFAC 2235; en *An. anhinga*, presenta una altura intermedia, aunque varía el grado de excavación de la parte dorsal (excavado en MHNT 1039, somero en MNHNP s/nº 1); por su parte entre ejemplares de *An. melanogaster*, en MHNT 1195 es similar a SGO-PV 4001-D, mientras que en el ejemplar MHNT 1210 es más semejante a UFAC 2235. En vista ventral, en SGO-PV 4001-D, es más cóncava medialmente y presenta en su borde medio-ventral una muesca notoria a diferencia de *An. anhinga* y *An. melanogaster*; UFAC 2235 comparte con el material SGO-PV 4001-D la presencia de la muesca ventral, aunque la *facies* es aún más excavada.

Las *laminae arcocostalis* en UFAC 2235, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus* se extienden ligeramente más atrás de la mitad de la vértebra. En el extremo lateral de éstas, en UFAC 2235, existe una inserción muscular (*mm. inclusii*) más profunda que en las especies actuales comparadas.

La superficie ventral del *corpus vertebrae* en SGO-PV 4001-D, UFAC 2235, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es plana, con un *processus ventralis corporis* reducido y desarrollado más posteriormente; por su parte en *Ph. brasilianus*, la superficie ventral está muy reducida debido a la importante compresión lateral que tiene, el *processus* es más desarrollado y ubicado más anteriormente.

En SGO-PV 4001-D, UFAC 2235 y *Ph. brasilianus*, las caras laterales del *corpus vertebrae* están fuertemente excavadas en las porciones medio-posterior, a diferencia de *An. anhinga* y *An. melanogaster*.

La *facies articularis caudalis*, en UFAC 2235 en vista posterior, tiene sus márgenes ventrales ligeramente proyectados lateralmente como en ciertos ejemplares de *An. anhinga* (e.g., MNHNP s/nº 1), mientras que en otros de la misma especie actual está más proyectado lateralmente; existe variación también entre ejemplares de *An. melanogaster* (poco lateral en MHNT 1210, muy lateral en MHNT 1195). En UFAC 2235, el margen dorsal es algo cóncavo y el ventral es plano, como ocurre en ambas especies actuales comparadas. En *Ph. brasiliensis* el margen ventral está muy poco proyectado lateralmente y el borde dorsal es más cóncavo que en las anhingas comparadas.

Las *zygapophysis caudalis* con sus *facies articularis* en UFAC 2235 con forma semicircular y más anchas, mientras que en *An. anhinga* y *An. melanogaster* tienen forma similar, pero son más delgadas; en *Ph. brasiliensis* son más reducidas.

Primer vértebra torácica

Las *laminae arcocostalis* en SGO-PV 4001-E, *Anhinga anhinga*, *An. melanogaster* y *Phalacrocorax brasiliensis* se extienden apenas más atrás de la mitad del *corpus vertebrae*.

Las *zygapophysis cranialis* de SGO-PV 4001-E poseen *facies articularis* amplias y se inician más posteriormente respecto del borde anterior del *arcus vertebrae*, en relación a *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

Los laterales del *corpus vertebrae* en SGO-PV 4001-E, *An. anhinga* y *An. melanogaster* están excavados, mientras que en *Ph. brasiliensis* son más someros.

El *processus ventralis corporis* en SGO-PV 4001-E, *An. anhinga* y *An. melanogaster*, se mantiene longitudinalmente muy bajo; en cambio en *Ph. brasiliensis* está bien desarrollado y tiene su mayor proyección ventral más anteriormente.

La forma de la *facies articularis caudalis* en SGO-PV 4001-E es más rectangular, está lateralmente excavada y cuenta con dos proyecciones laterales en el borde dorsal; en tanto que en *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* es más ovalada, con bordes laterales más redondeados y no son tan notorias dichas proyecciones.

Segunda vértebra torácica

Las *zygapophysis cranialis* con *facies articularis* más amplias en SGO-PV 4001-F respecto de *Anhinga anhinga* y *An. melanogaster*, y aún más que en *Phalacrocorax brasilianus*.

Las *facies articularis cranialis* con forma oval y convexa en SGO-PV 4001-F, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*.

El *corpus vertebrae* en SGO-PV 4001-F, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es más excavado lateralmente que en *Ph. brasilianus*.

El *processus ventralis corporis* en SGO-PV 4001-F, *An. anhinga* y *An. melanogaster* se desarrolla más en la mitad del *corpus vertebrae*, mientras que en *Ph. brasilianus* se desarrolla más anteriormente.

Las *zygapophysis caudalis* son más robustas en SGO-PV 4001-F, respecto de las anhingas actuales y *Ph. brasilianus*.

Tercera vértebra torácica

Las *zygapophysis caudalis* en SGO-PV 4001-G son más reducidas con respecto a las de la segunda vértebra torácica, tal como ocurre en *Anhinga anhinga*, *An. melanogaster* y *Phalacrocorax brasilianus*.

El *corpus vertebrae* en SGO-PV 4001-G, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es más excavado lateralmente que en *Ph. brasilianus*.

El *processus ventralis corporis* en SGO-PV 4001-G, *An. anhinga* y *An. melanogaster* se desarrolla más en la mitad del *corpus vertebrae*, mientras que en *Ph. brasilianus* se desarrolla más anteriormente.

La *facies articularis caudalis* en SGO-PV 4001-G, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es más ancha que en *Ph. brasilianus*.

Las *zygapophysis caudalis* son más robustas en SGO-PV 4001-G respecto de las anhingas actuales y *Ph. brasilianus*.

Séptima vértebra caudal libre

El *processi transversus* en SGO-PV 4001-H, *Anhinga anhinga* y *An. melanogaster* se restringe más anteriormente, mientras que en *Phalacrocorax brasilianus* se extiende por todo el lateral del *corpus vertebrae*.

La *facies articularis caudalis* en las anhingas comparadas, respecto a *Ph. Brazilianus*, es más convexa.

El *corpus vertebrae* en vista anterior en SGO-PV 4001-H, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es alto respecto de *Ph. brasilianus*.

El *processus haemalis* en vista lateral, en SGO-PV 4001-H, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es largo comparado con aquel presente en *Ph. brasilianus*.

Coracoides

El *processus acrocoracoideus* está poco desarrollado en FCP-V-A-006, *AnHINGA* y *An. melanogaster* comparado con *Phalacrocorax brasilianus*.

La *facies articularis clavicularis* en FCP-V-A-006, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es plana y de contorno subcircular, con su diámetro mayor dispuesto ligeramente desplazado del eje antero-posterior, en tanto que en *Ph. brasilianus* posee su borde distal más triangular y su eje mayor se orienta antero-posteriormente.

En vista ventral, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus* presentan el borde que se dirige desde la parte posterior hacia la *facies articularis clavicularis* delgado, a diferencia de FCP-V-A-006 y *An. anHINGA* en los que es más ancho.

El origen del *m. biceps* es más corto en FCP-V-A-006, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* en relación a *Ph. brasilianus*.

El *tuberculum brachiale* en las anhingas comparadas es menos desarrollado que en *Ph. brasilianus*.

El puente óseo que une la *facies articularis humeralis* con la *impressio ligamentum acrocoracohumeralis* es más robusto en las anhingas comparadas en relación a *Ph. brasilianus*.

La *facies articularis humeralis* en FCP-V-A-006, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es proporcionalmente más reducida que en *Ph. brasilianus*.

La *cotyla scapularis* en FCP-V-A-006 es ligeramente más amplia que en *An. anHINGA* y *An. melanogaster*, más aún que en *Ph. brasilianus*.

El *sulcus m. supracoracoidei* en *Ph. brasilianus* es más amplio y está más excavado sobre el *processus procoracoideus* que en FCP-V-A-006, *An. anHINGA* y *An. melanogaster*.

El *processus procoracoideus* en FCP-V-A-006, *An. anHINGA*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus* es prominente medialmente.

La superficie postero-lateral a la *facies articularis humeralis* (origen del *m. subcoracoideus*) en FCP-V-A-006 es más excavada que en *An. anhinga* y *An. melanogaster*; a su vez, en estas anhingas actuales es ligeramente más excavada que en *Ph. brasiliensis*.

La diáfisis en vista ventral en FCP-V-A-006, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es ancha y con los bordes ligeramente curvos, mientras que en *Ph. brasiliensis* es más elongada y con bordes más rectilíneos. En *An. anhinga*, la diáfisis es robusta en ciertos ejemplares (MHNT 25) o más delgada (*e.g.*, MHNT 882, 924).

La *impressio m. sternocoracoidei* en FCP-V-A-006 es más profunda y amplia que en *An. anhinga* y *An. melanogaster*; a su vez, es más profunda en el fósil que en *Ph. brasiliensis*, pero más reducida.

En vista ventral, el origen del *m. coracobrachialis caudalis* en las anhingas ocupa menos espacio de la superficie ventro-posterior del coracoides que el *m. supracoracoideus*, en tanto que en *Ph. brasiliensis* se invierte la condición. El origen del *m. coracobrachialis caudalis* en FCP-V-A-006 deja especialmente en su parte latero-anterior (margen de la diáfisis que contacta con el *processus lateralis*) una zona más excavada que en *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

El origen del *m. supracoracoideus* en FCP-V-A-006 deja sobre su margen lateral una huella más excavada que en *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*; en las anhingas es más extenso que en el cormorán.

El *angulus medialis* en vista ventral, se encuentra situado posterior a la parte anterior del *processus lateralis* en FCP-V-A-006 y *Ph. brasiliensis*, en tanto que en *An. anhinga* y *An. melanogaster* se invierte dicha condición.

El *processus lateralis* en FCP-V-A-006 y *An. anhinga* es poco prominente, comparado con aquel de *An. melanogaster*; por su parte en *Ph. brasiliensis*, es prominente hacia la parte anterior.

La *facies articularis sternalis* tiene su reborde anterior en FCP-V-A-006 con una morfología intermedia entre la de los anhíngidos actuales comparados y *Ph. brasiliensis*, ni muy larga ni muy corta, respectivamente. Sin embargo, este reborde en *An. anhinga* varía desde largo (*e.g.*, MHNT 1039, MHNT 25) a más corto (*e.g.*, MHNT 882); esto ocurre también entre ejemplares de *An. melanogaster* (largo en MHNT 1195, corto en MHNT 1210).

Húmero

El *sulcus transversus* en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, *Anhinga minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*, es corto y con su porción ventral más excavado y ancho, en tanto que en *Phalacrocorax brasilianus* su profundidad y ancho son constantes y además, a diferencia de las anhingas, se dirige más ventralmente. En *An. anhinga* hay materiales en los que este *sulcus* es más corto y estrecho (e.g., MHNT 25) respecto de otros en los cuales es más largo y amplio (e.g., MHNT 882, 1039).

La *impressio coracobrachialis* en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747 y *An. minuta* es más somera y menos delimitada comparada con *An. anhinga* y *An. melanogaster* en las cuales es moderadamente excavada y con su sector distal mejor definido; *Phalacrocorax brasilianus* a diferencia de las anhingas posee una mayor profundidad en la porción más proximal y es más angosta. Además entre especies de *Phalacrocorax*, se halló variantes respecto de la profundidad y extensión de esta impresión (Ono, 1980).

La *crista deltopectoralis*, en vista anterior, en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, *An. anhinga* y *An. melanogaster* se mantiene paralela al eje principal del húmero con un ancho constante en su extremo proximal y desde la mitad se engrosa hacia la parte distal, además se extiende más distal respecto a la parte distal de la *crista bicipitalis*; en vista lateral es ligeramente curva, y se prolonga anteriormente con una altura constante; *Anhinga minuta* comparte las características de las demás anhingas, aunque la parte más ancha se encuentra más proximal proporcionalmente. *Phalacrocorax brasilianus* se diferencia de las anhingas por ser más engrosada y por extenderse distalmente hasta un nivel más cercano a la *crista bicipitalis*. Entre especímenes de *An. anhinga*, puede variar la extensión de esta cresta de corta (e.g., MHNT 25) a más larga (e.g., MHNT 882, 924).

La *crista bicipitalis* en su borde ventral se expande moderadamente desde la epífisis proximal hacia la diáfisis en MACN-PV 12747, MACN-PV 12736 y LACM 135362). Además, en *An. anhinga* dicha cresta varía, puesto que es más curva en MHNT 25 y más recta en MHNT 882 y 1039.

La *incisura capitis humeri* en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747 y las anhingas actuales comparadas es más somera y amplia en relación a la de *Ph. brasilianus*, en la cual además tiene una concavidad más profunda en la mitad de su extensión.

La inserción del *m. subscapularis*, situada proximal al *tuberculum ventrale*, en *Ma. paranensis* es más amplia respecto de las anhingas actuales comparadas y *Ph. brasiliensis*.

El *tuberculum dorsale* en vista proximal, en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747 y LACM 135362 está más distante del *caput humeri* que en *An. aninga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*. En *An. aninga* este *tuberculum* puede variar de más definido (MHNT 882) a menos (MHNT 924).

En vista posterior, el *tuberculum ventrale* se sitúa al nivel del *tuberculum dorsale* en los anhíngidos; sin embargo, MACN-PV 12736 y MACN-PV 12747 comparte con *Ph. brasiliensis* que dicho *tuberculum* presenta una concavidad en su extremo de mayor dimensión, comparado con *An. aninga* y *An. melanogaster*. El puente óseo que une a este *tuberculum* con el *caput humeri* es más delgado en MACN-PV 12747 que en MACN-PV 12736.

La *fossa pneumotricipitalis* en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, LACM 135362 y *An. melanogaster* es más somera y amplia, comparada con *An. aninga*; en *Ph. brasiliensis* en cambio es más excavada y más amplia. Entre ejemplares de *An. aninga*, en MHNT 25 esta *fossa* es más estrecha y somera, mientras que en MHNT 1039, 924 es intermedia en ambas características y en MHNT 882 es más amplia y profunda; la profundidad de esta estructura en falacrocorácidos es variable también (Urbina y Stucchi, 2005).

El origen del *m. humerotriceps* deja sobre la parte distal de la *fossa pneumotricipitalis* una marca más excavada en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, LACM 135362, *An. aninga* y *An. melanogaster* respecto de *Ph. brasiliensis*.

La inserción del *m. scapulohumeralis caudalis*, situada sobre la parte distal del *tuberculum ventrale*, es robusta y profunda en MACN-PV 12736 y los anhíngidos actuales comparados respecto de aquella de *Ph. brasiliensis*; los materiales LACM 135362 y MACN-PV 12747 tienen esta inserción más grácil que en MACN-PV 12736, especialmente en su porción proximal. Entre ejemplares de *An. aninga* varía (e.g., angosta en MHNT 25 y más amplia en MHNT 1039).

La inserción del *m. scapulohumeralis cranialis* se encuentra situada sobre una notable protuberancia en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747 y MLP-PV 88-IX-20-2, en tanto que en *Aninga aninga*, *An. melanogaster* y *Phalacrocorax brasiliensis* es reducida. En los materiales LACM 135362, la inserción del *m. scapulohumeralis*

cranialis constituye una prominencia ligeramente menos notoria que en MACN-PV 12747, MACN-PV 12736 y MLP-PV 88-IX-20-2.

El *margo caudalis* en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, MLP-PV 88-IX-20-2, *An. anHINGA*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliANUS* se dirige hacia la inserción del *m. scapulohumeralis cranialis*. Esta estructura en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747 y MLP-PV 88-IX-20-2 se encuentra mejor definida que en las restantes especies comparadas.

Las inserciones del *m. deltoideus pars major* y *pars minor* se dan sobre la parte posterior del extremo proximal del húmero y son más amplias y excavadas en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747 y MLP-PV 88-IX-20-2, respecto de *An. anHINGA* y *An. melanogaster*; por su parte en *Ph. brasiliANUS* es estrecha y profunda.

La inserción del *m. latissimus dorsi* en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, MLP-PV 88-IX-20-2, UFAC 4562, *An. minuta*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster*, se ubica ligeramente perpendicular al *margo caudalis*, con su parte proximal más cercana a éste y su extremo distal coincide aproximadamente con el nivel en que lo hace la *crista deltopectoralis* a diferencia de *Ph. brasiliANUS*.

Respecto de la diáfisis, entre ejemplares de *An. anHINGA* pueden variar desde anchas (e.g., MHNT 25) a delgadas (e.g., MHNT 882, 1039, 924).

La *fossa m. brachialis* en MLP-PV 88-IX-20-2, SGO-PV 22212b, UFAC 4562, *An. minuta* y *Ph. brasiliANUS*, es ancha, somera proximalmente y con el extremo distal más excavado, en tanto que en *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es elongada, uniformemente excavada y más de la mitad de su extensión se recuesta sobre la margen lateral. En MLP-PV 88-IX-20-2, SGO-PV 22212b, UFAC 4562, *An. minuta*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster*, la porción distal de esta *fossa* no supera distalmente al *tuberculum supracondylare ventrale*, contrario a la situación presente en *Ph. brasiliANUS*. Entre ejemplares de *An. anHINGA*, el extremo proximal de esta *fossa* puede ser más excavada (e.g., MHNT 25, MNHNP s/n° 1) o menos excavada (e.g., MHNT 924, 1039).

El *tuberculum supracondylare ventrale*, en MLP-PV 88-IX-20-2, SGO-PV 22212b, UFAC 4562, *An. minuta*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster*, es prominente y, distal a éste, existe un surco que lo separa del *condylus ventralis*. En cambio en *Ph. brasiliANUS* este *tuberculum* es menos conspicuo y no tiene un surco distal. En *An. anHINGA* existen materiales que presentan este *tuberculum* mejor definido (e.g., MHNT 882) respecto de otros (e.g., MHNT 25).

El origen del *m. pronator superficialis* en MLP-PV 88-IX-20-2, UFAC 4562, *An. minuta*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es redondeado, en cambio en *Ph. brasiliANUS* es alargado próximo-distalmente.

Los orígenes de la división anterior del *m. flexor carpi ulnaris* y del *m. pronator profundus* en MLP-PV 88-IX-20-2, SGO-PV 22212b y UFAC 4562 son de mayor tamaño, profundidad y se encuentran separados por un prominente puente, a diferencia de *An. minuta*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster*; en tanto que en *Ph. brasiliANUS* los orígenes de estos músculos se asemejan en profundidad con las anHINGAS fósiles, aunque son alargados antero-posteriormente.

El origen de la división posterior del *m. flexor carpi ulnaris* en MLP-PV 88-IX-20-2 y UFAC 4562 presenta un mayor tamaño y es más redondeado que en *An. minuta*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster*.

El origen del *m. extensor carpi radialis* se encuentra proximal-dorsal al *epicondylus dorsalis* y está dividido en dos pequeñas impresiones en las anHINGAS; en MLP-PV 88-IX-20-2 y UFAC 4562 es ligeramente más profundo que en *An. anHINGA* y *An. melanogaster*. Por su parte en *Ph. brasiliANUS* se ubica sobre el borde proximal del *epicondylus dorsalis* y es más excavado que en las anHINGAS.

Los orígenes del *m. supinator brevis* y del *m. extensor digitorum communis* dejan dos impresiones muy cercanas y someras en las anHINGAS comparadas, mientras que en *Ph. brasiliANUS* forman una sola impresión más amplia y profunda que en las anteriores especies.

El origen del *m. extensor carpi ulnaris* en MLP-PV 88-IX-20-2, UFAC 4562, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* se encuentra ligeramente anterior al del *m. ectepicondyloulnaris* y los orígenes de ambos músculos son redondeados e igualmente profundos; en *Ph. brasiliANUS*, el *m. extensor carpi ulnaris* se ubica bien anterior al *m. ectepicondyloulnaris* y es más alargado y somero que este último músculo.

El *condylus dorsalis* y el *condylus ventralis* en vista anterior poseen anchos comparables en las anHINGAS observadas, en cambio en *Ph. brasiliANUS* el *condylus dorsalis* es más delgado.

En *An. anHINGA*, el surco inmediatamente proximal al *condylus dorsalis* puede variar desde excavado (*e.g.*, MHNT 882, MNHNP s/n° 1) a somero (*e.g.*, MHNT 25).

El *processus flexorius* es prominente y se dirige más distalmente en MLP-PV 88-IX-20-2 y UFAC 4562 comparado con *An. minuta*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster*.

El *sulcus humerotricipitalis* en MLP-PV 88-IX-20-2, SGO-PV 22212b y UFAC 4562 es proporcionalmente más amplio y está separado del *sulcus scapulotricipitalis* por una prominencia alta; por su parte en *An. minuta*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* es estrecho y está separado del *sulcus scapulotricipitalis* por una superficie plana y amplia. El *sulcus humerotricipitalis* en MLP-PV 88-IX-20-2 es más amplio que en MLP-PV 88-IX-20-1 y MLP-PV 88-IX-20-10.

El *sulcus scapulotricipitalis* en MLP-PV 88-IX-20-1, SGO-PV 22212b y UFAC 4562 es proporcionalmente más amplio que en *An. minuta*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

El *sulcus humerotricipitalis* y el *sulcus scapulotricipitalis* en MLP-PV 88-IX-20-1, UFAC 4562, *An. minuta*, *An. anhinga* y *Ph. brasiliensis* están menos marcados en el extremo proximal respecto de *An. melanogaster*.

La *fossa olecrani* en MLP-PV 88-IX-20-1, SGO-PV 22212b y UFAC 4562 es más redondeada y profunda en comparación con *Anhinga minuta*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*. En *Ma. paranensis*, los materiales MLP-PV 88-IX-20-10 y MLP-PV 88-IX-20-11 poseen esta *fossa* menos profunda que en MLP-PV 88-IX-20-1 y MLP-PV 88-IX-20-2; este tipo de variación se presenta también entre ejemplares de *An. anhinga* (e.g., MHNT 882, 924, más profundos; MHNT 25, más somero). Además, en *An. melanogaster* a diferencia de las restantes aningas y del cormorán, posee en esta *fossa* un surco que se extiende en dirección dorsal.

La *incisura intercondylaris* en MLP-PV 88-IX-20-1, UFAC 4562, *Anhinga minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es estrecha y somera comparada con aquella de *Ph. brasiliensis*.

Ulna

La inserción del *m. humerotriceps* sobre el *olecranon* es proporcionalmente más amplia en SGO-PV 4001-K, *Anhinga anhinga* y *An. melanogaster*, respecto de *Phalacrocorax brasiliensis*.

La inserción del *m. scapulotriceps*, ubicada entre el *olecranon* y el *processus cotylaris dorsalis*, en SGO-PV 4001-K, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es más amplia y más dirigida distalmente que en *Ph. brasiliensis*.

En SGO-PV 4001-K, *An. anhinga* y *An melanogaster*, la *cotyla ventralis* es más ovalada y posee una prolongación hacia el *olecranon*, en tanto que en *Ph. brasiliensis* es más circular y no posee dicha prolongación.

El *tuberculum ligamentum collateralis ventralis*, en SGO-PV 4001-K, *An. anhinga* y *An melanogaster* se encuentra notoriamente más desarrollado que en *Ph. brasiliensis*.

La *incisura radialis* es más amplia y excavada en SGO-PV 4001-K, *An. anhinga* y *An melanogaster*, en relación a lo que ocurre en *Ph. brasiliensis*; entre las aningas actuales, en los ejemplares estudiados de *An. anhinga* esta *incisura* es más profunda comparada con aquellos de *An. melanogaster*.

La inserción del *m. biceps brachii*, ubicada en el extremo proximal sobre la cara anterior inmediatamente proximal a la *impressio m. brachialis*, es ligeramente más conspicua en SGO-PV 4001-K, *An. anhinga* y *An melanogaster* que aquella de *Ph. brasiliensis*.

La *impressio m. brachialis* en SGO-PV 4001-K, *An. anhinga* y *An melanogaster* es amplia, aunque en el material fósil es más profunda; por su parte en *Ph. brasiliensis* es más delgada y excavada.

Las *papillae remigialis caudalis* de SGO-PV 4001-K cuentan con un espaciado menor entre sí, comparado con *An. anhinga*, *An melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

La corteza de la diáfisis en SGO-PV 4001-K es proporcionalmente más ancha que aquella de *An. anhinga* y *Ph. brasiliensis*.

Carpometacarpo

Sobre el borde próximo-dorsal de la *trochlea carpalis* se inserta el *m. ulnometacarpalis ventralis*, el cual en MLP-PV 88-IX-20-4, *Aninga anhinga* y *An. melanogaster* deja una superficie ligeramente más amplia respecto de aquella de *Phalacrocorax brasiliensis*.

El *os metacarpale alulare* presenta su base ancha y está ligeramente más proyectado proximalmente en MLP-PV 88-IX-20-4, *An. anhinga* y *An melanogaster*; en cambio en *Ph. brasiliensis* es más grácil y se dirige más hacia la parte proximal. Sobre la superficie dorsal se origina el *m. abductor alulae*, cuya impresión en MLP-PV 88-IX-20-4, *An. anhinga* y *An melanogaster* es más somera respecto de *Ph. brasiliensis*; en esta última especie, es más profunda especialmente en su margen posterior.

La *fovea carpalis cranialis* en MLP-PV 88-IX-20-4 es reducida y somera, mientras que en *An. anHINGA* es más amplia y excavada; en *An. melanogaster* coincide en la extensión con la de *An. anHINGA*, aunque es más profunda aún; por su parte en *Ph. brasilianus* es algo menos extensa que en las anHINGas actuales, aunque es más profunda. En MLP-PV 88-IX-20-4 esta *fovea* no excava sobre la *trochlea carpalis*, en tanto que en las anHINGas actuales es algo excavada sobre ésta y en *Ph. brasilianus* es más excavada aún sobre el borde medio de dicha *trochlea*. Cabe aclarar que según Siegel-Causey (1988), esta estructura en *AnHINGA* varía de ser somera a profunda.

La depresión de origen del *m. flexor alulae*, ubicada próximo-anterior al *processus pisiformis*, en MLP-PV 88-IX-20-4 es somera y con el margen que limita con el *os metacarpale alulare* poco definido, comparada con *An. anHINGA*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*. En MLP-PV 88-IX-20-4, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus* existe en dicha depresión una prolongación profunda hacia su extremo proximal más marcada que en *An. anHINGA*; en esta última especie, dicha prolongación varía en su profundidad, de más profunda (e.g., MHNT 882) a más somera (e.g., MNHNP s/nº 1).

La *fossa infratrochlearis* en MLP-PV 88-IX-20-4, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es más profunda y de mayor tamaño que en *Ph. brasilianus*. En *An. anHINGA* hay ejemplares que poseen esta *fossa* más profunda (e.g., MHNT 882, MNHNP s/n1) que en otros (e.g., MHNT 25).

La *fossa supratrochlearis* en MLP-PV 88-IX-20-4 y *An. melanogaster* es más profunda que en *An. anHINGA*; en las anHINGas es de mayor dimensión que en *Ph. brasilianus*; entre ejemplares de *An. anHINGA* está *fossa* puede variar de profunda (e.g., MHNT 1039) a somera (e.g., MHNT 882). En MLP-PV 88-IX-20-4 y *An. melanogaster* tiene sobre el margen posterior un borde alto orientado próximo-distalmente, distinto de *An. anHINGA* y *Ph. brasilianus*.

El *processus extensorius* en MLP-PV 88-IX-20-4 es más alargado respecto de aquel de *An. anHINGA* y *An. melanogaster*, y más ancho que aquel de *Ph. brasilianus*.

El *processus pisiformis* en MLP-PV 88-IX-20-4, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es más alargado que en *Ph. brasilianus*. Este *processus* en MLP-PV 88-IX-20-4 es más bajo, respecto de *An. anHINGA*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*.

Sobre el margen proximal-posterior del *os metacarpale minus* se halla la inserción del *m. ulnometacarpalis dorsalis*, la cual en MLP-PV 88-IX-20-4 es más profunda que en las anHINGas actuales y *Ph. brasilianus*.

La *fovea carpalis caudalis* en MLP-PV 88-IX-20-4 es más amplia y profunda y, en su porción proximal-dorsal, limita con una notoria prominencia distal-dorsal a la *trochlea carpalis* a diferencia de *An. anHINGA* y *An. melanogaster*; entre ejemplares de *An. anHINGA* esta *fovea* puede ser excavada (e.g., MHNT 882, 924) o más somera (e.g., MHNT 25). Por su parte, en *Ph. brasilianus* es más reducida que en las anHINGAS, pero considerablemente más profunda.

La inserción del *m. extensor carpi ulnaris* ubicada en una pequeña superficie postero-proximal del *os metacarpale major* en MLP-PV 88-IX-20-4, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es más amplia, en tanto que en *Ph. brasilianus* es más reducida pero más prominente.

La diáfisis del *os metacarpale major* en *An. anHINGA* puede variar desde delgada (e.g., MHNT 1039) a más robusta (e.g., MHNT 25).

El *sulcus tendineus* en MLP-PV 88-IX-20-4, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es corto, somero y termina distalmente con una prominencia, mientras que en *Ph. brasilianus* es más largo, marcado y termina distalmente más amplia; entre las anHINGAS, en MLP-PV 88-IX-20-4 y *An. anHINGA* está menos marcado que en *An. melanogaster*.

El *os metacarpale majus* en MLP-PV 88-IX-20-4 es robusto y, al igual que el *os metacarpale minus*, posee un surco bien definido sobre sus superficies posteriores respecto de *An. anHINGA*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*.

La parte más anterior de la *facies articularis digitalis major* en MLP-PV 88-IX-20-4 y *Ph. brasilianus* está menos proyectada que en *An. anHINGA* y *An. melanogaster*; sin embargo, en un ejemplar de *An. anHINGA* (i.e., MHNT 25) es poco proyectado como en la anHINGAS fósiles. Según Siegel-Causey (1980), esta estructura es variable en *AnHINGA*, puesto que puede estar reducida o ausente, o también muy proyectada.

En vista distal, MLP-PV 88-IX-20-4, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* presentan un *sulcus interosseous* amplio en la parte posterior.

En vista posterior, la *symphysis metacarpalis distalis* en MLP-PV 88-IX-20-4 está más excavada que en *An. anHINGA*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*.

La *facies articularis* del *os metacarpale minus* posee longitudes similares con respecto a aquella del *os metacarpale major* en MLP-PV 88-IX-20-4, *An. anHINGA* y *An. melanogaster*; por su parte, en *Ph. brasilianus* la *facies articularis* del *os metacarpale minus* es ligeramente más reducida.

Cintura pélvica+sinsacro

El sinsacro posee la primera vértebra con el *processus spinosus* en *Macranhinga paranensis* y *Ma. kiyuensis* proporcionalmente más alto, aproximadamente la mitad de la altura total de la vértebra, comparado con *Anhinga anhinga*, *An. melanogaster* y *Phalacrocorax brasilianus*, en los que es cercano a un tercio de dicha longitud.

Las *zygapophysis cranialis* en *Ma. paranensis* y *Ma. kiyuensis* son robustas y con *facies articularis* más anchas en relación a *An. anhinga* y *An. melanogaster*; mientras que en *Ph. brasilianus* son más gráciles y estrechas.

El *foramen vertebrale* en *Ma. paranensis*, *Ma. kiyuensis*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus* con una configuración que recuerda a un “8”, debido a que posee un surco superior más amplio, el cual es más estrecho en *An. anhinga*. Asimismo dicho surco tiende a aproximarse en tamaño a la parte inferior en *Ma. paranensis*, *Ma. kiyuensis* y *An. melanogaster*, en tanto que en *Ph. brasilianus* la porción dorsal es ligeramente reducida.

La primera vértebra sinsacral en vista anterior en *Ma. paranensis* (MLP-PV 88-IX-20-5) tiene una considerable expansión del *arcus vertebrae* y una concavidad asociada, solo superada proporcionalmente por aquella de *Ma. kiyuensis*. Por otra parte, en *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus* es más delgado y no presenta la concavidad. Entre materiales de *Ma. paranensis*, los *arcus* en MACN-PV 12292 son más estrechos ventralmente que en MLP-PV 88-IX-20-5.

Los *processi transversus*, en la primera vértebra preacetabular de *Ma. paranensis*, son ligeramente más anchos que los de *An. anhinga* y *An. melanogaster* y más aún respecto de *Ph. brasilianus*.

Los *corpus vertebrae* de las vértebras preacetabulares son más altos que anchos debido a una compresión lateral que se hace más pronunciada hacia la región anterior en todas las especies comparadas; en *Ma. kiyuensis*, son claramente más robustos que las restantes especies y, como condición intermedia, está el material de *Ma. paranensis* MACN-PV 12292 y SGO-PV 4001b y luego están las aningas actuales. En *Ph. brasilianus* la compresión es aún mayor que en las aningas. Entre ejemplares de *An. anhinga*, los *corpus vertebrae* pueden ser variables lateralmente, puesto que en algunos entre *corpus* y *corpus* las superficies son más excavadas (e.g., MNHNP s/nº 1, MHNT 25) que en otros (e.g., MHNT 882).

La *facies articularis cranialis* de la primera vértebra sinsacral en *Ma. paranensis*, *Ma. kiyuensis*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* con forma ovalada, más ancha dorsalmente, en cambio en *Ph. brasiliANUS* su forma es más alargada.

Los *processus ventralis corporis* en la segunda vértebra preacetabular en *Ma. paranensis*, SGO-PV 4001b y *Ma. kiyuensis* están totalmente reducidos, en contraste con *An. anHINGA*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliANUS*, en las cuales son más desarrollados; entre ejemplares de *An. anHINGA*, éstos pueden variar en el desarrollo, puesto que en algunos este *processus* puede conectarse más con el posterior (e.g., MHNT 882,1039) respecto de otros ejemplares (e.g., MHNT 2856, 25).

La *fossa iliaca dorsalis* en *Ma. paranensis*, SGO-PV 4001b, *Ma. kiyuensis* y *Ph. brasiliANUS* es proporcionalmente más excavada y su borde dorsal, línea de contacto de la *crista spinosa synsacri* con la *crista iliaca dorsalis*, es más sobresaliente que en *An. anHINGA* y *An. melanogaster*.

En la parte del *ala preacetabularis ilii* en la cual es más estrecha, margen de origen del *m. iliotrochantericus cranialis*, es poco excavada en las anHINGAS y en *Ph. brasiliANUS*.

El origen del *m. obturatorius lateralis* en *Ma. paranensis*, *An. anHINGA* y *Ph. brasiliANUS* es ligeramente excavado, en cambio en *An. melanogaster* es más profundo.

Los *antitrochanter* en *Ma. paranensis* y *Ma. kiyuensis* presentan *facies articularis* que se inician anchos en su base y disminuyen su amplitud hacia sus extremos; en contraste, las que cuentan SGO-PV 4001b, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* poseen una forma más rectangular; estas *facies* en *An. anHINGA* pueden variar en su forma, desde cuadrangulares (e.g., MHNT 25) a rectangulares (e.g., MHNT 882, 924).

Las *cristae iliaca dorsalis* en *Ma. paranensis* y *Ma. kiyuensis* divergen posteriormente a la altura del *foramen acetabuli*, en cambio en SGO-PV 4001b, SGO-PV 4002, *An. anHINGA* *An. melanogaster* y *Ph. brasiliANUS* lo hacen algo más anteriormente. La altura de estas *cristae* es similar en *Ma. paranensis*, SGO-PV 4001b, *Ma. kiyuensis*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster*, en cambio en *Ph. brasiliANUS* están poco definidas.

Los *vertex craniolateralis ilii* (*sensu* Livezey y Zusi, 2006) en *Ma. paranensis*, SGO-PV 4001b, *Ma. kiyuensis* y *Ph. brasiliANUS* están más desplazados medialmente con respecto a los *antitrochanter*, conformando así un *sulcus antitrochantericus* ancho, comparado con *An. anHINGA* y *An. melanogaster*; a su vez, en *An. anHINGA* éste está

ligeramente más próximo al *antitrochanter* y es menos prominente que en *An. melanogaster*. Además, las anhingas se diferencian de *Ph. brasiliensis* por tener estas estructuras más altas y se disponen más anteriores respecto del eje antero-posterior. Sobre la parte anterior de este *vertex*, ocurre el origen del *m. iliofemoralis externus* el cual ocupa una mayor superficie en *Ma. paranensis*, SGO-PV 4001b y *Ma. kiyuensis* respecto de las anhingas actuales, en tanto que en *Ph. brasiliensis* es intermedio en la superficie ocupada.

Las *cristae dorsolateralis ilii* se dirigen hacia la parte posterior más próximas entre sí y semiparalelas en *Ma. paranensis* y SGO-PV 4001b, en cambio en *An. anHINGA* y *An. melanogaster* en los que se presentan más separadas entre sí y ligeramente más divergentes. Al igual de lo que ocurre con las *cristae iliaca dorsalis*, en las anhingas estudiadas son proporcionalmente más altas que en *Ph. brasiliensis*; en SGO-PV 4001b estas crestas se presentan ligeramente más bajas que en *Ma. paranensis*.

La *crista spinosa synsacri* posee los márgenes laterales menos excavados en SGO-PV 4001b y *Ma. kiyuensis*, respecto de las restantes anhingas.

La parte antero-ventral de la región sinsacral postacetabular en vista lateral, en *Ma. paranensis*, SGO-PV 4001b, *Ma. kiyuensis*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* se encuentra situada aproximadamente al nivel del borde inferior del *foramen acetabuli*, en tanto que en *Ph. brasiliensis* se dispone más ventral.

El origen del *m. ambiens* en *MacranHINGA paranensis*, SGO-PV 4001b, *AnHINGA anHINGA* y *An. melanogaster* es anterior al *foramen acetabuli*, en tanto que es ventral en *Phalacrocorax brasiliensis*.

Las *foramina acetabuli* en *Ma. kiyuensis* cuenta con el margen lateral de mayores dimensiones y con el margen medial más cerrado en relación a *Ma. paranensis*, *An. anHINGA*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*. Este *foramen* en vista ventral, en MLP-PV 88-IX-20-5 y MLP-PV 41-XII-13-929, en su porción más medial-anterior se encuentra cerca de contactarse con el *corpus vertebrae* adyacente, lo cual a su vez vuelve estrecha la *fossa renalis, pars ischiadica fossae*, a diferencia del material MACN-PV 12292. Además, MACN-PV 12292 posee el borde anterior del *foramen acetabuli* más delgado como en *An. anHINGA*, comparado con aquel más ancho en MLP-PV 88-IX-20-5 y MLP-PV 41-XII-13-929.

El *sulcus ventralis synsacri* tiene una *fossa* lateral en el margen anterior izquierdo en *Ma. paranensis* (MLP-PV 88-IX-20-5 y MLP-PV 41-XII-13-929), SGO-PV 4001b y *Ma. kiyuensis*, más importante que aquella de MACN-PV 12292 y *An.*

anhinga. Además, en el material MACN-PV 12292, dicho surco está menos marcado, comparado con MLP-PV 88-IX-20-5 y MLP-PV 41-XII-13-929. En *An. anhinga* este *sulcus* puede variar desde excavado (*e.g.*, MHNT 882), excavado pero prominente en la mitad (MHNT 25) ,a más somero (*e.g.*, MHNT 924, 1039).

En vista ventral, *Ma. paranensis*, SGO-PV 4001b, SGO-PV 4002 y *Ma. kiyuensis* presentan en la región postacetabular un conspicuo *processus costalis* ubicado al nivel del *antitrochanter* que anteriormente limita con la *fossa renalis, pars ischiadica fossae*, más desarrollado que el presente en *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*. Dicho *processus* se relaciona con el que le continúa posteriormente de forma casi paralela en *Ma. paranensis*, SGO-PV 4001b, SGO-PV 4002, *Ma. kiyuensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*, a diferencia de *Ph. brasiliensis*, en el que ambos confluyen en un punto, más próximo a la parte caudal del *foramen acetabuli*. El ejemplar MLP-PV 88-IX-20-15 de *Ma. paranensis* tiene, inmediatamente proximal a la *fossa renalis, pars ischiadica fossae*, un *processus costalis* de menor tamaño que contacta con el borde proximal del *foramen acetabuli*; en tanto que MLP-PV 88-IX-20-5 y MLP-PV 41-XII-13-929 no poseen dicho *processus*. Entre ejemplares de *An. anhinga*, el grado de unión de este *processus* posterior a la *fossa renalis* puede variar, puesto que en algunos está bien fusionado (*e.g.*, MHNT 882, MNHNP s/nº 1) y en otro no bien conectado (*e.g.*, MHNT 25).

Las *foramina intertransversarias* de la zona postacetabular en el material de *Ma. paranensis*, MLP-PV 88-IX-20-15 son reducidas, a diferencia de MLP-PV 88-IX-20-5 y MLP-PV 41-XII-13-929.

El *foramen vertebrale* de la última caudal fusionada de SGO-PV 4001-C está más excavado sobre la *facies articularis caudalis* de la *extremitas caudalis synsacri*; comparado con *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

Las *extremitas caudalis synsacri* de SGO-PV 4001-C presenta los *processus haemalis* ligeramente más prominentes que en *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

Los *processus marginis caudalis* en SGO-PV 4001-C presentan una apertura respecto de las *extremitas caudalis synsacri* similares a las de *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

Fémur

El *caput femoris* de *Macranhinga ranzii*, *Anhinga anhinga* y *An. melanogaster* es proporcionalmente similar en tamaño, e inclinado proximalmente, mientras que en *Phalacrocorax brasilianus* se diferencia por estar menos inclinado.

Las *facies articularis antitrochanterica* en *Ma. ranzii*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* posee sobre su margen posterior y distal un surco profundo, interrumpido por una ligera prominencia antes de llegar a la parte lateral y luego reaparece al contactar la parte lateral; en *Ph. brasilianus* este surco es poco definido y somero.

El *trochanter femoris* en *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*, es bajo y limita con una *fossa trochanteris* poco notoria, lo que conforma una superficie articular continua hasta la base de la *facies articularis antitrochanterica*.

La *crista trochanteris* en *Ma. paranensis* y *Ma. ranzii* es más prominente respecto de aquellas de *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*.

Proximal a la inserción del *m. femorotibialis lateralis et intermedius* existe, en vista anterior, una profunda *fossa* en *Ma. paranensis* (MACN-PV 13299), *Ma. ranzii*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*; distal a ésta *fossa*, en *Ma. paranensis* presenta una prominencia más notoria que en el resto de especies. Sin embargo, el material MACN-PV 14363 asignado a *Ma. paranensis* presenta ambas estructuras ligeramente menos conspicuas. Por su parte en *Ph. brasilianus* dicha *fossa* y prominencia son poco conspicuas.

La inserción del *m. iliofemoralis internus* en vista medial, en *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es más alargada y profunda que en *Ph. brasilianus*.

Entre los materiales asignados a *Ma. paranensis*, en vista medial, MACN-PV 13299 presenta la superficie distal a la *facies articularis acetabularis* y proximal a la inserción del *m. iliofemoralis internus* elevada medialmente, como en *Ma. ranzii*, en tanto que en MACN-PV 14363 es una superficie más amplia y plana, similar a aquella de *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*.

Las *impresiones obturatoriae* son proporcionalmente similares en tamaño en *Ma. paranensis*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*, pero el sitio de inserción del *m. obturatorius medialis* es más profundo en *Ma. paranensis* que en las restantes especies. La inserción del *m. obturatorius lateralis* en *Ma. paranensis*, *An.*

anhinga y *An. melanogaster* se es anterior a la del *m. obturatorius medialis*, en cambio en *Ph. brasiliensis* es distal.

La inserción del *m. iliotrochantericus caudalis* en las anhingas es más corta, profunda y situada apenas más anteriormente en relación a *Ph. brasiliensis*; en *Ma. paranensis* y *Ma. ranzii* se presenta más amplia respecto de *An. anhinga* y *An. melanogaster*. En estas anhingas, distalmente a la inserción de este músculo se encuentran algo distanciadas entre sí la inserción del *m. iliotrochantericus medialis* y la del *m. iliotrochantericus cranialis*, esta última de mayor tamaño que la primera; en *Ph. brasiliensis*, la inserciones de ambos músculos coinciden en un mismo punto.

La inserción del *m. iliofemoralis externus* en las anhingas está próxima a las *impresiones obturatoriae*, es profunda y de mayor tamaño, comparado con *Ph. brasiliensis*.

La inserción del *m. ischiofemoralis* en las anhingas es prominente, robusta y algo desviada del eje próximo-distal; entre las anhingas, es más alargada en *Ma. paranensis* y *Ma. ranzii* que en *An. anhinga* y *An. melanogaster*. Por su parte, en *Ph. brasiliensis* a diferencia de las anhingas, ésta contacta proximalmente con la inserción del *m. iliofemoralis externus* y desde allí forma una cresta delgada que se extiende más distalmente sobre la cara posterior hasta la inserción del *m. caudofemoralis*.

La inserción del *m. caudofemoralis* es una pequeña prominencia circular que se encuentra sobre la *línea internus caudalis*. En *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii* y *Ph. brasiliensis* está menos desarrollada que en *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

La diáfisis en *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii*, *Ma. kiyuensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es más redondeada y grácil que la de *Ph. brasiliensis*; en esta última especie se encuentra ligeramente más aplanada medio-lateralmente.

El origen del *m. femorotibialis medialis* en su extremo distal forma sobre la cara medial de la diáfisis una superficie profunda y amplia, con un conspicuo reborde hacia su cara posterior en *Ma. paranensis* (MACN-PV 14363 y MLP-PV 88-IX-20-12) y *Ma. kiyuensis*, comparada con *An. anhinga* y *An. melanogaster*. En contraparte a los restantes materiales asignados a *Ma. paranensis*, el material MACN-PV 13299 presenta dicha superficie de inserción más somera.

El origen del *m. flexor perforati digiti IV* en las anhingas es más amplio y ligeramente más excavado que en *Ph. brasiliensis*.

El *sulcus patellaris* en *Macranhinga paranensis*, *Ma. kiyuensis*, *Anhinga anhinga* y *An. melanogaster* está menos marcado proximalmente, comparado con *Phalacrocorax brasilianus*. Entre los materiales asignados a *Ma. paranensis*, MLP-PV 88-IX-20-12 presenta este surco más profundo que en MACN-PV 14363 y MACN-PV 13299.

La *crista supracondylaris medialis*, origen del *m. flexor perforati digiti III*, en las anhingas comparadas es ligeramente menos prominente que en *Ph. brasilianus*. Entre los materiales asignados a *Ma. paranensis*, MACN-PV 13299 cuenta con esta prominencia más notoria que en MACN-PV 14363 y MLP-PV 88-IX-20-12.

La superficie proximal a la *fossa poplitea*, limitada por la parte distal de la *linea intermuscularis caudalis* y el *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis*, es más amplia y profunda en *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii* y *Ma. kiyuensis*, en relación a *An. anhinga* y *An. melanogaster*; en *Ma. kiyuensis* es proporcionalmente más profunda que en el resto de especies. En tanto que en aquella de *Ph. brasilianus* es reducida y profunda distalmente.

El origen del *m. flexor hallucis longus* forma una *fossa* circular ubicada proximal al *condylus lateralis* que en *Ma. paranensis* y *Ma. kiyuensis* es más amplia y profunda respecto de aquella de *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*.

La *impressio ligamentum cruciati cranialis* está excavada y situada más posteriormente entre los anhíngidos comparados que en *Ph. brasilianus*.

El *tuberculum m. gastrocnemialis lateralis* en *Ma. kiyuensis* y *Ma. ranzii* es prominente, alargado próximo-distalmente y en su borde lateral se forma un surco que sigue su extensión; en cambio en *Ma. paranensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*, es más bajo, tiene una forma más redondeada y no cuenta con un surco asociado; la posición de dicho tubérculo es coincidente entre estos anhíngidos, en cambio en *Ph. brasilianus* es más proximal. El material de *Ma. paranensis* MACN-PV 13299 presenta, proximalmente a este *tuberculum*, un surco longitudinal algo excavado; en cambio en MLP-PV 88-IX-20-12 es menos notorio.

El origen del *m. gastrocnemius pars lateralis* en *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii* y *Ma. kiyuensis* es más excavado que en *An. anhinga* y *An. melanogaster*; por su parte en *Ph. brasilianus* es menos excavado aún y se ubica más proximal que en estas anhingas.

En vista lateral, la diáfisis tiene la parte distal en las anhingas comparadas menos curvada posteriormente que en *Ph. brasilianus*.

El origen del *m. tibialis cranialis* ocupa la superficie disto-anterior del *condylus lateralis* del fémur y en *Ma. paranensis*, *Ma. kiyuensis*, *An. aninga* y *An. melanogaster* es de mayor dimensión que aquella de *Ph. brasiliensis*.

El *condylus lateralis* en *Ma. kiyuensis* y *Ph. brasiliensis* forma junto a la *crista tibiofibularis* un surco más marcado proximalmente, comparado con aquel de *Ma. paranensis*, *An. aninga* y *An. melanogaster*.

La *impressio ligamentum collateralis lateralis* en las aningas es más profunda que en *Ph. brasiliensis*.

El origen del *m. flexor perforans et perforatus digiti II* forma una considerable prominencia sobre el lateral del *condylus lateralis*, más importante en las aningas respecto de aquella de *Ph. brasiliensis*.

Tibiotarso

En *Aninga minuta*, la *crista patellaris* está menos cubierta medialmente por el área de inserción del *lig. patellae* respecto de *An. aninga*, *An. melanogaster* y *Phalacrocorax brasiliensis*.

La *fossa retropatellaris* en *Macraninga paranensis*, *An. minuta*, *An. aninga* y *An. melanogaster* es poco profunda comparada con aquella de *Ph. brasiliensis*.

El margen distal-lateral a la *facies articularis lateralis*, origen del *m. flexor hallucis longus* en *An. minuta*, *An. aninga* y *An. melanogaster* es ancho respecto de *Ph. brasiliensis*, en el cual es más delgado.

El origen del *m. popliteus* es ligeramente más amplio en *An. minuta*, *An. aninga* y *An. melanogaster* respecto de *Ph. brasiliensis*; en el ejemplar de *An. melanogaster* MHNT 1195 se encuentra la mayor profundidad de todos los materiales estudiados. Entre ejemplares de *An. aninga* puede variar esta superficie de profunda (e.g., MHNT 882) a más somera (e.g., MHNT 25).

El origen del *m. tibialis cranialis*, distal a la *incisura tibialis*, en las aningas comparadas es más extendido distalmente y alargado que en *Ph. brasiliensis*. Entre las aningas, en *Ma. paranensis* es somero y poco delimitado, mientras que en *An. minuta* más profundo y definido distalmente, en tanto que en *An. aninga* y *An. melanogaster* es profundo, pero menos delimitado distalmente.

La *facies gastrocnemialis* origen del *m. gastrocnemius, pars medialis* en *Ma. paranensis*, *An. minuta*, *An. aninga* y *An. melanogaster* es más amplia y

proporcionalmente más somera, mientras que en *Ph. brasiliensis* es más restringida y profunda; un ejemplar de *An. melanogaster* (MHNT 1195) presenta esta *facies* más profunda que en el cormorán. En *An. anhinga* esta *facies* varía desde profunda (e.g., MHNT 882, 924) a somera (e.g., MHNT 25).

El borde medial de la *facies articularis medialis*, origen del *m. gastrocnemius*, *pars intermedia*, es más amplio en *An. minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* que en *Ph. brasiliensis*.

Sobre el margen medial de la *fossa retropatellaris*, se ubica la inserción del *m. femorotibialis medialis*, en las anhingas comparadas es más alargada que en *Ph. brasiliensis*.

El origen del *m. plantaris* en *Ma. paranensis*, *An. minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* está más extendido distalmente que en *Ph. brasiliensis*.

La *crista cnemialis cranialis* en *Ma. paranensis* está más extendida distalmente en relación a la *impressio ligamentum collaterallis medialis*, en tanto que en *An. minuta*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* presentan un abrupto desarrollo proximal a dicha impresión. Además en *Ma. paranensis*, la parte proximal conservada de esta *crista* presenta un aspecto más triangular que en el resto de especies.

La *crista fibularis* es corta en las anhingas, mientras que en *Ph. brasiliensis* es más extensa.

El *sulcus intercnemialis*, origen del *m. extensor digitorum longus*, en *Ma. paranensis* está más excavado en su porción distal, especialmente sobre el margen de la *crista cnemialis cranialis*, comparado con *An. minuta*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

La *crista cnemialis lateralis* en *Ma. paranensis* es delgada y está más dirigida lateralmente, comparada con *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

La *impressio ligamentum collaterallis medialis* en *Ma. paranensis*, *An. minuta* y *Ph. brasiliensis* es reducida, poco prominente y se ubica más posteriormente que en *An. anhinga* y *An. melanogaster*. Aledañas a esta impresión, se observan las inserciones del *m. flexor cruris lateralis* y *m. flexor cruris medialis*, las cuales en *Ma. paranensis*, *An. minuta* y *Ph. brasiliensis* son poco conspicuas, en relación aquellas que se encuentran en las anhingas actuales.

El *condylus medialis* en *Ma. paranensis*, *An. minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* está menos desplazado disto-medialmente y en vista anterior la superficie articular proximal es más delgada que la distal, comparada con *Ph. brasiliensis*.

La *depressio epicondylaris medialis* en *Ma. paranensis* es más proximal, amplia y profunda proximalmente respecto de *An. minuta*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

El *sulcus extensorius* en *Ma. paranensis*, *An. minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* se ubica en posición medial y no incide completamente sobre la base del *condylus medialis*; en cambio en *Ph. brasiliensis* se encuentra desplazado hacia la zona lateral, incidiendo directamente sobre el *condylus*.

El *canalis extensorius* en *Ma. paranensis* y *An. melanogaster* está alargado antero-posteriormente, mientras que en *An. minuta*, *An. anhinga* y *Ph. brasiliensis* es ovalado.

El borde distal del *pons supratendineus* en *Ma. paranensis*, *An. minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* se encuentra más cercano a la parte proximal del *condylus lateralis*, en cambio en *Ph. brasiliensis* este borde está más distante a dicho *condylus*.

En vista anterior, la *incisura intercondylaris* tiene el borde distal en *Ma. paranensis*, *An. minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* más angosto y se desplaza hacia el *condylus lateralis*, a diferencia de *Ph. brasiliensis*.

El origen del *m. fibularis brevis* en *Ma. paranensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* deja sobre la parte proximal al *condylus lateralis* (*sulcus m. fibularis*), en vista anterior, un surco profundo y amplio, en tanto que en *Ph. brasiliensis* es solo algo marcado distalmente.

El *epicondylus medialis* en *Ma. paranensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es alto, en tanto que en *Ph. brasiliensis* es bajo.

El *condylus lateralis* en vista anterior tiene una concavidad proximal en las aningas más notoria que en *Ph. brasiliensis*.

La *depressio epycondylus lateralis* en las aningas es más excavada que en *Ph. brasiliensis*. Entre ejemplares de *Ma. paranensis*, es más profunda posteriormente en MLP-PV 88-IX-20-3, con respecto a MACN-PV 14378.

Tarsometatarso

La *crista medialis hypotarsi*, con un surco sobre el margen medial en *Macranhinga paranensis*, *Ma. chilensis* y *Anhinga anhinga* menos marcado que en *An. melanogaster*, mientras que en *Ph. brasiliensis* es menos notorio.

La *crista medialis hypotarsi*, en vista proximal, en *Ma. paranensis*, *An. aninga* y *An. melanogaster* posee la base ancha, con el margen medial perpendicular al ancho proximal, mientras que en *Ma. chilensis* está inclinada hacia el margen lateral respecto al ancho proximal y se extiende más posteriormente. Sin embargo, esta extensión posterior de dicha cresta que cuenta el material de *Ma. chilensis* se encuentra también en un espécimen de *An. aninga* (USNM 500869; Fig. 1P) figurado por Becker (1987). En *Ph. brasiliensis* esta *crista* es delgada, está inclinada hacia el margen lateral respecto al ancho proximal como en *Ma. chilensis* y se extiende como en *Ma. paranensis* y las aningas actuales.

La *crista medialis hypotarsi*, junto a la *crista intermediae hypotarsi* en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis* y *An. aninga*, conforma dos *sulcus hypotarsi* totalmente cerrados, en tanto que en *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*, solo queda delimitado el *sulcus* que se ubica más posteriormente (*sulcus* para el tendón del *m. flexor digitorum longus*); en vista posterior ambas crestas rematan en una superficie amplia y con forma subtriangular en *Ma. paranensis*, *An. aninga* y *An. melanogaster*, mientras que en *Ph. brasiliensis* es más alargada; entre ejemplares de *An. aninga*, puede variar el alargamiento distal de esta estructura, puesto que puede estar dirigida (*e.g.*, MHNT 882) o menos dirigida (*e.g.*, MHNT 25).

El origen del *m. flexor hallucis brevis*, ubicado en el margen medial de la *crista medianoplantaris*, se encuentra ligeramente más excavado en las aningas que en *Ph. brasiliensis*. Por otra parte, la superficie anterior de este músculo está inclinada más anteriormente en *Ma. chilensis* respecto de *Ma. paranensis*, *An. aninga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*. En el ejemplar de *Ma. paranensis* LACM 135356, el origen del *m. flexor hallucis brevis* está más definido en su parte dorsal y distal que en el resto de materiales de esta especie.

La *crista intermediae hypotarsi* en vista proximal se inclina por encima de la *crista lateralis hypotarsi* en *Ma. chilensis*, y sigue la inclinación que posee la *crista medialis hypotarsi*; en tanto que en *Ma. paranensis*, *An. aninga* y *An. melanogaster*, al igual que la otra cresta, se orienta perpendicularmente al ancho proximal.

El *sulcus* para el tendón del *m. flexor hallucis longus*, ubicado entre las *crista intermediae hypotarsi* y la *crista lateralis hypotarsi*, puede estar abierto como en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis* y *Ph. brasiliensis* o cerrado como en *An. melanogaster*; en *An. aninga* éste puede estar abierto (*e.g.*, MNHNP s/n° 1, MHNT 1039) o cerrado (*e.g.*, MHNT 882). Este *sulcus* entre los materiales asignados a *Ma. paranensis* puede caer

abruptamente hacia la zona de las *foramina vascularia proximalia* (MACN-PV 12291) o en cambio puede desembocar más suavemente (MACN-PV 13507); esta variación también existe entre ejemplares de *An. anHINGA*, ya que en MHNT 882 cae abruptamente, mientras que en MHNT 1039 es menos marcado distalmente.

La *cotyla medialis*, en las anHINGAS es cuadrangular, más somera y horizontal, en tanto que en *Ph. brasilianus* es oval, alargada, más profunda e inclinada. En vista anterior, *MacranHINGA paranensis* y *Ph. brasilianus* no tienen una pequeña prominencia inmediatamente distal, como se observa en *An. anHINGA* y *An. melanogaster*. Asimismo, el borde entre esta *cotyla* y la *fossa parahypotarsalis medialis* es amplio en *Ma. paranensis* y *Ma. chilensis* respecto de *An. anHINGA*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*.

La *fossa parahypotarsalis medialis* en las anHINGAS es marcada, mientras que en *Ph. brasilianus* es somera.

La *crista lateralis hypotarsi*, en vista proximal, en *Ma. paranensis*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* tiene una forma de tubérculo pediculado debido a que el surco medial es más profundo, en tanto que en *Ma. chilensis* es de base ancha y baja. Esta estructura en *An. anHINGA*, puede variar desde estrecha (*e.g.*, MHNT 882) a amplia (*e.g.*, MHNT 25); esto fue notado también por Worthy (2012).

Entre la *crista lateralis hypotarsi* y el *tuberculum m. fibularis brevis*, está el surco para el tendón del *m. fibularis longus*, el cual presenta en *An. anHINGA* una concavidad que las demás especies comparadas no poseen.

El *tuberculum m. fibularis brevis* es más reducido en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis* y *An. melanogaster*, comparado con aquel más prominente en *An. anHINGA* y *Ph. brasilianus*; entre ejemplares de *An. anHINGA* ésta puede ser más prominente (*e.g.*, MHNT 25) o menos prominente (*e.g.*, MHNT 924).

La *eminencia intercotylaris* en *Ma. paranensis* (MACN-PV 13507) es amplia en la base y posee una proyección proximal ligeramente mayor respecto de *An. anHINGA* y *Ma. chilensis*; sin embargo, en los ejemplares de *Ma. paranensis* LACM 135356 MACN-PV 12291 dicha *eminencia* tiene una proyección proximal mayor a aquella del holotipo. En vista anterior, esta estructura presenta una pequeña *fossa* sobre su base en el margen dorsal-lateral, de similares dimensiones en *Ma. paranensis* (MACN-PV 13507) y *Ma. chilensis*, en tanto que en LACM 135356 está reducida. Dicha *fossa*, en el material MACN-PV 12291, es más notoria que en el holotipo de *Ma. paranensis*; esta

variación se encuentra entre ejemplares de *An. anhinga*, puesto que en algunos es notoria (e.g., MHNT 882) y en otros es poco notoria (e.g., MHNT 25).

El *sulcus extensorius* en las anhingas es amplio respecto de *Ph. brasiliensis*. Entre las anhingas, el borde medial es más alto en *Ma. paranensis* y *Ma. chilensis*, respecto de *An. anhinga* y *An. melanogaster*. En este surco, cerca de las *foramina vascularia proximalia*, se inserta *m. tibialis cranialis* el cual deja una prominencia alargada más conspicua en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*, respecto de aquella de *Ph. brasiliensis*. Además, también en este surco se da el origen del *m. extensor brevis digiti IV* el cual deja sobre su parte distal un surco más somero en *Ma. paranensis* y *Ma. chilensis*, comparado con aquel de *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

La contextura de la diáfisis en vista anterior en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es robusta, en cambio en *Ph. brasiliensis* es más grácil. Entre ejemplares de *An. anhinga*, varía desde ligeramente robusta (e.g., MHNT 25) a menos robusta (e.g., MHNT 882).

En vista lateral, el borde lateral de la diáfisis en su porción medio-distal en el material de *Ma. paranensis* MACN-PV 12291 es recto y solo se asemeja a LACM 135356 en la parte distal; en tanto que en el holotipo de *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* este borde posee una suave curvatura continua hacia a la cara posterior. En *An. anhinga*, este borde en su porción proximal es variable, puesto que es ancho en MHNT 25, mientras que en MHNT 882 es más delgado.

El origen del *m. abductor digiti IV* en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*, es amplio en la parte media de la diáfisis y conforma una pared plana transversalmente a la misma, en tanto que en *Ph. brasiliensis* es más reducido y está inclinado respecto al plano transversal. Sin embargo, entre materiales de *Ma. paranensis* esta inserción varía, ya que en el holotipo y LACM 135356 esta inserción es más somera y la porción distal es menos amplia, comparada con MACN-PV 12291.

El *sulcus flexorius* se forma por la inserción del *m. adductor digiti II*. En *Ma. paranensis* y *Ma. chilensis*, al nivel proximal de la *crista plantaris lateralis*, se hace amplia y más profunda respecto de *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

En el material de *Ma. paranensis* MACN-PV 12291 las inserciones del *m. abductor digiti IV* y *m. adductor digiti II* dejan sobre la parte proximal del tarsometatarso un borde más excavado que en MACN-PV 13507. Esta variación

también se encuentra en *An. aninga*, puesto que en MHNT 25 está más profundo que en MNHNP s/n° 1 y MHNT 924.

La *cotyla medialis* tiene el borde anterior, en vista proximal, en *Ma. paranensis*, *An. aninga* y *An. melanogaster* está menos proyectado que en *Ph. brasiliensis*.

El origen del *m. extensor hallucis longus* en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis* y *Ph. brasiliensis* es amplio y medial con respecto a *An. aninga* y *An. melanogaster*. En MACN-PV 12291 la inserción de este músculo deja en su porción proximal una depresión más considerable que en MACN-PV 13507 y LACM 135356. El tendón que forma este músculo deja sobre el margen medial de la diáfisis una marca más amplia en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. aninga* y *An. melanogaster* que en *Ph. brasiliensis*; no obstante, este tendón en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* cruza sobre el borde medial de la diáfisis más distalmente respecto de las *tuberositas m. tibialis cranialis*, mientras que en *An. aninga* lo hace al nivel de estas *tuberositas*.

La *fossa supratrochlearis plantaris* en *Ma. chilensis* y *Ma. paranensis* (LACM 135356 y MACN-PV 12291) está más restringida al extremo distal; en cambio en el holotipo de *Ma. paranensis* es más plana y amplia.

Las *foramina vascularia distalia*, en vista anterior en *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii*, *Ma. chilensis* y *An. aninga*, muestran externamente dos perforaciones, mientras que en *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* solo exhibe una; en *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii* y *Ma. chilensis* la distancia entre estas *foramina* es menor que en *An. aninga*; en *An. aninga* puede variar, puesto que por ejemplo en el ejemplar MHNT 924 están más próximas que en MHNT 882. Por su parte, sobre el lado posterior, en *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii*, *Ma. chilensis*, *An. aninga* y *Ph. brasiliensis* tiene un *foramen* mientras que en *An. melanogaster* está cerrado.

La *fossa metatarsi I* es proporcionalmente más amplia en *Ma. paranensis* y *Ma. chilensis* que en *An. aninga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*; asimismo, en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. aninga* y *Ph. brasiliensis* es ligeramente más profunda y menos delimitada respecto de aquella de *An. melanogaster*.

La *trochlea metatarsi II*, en *Ma. paranensis*, *An. aninga* y *An. melanogaster* es robusta, está más desplazada medialmente y en vista distal, está situada algo menos posteriormente que la *trochlea metatarsi III*, comparada con *Ph. brasiliensis*. Entre las aningas, la *trochlea metatarsi II* en *Ma. paranensis* está menos dirigida distalmente y posee su superficie articular dorsal más ancha que en *An. aninga* y *An. melanogaster*;

asimismo, en vista posterior, *Ma. paranensis* cuenta con sus dos rebordes conspicuos y un surco paralelo al reborde medial, más marcado respecto a lo que ocurre en los restantes anhíngidos comparados, mientras que en *Ph. brasiliensis* este reborde es poco conspicuo y con el surco asociado somero.

La *trochlea metatarsi* II en MACN-PV 12291 y LACM 135356 a diferencia del holotipo de *Ma. paranensis*, se encuentra separada de la *trochlea metatarsi* III a una distancia mayor; además, en vista distal, la *trochlea metatarsi* II está más desplazada posteriormente que en el holotipo.

El origen del *m. abductor digiti* II, proximal a la *trochlea metatarsi* II, posee una superficie mayor en las anhingas que en *Ph. brasiliensis*.

La *trochlea metatarsi* III tiene un surco medial en *Ma. paranensis* (MACN-PV 13507) más amplio que en *An. anhinga* y *An. melanogaster*. En *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *Ma. ranzii* y *An. melanogaster*, en vista posterior, la superficie de articulación de dicha *trochlea* posee una forma más triangular comparada con *An. anhinga*. En vista anterior, aledaña a la parte proximal, se encuentra una concavidad de mayor tamaño en *Ma. paranensis* (MACN-PV 13507 y LACM 135356), *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* que en *Ma. chilensis* y *An. anhinga*, en tanto que en *Ma. ranzii* no está presente; en el material de *Ma. paranensis* MACN-PV 12291, esta concavidad es menos profunda. En *An. anhinga* esta concavidad puede ser conspicua (e.g., MHNT 25) o menos notoria (e.g., MHNT 882).

La *trochlea metatarsi* IV en *Ma. paranensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* está ubicada más anterior y retraída proximalmente con respecto a la *trochlea metatarsi* III, comparada con *Ph. brasiliensis*. El ancho de la *trochlea metatarsi* IV en *An. anhinga* en vista anterior puede variar de amplia (e.g., MHNT 1039) a menos amplia (e.g., MHNT 882).

Capítulo VI. Filogenia

Este capítulo contiene una reseña de los antecedentes filogenéticos en Anhingidae fósiles de América del Sur. Por último se describen los resultados, seguido por una discusión de estos y las conclusiones finales.

Antecedentes filogenéticos en anhingas fósiles de América del Sur

Para la anhingas de América del Sur, el único antecedente sobre las relaciones filogenéticas entre estas es aquel de Noriega y Alvarenga (2002): estos autores incluyeron a *Meganhinga chilensis*, *Macranhinga paranensis*, *Anhinga fraileyi*, un representante actual de la familia (*An. anhinga*) y como grupo externo, dos falacrocorácidos, *Phalacrocorax brasilianus* y *Ph. auritus* (Lesson, 1831). Estos autores analizaron una matriz de 21 caracteres: 17 del tarsometatarso, tres de la cintura pélvica+sinsacro y uno relacionado con la capacidad de vuelo. Obtuvieron un árbol de 31 pasos, con un árbol consenso que presentó un índice de consistencia de 77 y un índice de retención de 68. Dicho árbol mostró al clado *Ma. paranensis*+*An. fraileyi*, como hermano de *An. anhinga* y *Me. chilensis* situada más basal.

Resultados

La matriz construida con los taxones y sus codificaciones se encuentra en la Tabla 11. Tras el análisis filogenético se obtuvieron 15 árboles más parsimoniosos de 47 pasos (42 pasos considerando los siete caracteres no informativos). El árbol de consenso estricto (Figura 69) presenta un índice de consistencia de 0,632 y un índice de retención de 0,691.

<i>Mo. bassanus</i>	0010101110	1100200001	1111120
<i>Ph. brasiliensis</i>	1021011100	1111100101	1111122
<i>Ph. magellanicus</i>	1021011100	1111100101	1111122
<i>Ph. gaimardi</i>	1021011100	1111100101	1111122
<i>Le. bougainvillii</i>	1021011100	1111100101	1111122
<i>An. anhinga</i>	1111100110	1100001100	1000011
<i>An. melanogaster</i>	1011100110	1100010000	1010010
<i>Fr. magnificens</i>	0000211210	1100200002	1112030
<i>An. grandis</i>	??????????	????0?1000	1?00011
<i>Ma. chilensis</i>	??????????	??????1010	0110??1
<i>Ma. paranensis</i>	0010000001	1101011000	1110001
<i>Ma. ranzii</i>	??????????1	00????????	???????
<i>Ma. kiyuensis</i>	0000000101	00????????	???????

Tabla 11. Matriz elaborada a partir de la codificación de caracteres de la cintura pélvica+sinsacro, fémur, tibiotarso y tarsometatarso.

El clado A está conformado por el Sulidae (*Morus bassanus*), los Phalacrocoracidae (*Phalacrocorax brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus* y *Leucocarbo bougainvillii*) y los Anhingidae (*Macranhinga paranensis*, *Ma. ranzii*, *Ma. chilensis*, *Ma. kiyuensis*, *Anhinga grandis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*).

El clado B queda integrado por los representantes de Phalacrocoracidae (*Ph. brasiliensis*, *Ph. gaimardi*, *Ph. magellanicus*, *Le. bougainvillii*) y está soportado por cuatro sinapomorfías: 1) tibiotarso con *fossa retropatellaris* profunda; 2) tibiotarso con *sulcus intercnemialis* profundo; 3) tarsometatarso con *tuberculum m. fibularis brevis* prominente; 4) tarsometatarso con *foramen vascularia distale* externamente con dos *foramina* con distintos tamaños.

El clado C agrupa a los integrantes de Anhingidae y se sostiene por una sinapomorfía: 1) cintura pélvica+sinsacro con *cristae iliaca dorsalis* desarrolladas. Dentro de este clado, los Anhingidae fósiles de América del Sur (*Ma. paranensis*, *Ma. ranzii*, *Ma. chilensis*, *Ma. kiyuensis*) y *An. melanogaster* integran una politomía. *Macranhinga paranensis* cuenta con una autopomorfía: 1) cintura pélvica+sinsacro con *cristae dorsolateralis ilii* divergiendo posteriores al *foramen acetabuli*.

El clado D está constituido por *Anhinga grandis* y *An. anhinga*, y se soporta por una sinapomorfía: 1) tarsometatarso con el tendón del *m. extensor hallucis longus* cruzando proximal sobre el lado medial de la diáfisis. Por último, se halló una

autopomorfía para *An. aninga*: 1) tarsometatarso con *tuberculum m. fibularis brevis* prominente.

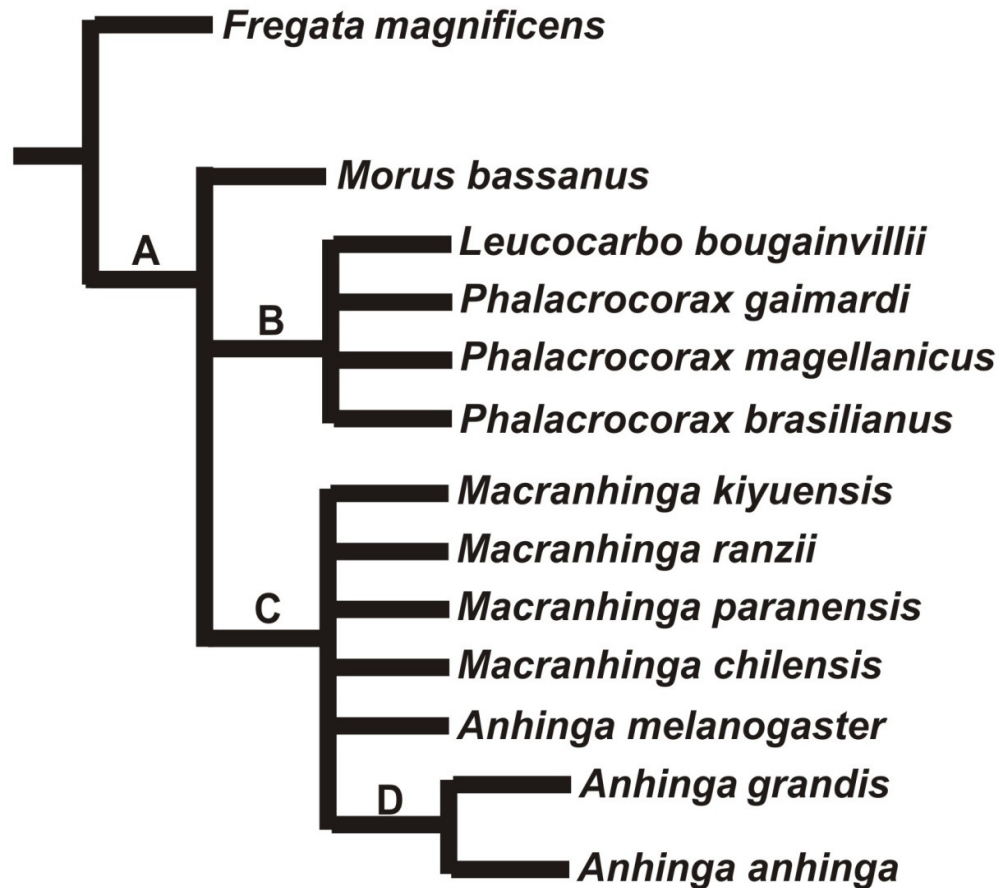


Figura 69. Árbol de consenso estricto obtenido del análisis filogenético.

Discusión

Los anhíngidos incluidos conforman un grupo monofilético, concordando con hipótesis previas (ver Capítulo I, Introducción); en este análisis, la relación de hermandad con Phalacrocoracidae no pudo ser reafirmada.

En la propuesta de Noriega y Alvarenga (2002), *Macranhinga chilensis* resulta basal en el clado de los Anhingidae, en tanto que en el presente trabajo queda indefinida dentro de una politomía integrada por anhingas extintas de América del Sur y una actual (*Anhinga melanogaster*).

Como Becker (1987) sugirió, se halló una relación entre *An. grandis* y *An. aninga*, aunque soportada por una única sinapomorfía.

Conclusiones

Los Anhingidae fósiles y actuales incluidos constituyen un grupo monofilético.

En el presente análisis, no se pudo definir un grupo entre *Macranhinga paranensis*, *Ma. ranzii*, *Ma. chilensis* y *Ma. kiyuensis*, puesto que estas conformaron una politomía con una anhinga actual, lo cual contrasta con la hipótesis que se planteó al respecto (ver Capítulo I, Introducción).

Anhinga grandis es más próxima a *Anhinga anhinga* que a las aningas extintas de América del Sur y *An. melanogaster*; esta última especie, constituye una politomía con *Macranhinga*, lo que rechaza la hipótesis que se planteó al respecto la monofilia de *Anhinga*.

Capítulo VII. Paleobiología de Anhingidae de América del Sur

Luego de realizar la revisión sistemática del grupo y de analizar las variaciones osteológicas en las distintas especies fósiles y actuales, resulta posible abordar estudios de tipo paleobiológico. En este capítulo se presentan cálculos de masas corporales y parámetros locomotores, estudios histológicos óseos y estudios morfométricos comparativos.

Introducción

Proporción de hueso cortical en aves

Para disminuir el peso, muchas aves voladoras presentan huesos invadidos por cavidades de aire. Esto ocurre principalmente en ave planeadoras o grandes aves voladoras (Owre, 1967). Este proceso no está asociado con la disminución de hueso trabecular, sino que tiende a reflejarse en la porción cortical (Fajardo *et al.*, 2007) y en los miembros afectan principalmente al húmero y fémur (Cubo y Casinos, 2000). No obstante, se encontró que a medida que aumenta la neumatización en un grupo de aves, también lo hace la masa corporal (Winkler, 1985; O' Connor, 2004). Además, el grado de neumaticidad que presentan está ligado al tipo vuelo que desarrollan (Gutzwiller, 2013). Por otra parte, las aves acuáticas que bucean tienden a reducir su neumaticidad, para buscar contrarrestar la flotabilidad y así conseguir un ahorro energético (Winkler, 1985). Entre estas, las anhingas tienen vértebras cervicales no neumatizadas superficialmente, y el húmero tanto superficial como internamente poco neumáticos, comparados con los cormoranes (Owre, 1967).

Los estudios de la proporción interna de los huesos se realizan mediante cortes de los huesos en la diáfisis o utilizan formas no destructivas como aquellas que ofrece la tomografía computada. Además la forma de la sección transversal de los huesos determina la capacidad de un hueso dado para resistir tensiones, ayuda a reducir el estrés y la tensión en virtud de las condiciones de carga (Simons *et al* 2011). Asimismo, el uso de los miembros puede generar patrones divergentes en las escalas de sus huesos (Gatesy, 1991). Combinaciones de estas características por ejemplo presentan las aves planeadoras como los anhíngidos, proceláridos, las cuales cuentan con cortos carpometacarpos y elementos de las alas de secciones transversales semicirculares que

sugieren una optimización para ofrecer una mayor resistencia a las cargas de torsión dorso-ventrales (Simons *et al* 2011).

Masas corporales en aves

La masa corporal es probablemente el atributo morfológico más importante de la ecología de las especies (LaBarbera, 1986) y está evolutivamente relacionada a factores bióticos como el tamaño del alimento consumido y su distribución (Clark, 1979). Por ejemplo, a las aves que bucean tener mayor densidad (peso/volumen) les contrarresta la flotación (Simpson, 1976), y les disminuye la fricción, por lo tanto se reduce la energía consumida, además que aumenta la proporción de pulmones respecto de su peso, lo que a su vez les incrementa el tiempo de buceo y les amplía el alcance en profundidad (Stonehouse, 1967). Debido en parte a estas características asociadas a la masa corporal, existe una considerable diversificación de esta variable entre especies, familias y órdenes de aves (Clark, 1973, tomado de Clark, 1979).

Estimación de masas corporales en fósiles

Existen formas de predecir masas corporales en aves extintas mediante reconstrucciones de estos organismos en vida o a través de medidas óseas (anchos, largos, circunferencias) correspondientes a elementos de ambas extremidades.

En el caso de las reconstrucciones, muchos autores elaboraron modelos a escala que buscan reproducir el aspecto en vida de animales extintos (*e.g.*, Alexander, 1985, 1989). Estos al sumergirse en agua (Bargo *et al.*, 2000), desplazan un volumen de agua que es equivalente a la masa corporal del fósil, lo cual sigue el Principio de Arquímedes. Sin embargo, este método necesita de una meticulosa reconstrucción de la anatomía del organismo y de la proporción de plumas respecto a la masa total. En esta tesis no se puede aplicar este método, puesto que ninguna de las especies presenta especímenes suficientemente completos como para ser reconstruido en su totalidad, por lo que en general se termina por optar por las medidas lineares para estimaciones de masa corporal.

Así distintas medidas del esqueleto de las aves se utilizaron como base para estimar masas corporales en aves extintas, ya que este sistema soporta el peso, participa en la locomoción y alimentación (Campbell y Marcus, 1992). No obstante, la separación de las funciones de soporte del esqueleto de las aves en roles locomotores y

alimenticios, resulta ser un problema al momento de desarrollar un método para calcular la masa corporal mediante elementos del esqueleto (Campbell y Marcus, 1992). En particular, aquellas pertenecientes al miembro posterior resultan más eficientes para estos cálculos, ya que este debe proveer el soporte sobre la tierra en bípedos como las aves. De estos elementos, el fémur resulta ser el óptimo ya que es una estructura conservadora y su principal función es el soporte corporal, mientras que el tibiotarso, si bien también cumple este rol, es más propenso a cambios morfo-funcionales (Campbell y Marcus, 1992). Del fémur, la circunferencia mínima de la diáfisis es la dimensión que más se ajusta a la masa corporal en aves (Campbell y Marcus, 1992).

Una simple estimación de la masa corporal de un ave extinta se puede lograr por extrapolación con especies actuales emparentadas de dimensiones similares, tal como hizo Becker (1987). Las especies fósiles sometidas a estudios paleobiológicos en esta tesis poseen tamaños mayores o menores que las especies actuales, por ende este procedimiento no puede ser aplicado en la mayor parte de los casos, a excepción de *An. hesterna*.

Otra opción es realizar estimaciones de masa a partir de ecuaciones en las que se asume que las proporciones entre los organismos cercanos son similares. Prange *et al.*, (1979) aplicó un método exclusivo para aves voladoras, deducido a partir de una regresión. Estos autores encontraron que el largo en milímetros del húmero al cuadrado es casi proporcional a su peso (en gramos). Sin embargo, Nudds (2007) consideró prematuros los resultados de este trabajo, ya que habría sido realizado a partir de una reducida muestra de tamaños y especies. Por otra parte, similares ecuaciones utilizaron la circunferencia del fémur (Amadon, 1947), el ancho distal del húmero (Martin y Mengel, 1975), combinaciones de medidas (Alexander, 1983), pero en todos estos casos se elevó a la potencia de 1/3. Esto se sustenta en que físicamente la superficie aumenta al cuadrado y el volumen al cubo, independientemente de sus tamaños (Rinderknecht y Noriega, 2002). Estas fórmulas se aplicaron tanto en especies voladoras (*e.g.* Martin y Mengel, 1975; Noriega, 2001) como no voladoras (*e.g.* Amadon, 1947; Alexander, 1983; Vezzosi, 2012). La forma de estimar la masa corporal de un organismo fósil es:

$$Mf = (Lf/La)^3 \times Ma$$

En esta “Mf” es la masa del fósil, “Ma” la masa del espécimen actual, “Lf” la medida en el fósil y “La” la medida en el espécimen actual. Este método fue cuestionado, debido que obtiene valores sobreestimados (Becker, 1987; Dickison, 2007)

y que la condición de isometría entre elementos de los miembros es rara en aves (Prange *et al.*, 1979). Debido a estos argumentos, este método no será aplicado en esta tesis.

Numerosos autores utilizaron ecuaciones alométricas para estimar masas corporales (*e.g.* Maloiy *et al.*, 1979; Anderson *et al.*, 1985; Livezey, 1989; Olmos *et al.*, 1996), con valores obtenidos de regresiones entre medidas óseas vs masas corporales. Se aplicaron a partir de dimensiones del miembro anterior (Olmos *et al.*, 1996) como del posterior (*e.g.* Maloiy *et al.*, 1979; Hertel y Campbell, 2007) e incluso del esqueleto axial (Senar y Pascual, 1997). Se debe tener presente que el tipo de regresión a elegir, puede tener un efecto importante sobre el modelo alométrico resultante (Rayner, 1985; Harvey y Pagel, 1991). En esta tesis, se aplicó el modelo I (LS, *least square*), para calcular las variables antes mencionadas. Este modelo es el más apropiado para predicciones ya que Dickison (2007: pág. 30) argumenta que “*the value for the independent variable might be hypothetical, in which case only variation in the y axis (the mass estimate) is of interest*”. Además es apropiada cuando tanto la variable independiente y dependiente estén sujetas a errores (Sokal y Rohlf, 1995).

Campbell y Marcus (1992) basados en resultados de Anderson *et al.* (1985), propusieron una fórmula alternativa de estimación de masas corporales en aves. Estos autores establecieron una ecuación derivada de una relación logarítmica (logaritmo de base 10) entre la menor circunferencia de la diáfisis del fémur o tibiotarso y masas corporales en el conjunto de datos analizados por ellos (incluye a 89 familias de aves) y discriminados en subgrupos taxonómica-morfológicamente determinados. Para estimar anhíngidos, se debe seleccionar aquellos datos del subgrupo “nadadores” (*swimmers*), el cual incluye también a Gaviidae, Podicipedidae, Spheniscidae, Phalacrocoracidae y Scolopacidae. Este método fue muy aceptado en el campo de la paleontología (*e.g.* Noriega, 2001; Alvarenga y Höfling, 2003), por lo cual fue también aplicado en el marco de esta tesis.

Antecedentes en anhingas fósiles

Martin y Mengel (1975) aproximó la masa corporal de *Anhinga grandis*, bajo el supuesto que la relación que presenta *An. anhinga* entre este parámetro y una medida del húmero se daría en esta especie fósil; de ésta fórmula obtienen un valor de 2,5 kg.

Becker (1987) consideró que este valor estaba sobrestimado y lo calculó a partir de la fórmula de Prange *et al.* (1979) y por comparación directa con *An.*

novaeollandiae por sus similitudes en tamaños, y obtuvo valores de 2,2 kg y 1,8 kg, respectivamente.

Noriega (2001) predijo la masa corporal de *Ma. paranensis* en 5,4 kg mediante el uso de distintas fórmulas, que requerían medidas del húmero y del fémur.

Rinderknecht y Noriega (2002) estimaron la masa corporal de *Gi. kiyuensis* en 25 kg, a partir de una relación indirecta entre medidas de la cintura pélvica y otras obtenidas de *Ma. paranensis*; este cálculo fue cuestionado posteriormente por Areta *et al.* (2007).

Areta *et al.* (2007) estimaron la masa corporal de un gran resto de anhueta, asignado provisoriamente como *Giganhinga*. Estos autores obtuvieron un valor de masa de 17,7 kg, bastante superior al que estos autores recalcularon para *Gi. kiyuensis* (12,8 kg). Asimismo, debido a que estas estimaciones están sujetas a una comparación con las anhetas actuales, sugirieron que estas podrían haber sobrestimado los valores reales.

Estudios miológicos en fósiles

Los tejidos blandos y matrices funcionales modifican sus áreas de influencia sobre los huesos (Witmer, 1995). De esta manera, indirectamente se puede asociar el desarrollo muscular con los modos de locomoción que desempeñan en los ambientes en los cuales habitan. Este tipo de apreciaciones son comunes en el ámbito de la paleontología y necesitan tener como referencia parientes actuales o en los casos en los que no se conozcan estos últimos, se los contrasta con análogos morfológicos.

Antecedentes en anhetas fósiles

Becker (1987) encontró que el tarsometatarso y el húmero de *An. grandis* poseían inserciones musculares menos marcadas que en *An. anhueta*, indicadoras de menor adaptación para perchar y escalar sobre vegetación, y de un vuelo planeado. Alvarenga (1995) consideró que ciertas características del tarsometatarso y la menor neummatización de la ulna de *Ma. chilensis*, reflejan buenas adaptaciones al buceo, una fuerte patada para propulsarse, como así también tenía la capacidad de posarse y trepar en la vegetación, semejante a los cormoranes. Noriega (2001) desarrolló un estudio paleobiológico de *Ma. paranensis* mediante inferencias miológicas del miembro posterior. Según este autor, esta especie desarrollaba un vuelo batido como el de los

falacrocorácidos, un buceo propulsado por una poderosa patada y buenas aptitudes para escalar y posarse sobre la vegetación.

Rinderknecht y Noriega (2002) en *Ma. kiyuensis* se basaron en el cintura pélvica+sinsacro para estimar que esta ave podía bucear a mayores profundidades, propulsada por una fuerte patada.

Hábitos locomotores

Dentro de los vertebrados, las aves fueron exitosas en gran parte por la diversidad de fisiologías, anatomías, comportamientos y ecologías que desplegaron (Jenkins, 1993). Las aves son los únicos tetrápodos vivientes con funciones locomotoras independientes en el miembro anterior y posterior (Butler, 1991; Jenkins, 1993), elevados niveles de integración osteo-muscular (Gatesy y Dial, 1996) y con una cola funcional en la locomoción (Gatesy y Dial, 1993). La adaptación a un estilo de forrajeo puede reflejar las presiones ambientales y limitaciones evolutivas que actúan sobre el organismo (Gatesy y Dial, 1996). La manera en que sobreviven en su medio depende de la relación entre su masa, propiedades de su aparato locomotor y densidad de los medios en los que se desenvuelven (Dial, 2003). Aquellas que se movilizan en el aire y agua, como las aningas y cormoranes, pueden presentar un estado de adaptación intermedio, que implicaría una pérdida de eficiencia como precio por adecuarse en el otro (Raikow *et al.*, 1988).

El vuelo a las aves les permite explotar nichos ecológicos no disponibles para animales terrestres, lo cual entre otras cosas les amplía sus ítems alimenticios y les facilita el alcance a sitios fuera del alcance de depredadores. Entre las aves actuales el límite de peso hasta el cual pueden volar es de 12-14 kg (Pennycuick, 1989). Las aves voladoras requieren gastar energía para generar fuerzas hacia abajo que soporten y eleven su cuerpo y hacia atrás que les permitan avanzar (Alexander, 1983) con un alto costo energético asociado (Norberg, 1996). La manera principal en que vuelan se evidencia en distintas adaptaciones morfológicas de sus alas e incluso sus colas, que a veces son en respuesta a los costos energéticos del vuelo. Por ejemplo, algunas aves alargan sus alas para ahorrar mediante el planeo o aprovechar mejor las corrientes ascendentes para alzar vuelo (Norberg, 1985; Rayner 1988; Rayner *et al.*, 2001). Durante el planeo, un ave no bate sus alas y progresivamente tiende a perder altitud o

velocidad. En cambio, aquellas aves que planean alrededor de corrientes ascendentes de aires pueden mantenerse o incluso aumentar la altitud, a través de ligeros ajustes en sus alas.

El medio acuático también les ha brindado a las aves numerosos recursos alimenticios, lo cual se ve reflejado en la diversidad de adaptaciones que presentan principalmente sus picos. Allí explotan todos los espacios que estos sitios posean ya sea las orillas, la superficie del agua e incluso hasta considerables profundidades. Para movilizarse en estos nichos adquieren distintas configuraciones anatómicas, para optimizar sus desempeños en estos. Por ejemplo, aquellas aves que buscan sus alimentos bajo la superficie del agua se propulsan generalmente mediante sus patas cortas y planas, o también lo hacen a través de sus alas modificadas como remos.

Para estudiar tanto los hábitos locomotores aéreos como acuáticos en aves fósiles se ha recurrido en esta tesis a hacer un estudio osteohistológico, inferencias de la musculatura asociada a la locomoción mediante correlatos óseos, usos de sus medidas lineares (morfometría linear) en métodos matemáticos (ecuaciones, proporciones e índices) o estadísticos (*e.g.*, regresiones lineares, ACP, correlaciones) o análisis de sus formas generales mediante morfometría geométrica, que también utilizan métodos estadísticos.

Parámetros alares

Las proporciones de los elementos de un miembro se vinculan con los tipos generales de locomoción: terrestre, aérea o acuática que desarrollan. Por ejemplo, los cambios en el poder de vuelo se manifiestan en incrementos o reducciones en las dimensiones del zeugopodio, luego en el autopodio y por último en el estilopodio (Gadow, 1902).

También para reflejar estas variaciones en las dimensiones se han propuesto índice y fórmulas. Entre estas la envergadura del ala (EA; *wing-span*) refleja el desempeño en el vuelo de las aves (Pennycuick, 2008). Esta, representa la distancia entre los extremos de las alas, completamente desplegadas. Este valor en aves fósiles se ha obtenido asumiendo que existen similares proporciones entre el húmero de la especie actual y la fósil emparentada, y que a su vez este elemento mantiene relación con el largo entre los extremos de las alas (Noriega, 2001).

El área del ala (S; *wing-area*) soporta la masa corporal de las aves, cuando planean (Pennycuick, 2008). Es el área proyectada (sobre la superficie plana) entre las

alas, incluyendo la porción del cuerpo presente entre ambas. Su importancia radica principalmente en el desempeño de las aves que planean, ya que esta se relaciona con la velocidad a la que se desplazan y el radio de giro mínimo al circular en las corrientes ascendentes de aires (Pennycuick, 2008). A partir de medidas óseas, la propuesta de Greenewalt (1975), fue empleada en paleontología (Noriega, 2001).

La carga alar (CA; *wing-loading*) se vincula con el tamaño del ala. Esta variable fue correlacionada con diferentes comportamientos de vuelo en las aves (Savile, 1957; Warham, 1977; Rayner, 1988). Cargas alares bajas (es decir, relativamente grandes alas) se asocian con velocidades de vuelo menores y disminución en la agilidad, pero genera una mejor maniobrabilidad y un mejorado desempeño de vuelo (Benton, 2005). A partir de restos óseos, este parámetro se calcula a través de la fórmula de Greenewalt (1975), la cual fue ampliamente utilizada en trabajos previos (*e.g.*, Noriega, 2001; Chatterjee *et al.*, 2007).

Antecedentes en anhingas fósiles

Mackness (1995) basado en la hipótesis de Alvarenga (1995), que sostenía que un carpometacarpo reducido es indicador de incapacidad de vuelo, argumentó que es probable que *An. malagurala* haya podido volar, puesto que esta especie poseía dicho hueso proporcionalmente semejante a aquel de *An. anhinga*.

Alvarenga (1995) basado en la comparación de medidas de la ulna y el carpometacarpo asignados a *Meganhinga chilensis* con las de *Anhinga anhinga*, sugirió que la especie fósil tuvo alas reducidas, propias de un ave incapaz de volar.

Campbell (1996) afirmó que las anhingas fósiles americanas poseían miembros con proporciones distintas a las de las actuales.

Noriega (2001) para estimar parámetros alares en *Macranhinga paranensis* (*wing-area*, *wing-span* y *wing-loading*), utilizó métodos de Greenewalt (1975).

Noriega (2002) determinó que *Ma. paranensis* tenía el miembro anterior más pequeño en relación al posterior, comparado con las proporciones de *An. anhinga*.

Noriega y Piña (2004) comentaron que las proporciones entre los elementos conocidos del ala de *Ma. paranensis* coincidían con las proporciones de *An. anhinga*. Sin embargo, el húmero por ellos estudiado presentaba una leve desproporción con respecto a los demás elementos, lo que les sugirió que podía pertenecer a un individuo de mayor tamaño o podría vincularse con la modalidad de vuelo batido inferida para la paleoespecie.

Soto-Acuña *et al.* (2013) notaron que el húmero de *Me. chilensis* mantenía las proporciones respecto del carpometacarpo asignado previamente, aunque la presencia de neumaticidad y de marcadas inserciones musculares les sugerían buenas aptitudes para volar, contradiciendo en parte el supuesto previo de Alvarenga (1995).

Determinaciones de morfotipos locomotores

Estudios de morfometría linear

Para estudiar las variaciones generales que han sufrido los elementos óseos según el hábito locomotor de las aves, se realizaron análisis de componentes principales a partir de medidas lineales de coracoides, húmeros, carpometacarpus, fémures y tibiotarsos.

Estudios de morfometría geométrica

Esta técnica permite analizar y reconocer diferencias en formas complejas, independientemente de aquellos componentes que no definen la geometría intrínseca del objeto. Diferencias en la forma podrían reflejar diferentes roles funcionales desempeñados por la misma estructura, la variedad de respuestas a las mismas presiones selectivas, como así también distintos procesos de crecimiento y morfogénesis.

Resultados

Masas corporales

En la tabla 12 se resumen los valores de masas corporales según los distintos métodos aplicados. Mediante el método 1 se calculó la masa corporal (Tabla 12) para *Macranhinga paranensis* a partir de dos fémures (MACN-PV 14363, MACN-PV 13299) y dos tibiotarsos (MLP-PV 88-IX-20-3, MACN-PV 12741), para *Ma. ranzii* mediante dos fémures (UFAC 3640, UFAC-4860), *Ma. kiyuensis* a través de un fémur (MACN-PV 12179) y *Anhinga minuta* desde el tibiotarso (UFAC-4720). Mediante el método 2 se calcularon las masas corporales mediante cinturas pélvicas+sinsacros, las cuales fueron una de *Ma. paranensis* (MLP-PV 88-IX-20-5), dos materiales indeterminados de Anhingidae (SGO-PV 4002, SGO-PV 4001-B) y una de *Ma. kiyuensis* (MNHN 1632). Por último, usando el método 3 solo se calculó para *An.*

hesterna mediante una vértebra (BMNH-A599). Además según cada uno de estos métodos también se calculó para *Anhinga anhinga* MNHNP s/n° 1 y *An. melanogaster* MHNT 1195, cuyos valores luego sirvieron de referencia y comparación; cabe señalar que en el caso del método 3, *An. anhinga* se contrastó con *An. melanogaster* para obtener el valor correspondiente y viceversa para el valor de *An. melanogaster*.

Para el método 2, se estimó la circunferencia del fémur (FCC) desde el ancho entre *antitrochanters* de la cintura pélvica+sinsacro (PSAA), puesto que esta medida obtuvo los valores más altos de correlación con el FCC (Tabla 13). Por su parte, los valores incluidos en la ecuación alométrica para estimar desde la medida de la cintura pélvica fósil el FCC que le correspondería, se encuentran incluidos en la regresión lineal cita en la figura 70.

Especies/materiales	Método 1		Método 2	Método 3
	FCC	TBCC	PSAA	VL
<i>Ma. paranensis</i>	5,6 ¹ /6,0 ²	8,2 ³ /8,2 ⁴	5,7 ⁵	---
<i>Ma. ranzii</i>	10,3 ⁶ /7,3 ⁷	---	---	---
<i>Ma. kiyuensis</i>	18,4 ⁸	---	49,8 ⁹	---
<i>An. hesterna</i>	---	---	---	1,6 ¹⁰
<i>An. minuta</i>	---	0,9 ¹¹	---	---
SGO-PV 4001-B	---	---	3,5 ¹²	---
SGO-PV 4002			4,9 ¹³	
<i>An. anhinga</i> (1,2kg)	1,4 ¹⁴	2,4 ¹⁵	1,5 ¹⁶	1,5 ¹⁷
<i>An. melanogaster</i> (1,7kg)	1,8 ¹⁸	2,5 ¹⁹	2,0 ²⁰	1,3 ²¹

Tabla 12. Masas corporales en kilogramos calculadas para las anhingas fósiles y actuales como base de comparación (se incluyen entre paréntesis los valores máximos de masas corporales de las anhingas actuales tomados de Dunning, 2007), mediante distintos métodos. 1, MACN-PV 14363 (35 mm); 2, MACN-PV 13299 (36 mm); 3, MLP-PV 88-IX-20-3 (33 mm); 4, MACN-PV 12741 (33,1 mm); 5, MLP-PV 88-IX-20-5 (13,8 mm); 6, UFAC 3640 (45 mm); 7, UFAC-4860 (39 mm); 8, MACN-PV 12179 (57 mm); 9, MNHN 1632 (85,0mm); 10, BMNH-A599 (23,5 mm); 11, UFAC-4720 (14 mm); 12, 11 mm; 13, 11,5 mm; 14-17, MNHNP S/N° 1 (FCC 20,0 mm, TBCC 20,5 mm, PSAA 32,9 mm, VL 21,7 mm); 18-21, MHNT 1195 (FCC 22,0 mm, TBCC 21,0 mm, PSAA 34,9 mm, VL 24,0 mm). Abreviaturas: **FCC**, circunferencia mínima del *corpus femoris*; **TBCC**, circunferencia mínima del *corpus tibiotalari*; **PSAA**, máxima longitud de la articulación del *antitrochanter* tomada media-lateralmente; **VL**, largo del *corpus vertebrae* medido a través de la línea media ventral, tomado entre las *facies articularis*.

	PSAV	PSLP	PSAP	PSAA	PSLA	PSAF	PSDF	FCC
PSAV	0	0,0076	0,0187	0,0221	0,0064	0,1056	0,0007	0,0067
PSLP	0,8132	0	0,0028	0,0079	0,0014	0,0272	0,0049	0,0056
PSAP	0,7549	0,8613	0	6,89E-05	0,0008	8,09E-05	0,0005	0,0001
PSAA	0,7417	0,8113	0,9533	0	3,25E-05	0,0015	0,0018	2,01E-05
PSLA	0,8229	0,8873	0,9033	0,9624	0	0,0171	0,0013	2,85E-05
PSAF	0,5745	0,7246	0,9511	0,8845	0,7612	0	0,0106	0,0067
PSDF	0,9069	0,8359	0,9127	0,8784	0,8893	0,794	0	0,0009
FCC	0,8202	0,8296	0,9418	0,9673	0,9638	0,82	0,8997	0

Tabla 13. Tabla de correlación entre medidas de la cintura pélvica+sinsacro y la circunferencia del fémur. Cintura pélvica+sinsacro: PSAV, ancho máximo del *corpus vertebrae* de la primera vértebra sinsacral; PSLP, longitud de la parte preacetabular; PSAP, ancho mínimo de la pelvis preacetabular; PSAA, ancho entre los extremos de los *processus antitrochanterici*; PSLA, máxima longitud de la articulación del *antitrochanter*; PSAF, ancho entre las *foramina acetabuli*; PSDF, diámetro interno del *foramen acetabuli*. Fémur: FCC, circunferencia mínima de la diáfisis del fémur.

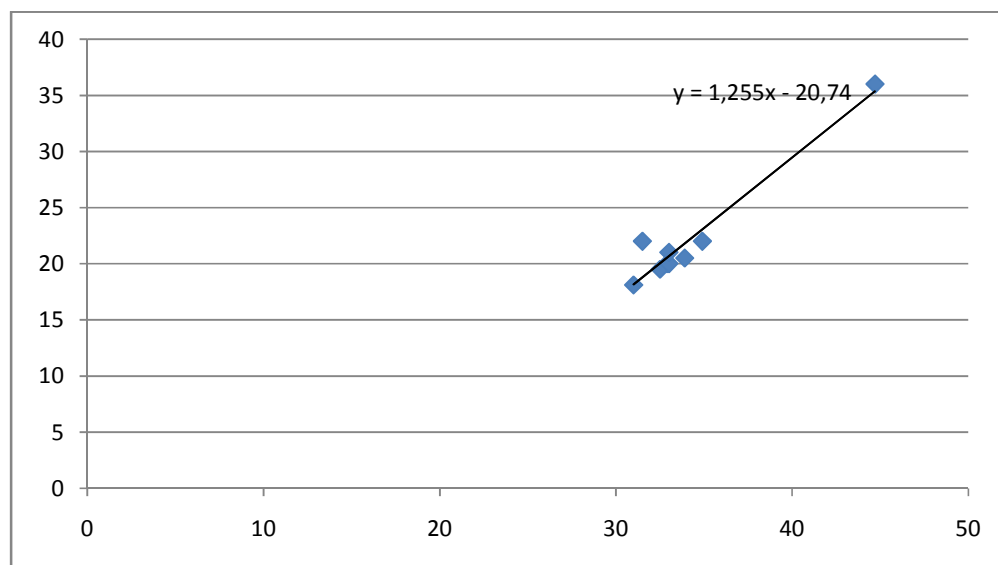


Figura 70. Regresión entre circunferencias de fémures y anchos entre *antitrochanters* de cinturas pélvicas+sinsacros de *Ma. paranensis* y anhingas actuales.

Discusión

Los valores obtenidos para *Macranhinga paranensis* (Tabla 12) mediante los fémures (MACN-PV 14363, MACN-PV 13299) y tibiotarsos (MLP-PV 88-IX-20-3, MACN-PV 12741) dan en promedio un valor de 7 kg, el cual es mayor a aquel

promedio de 5,4 kg obtenido de la misma manera por Noriega (2001); considerando que la circunferencia del fémur da valores de masas corporales más precisos (Campbell y Marcus, 1992), se opta por tomar como valor de base para *Ma. paranensis* al promedio entre los obtenidos por los fémures, es decir, 5,8 kg. Por su parte, el valor obtenido para la cintura pélvica+sinsacro de *Macranhinga paranensis* (MLP-PV 88-IX-20-5) a partir del método 2, es semejante a aquel de obtenido mediante fémures, posiblemente porque este material se incluyó en la regresión que sirvió de base de este método.

A partir de los fémures de *Ma. ranzii* (UFAC 3640, UFAC-4860) se estimó una masa corporal en promedio de 8,8 kg, la cual a su vez es un 34% mayor a la de *Ma. paranensis*.

Por su parte, el valor más alto de masa corporal para las anhingas estudiadas fue obtenido a partir de la cintura pélvica+sinsacro de *Macranhinga kiyuensis* (MNHN 1632), aunque teniendo como referencia lo que ocurre entre las anhingas actuales al calcular sus masas corporales mediante el mismo método, es factible suponer que este valor este sobreestimado; cabe señalar que Areta *et al.* (2007) a partir de este material calcularon un valor de masa corporal inferior (12, 8 kg). El valor obtenido a partir de la circunferencia del fémur de *Ma. kiyuensis* (MACN-PV 12741; 18,4 kg) sería más certero que aquel de la cintura pélvica; este valor obtenido para el fémur es mayor a aquel que Areta *et al.* (2007) obtuvieron mediante este mismo material (17,7 kg). De esta manera, *Ma. kiyuensis* respecto de *Ma. ranzii*, tendría una masa corporal un 52% mayor.

Entre las especies fósiles del género *Anhinga*, *Anhinga hesterna* sería una especie de talla próxima a *Anhinga melanogaster*, mientras que *An. minuta* tendría la menor masa corporal entre los Anhingidae conocidos (Tabla 12).

Por último, a partir de los materiales SGO-PV 4001-B y SGO-PV 4002, se obtuvieron masas corporales intermedias entre las mayores de las anhingas actuales y *Ma. paranensis* (Tabla 12). Debido a la semejanza morfológica entre ambas cinturas (ver Capítulo V, Variaciones morfológicas en Anhingidae), se puede considerar que pertenecerían a una especie que en promedio sería un 28% más chica que *Ma. paranensis*.

Hábitos locomotores

Parámetros alares

Los resultados de las ecuaciones e índices que predijeron parámetros del ala de *Anhinga minuta*, y de los materiales MLP-PV 88-IX-20-1 y SGO-PV 22212b se encuentran resumidos en la Tabla 14, al igual que el correspondiente a *An. anhinga*. Además en dicha tabla se encuentra detallado el largo de húmero que sirvió de base para extrapolar las respectivas envergaduras alares (EA).

Materiales/especies	HL (cm)	EA (cm)	S (cm ²)	CA (g/cm ²)
MLP-PV 88-IX-20-1	18,0*	166	1637	-
SGO-PV 22212b	12,0*	110	1514	-
<i>Anhinga minuta</i>	9,9	91,3	1067	0,84
<i>Anhinga anhinga</i>	13,0	120,0 ¹	1515 ¹	0,79 ²

Tabla 14. Parámetros alares calculados para el material MLP 88-IX-20-1, SGO-PV 22212b, *Anhinga minuta* y valores promedios de *An. anhinga*. El asterisco indica valores del largo del húmero estimados. 1, valores promedios a partir de datos de Owre (1967); 2, tomado de Orta (1992). Abreviaturas: **HL**, largo del húmero; **EA**, envergadura del ala; **S**, área del ala; **CA**, carga del ala.

El largo del húmero MLP-PV 88-IX-20-1 (180 mm) fue calculado mediante extrapolación directa a partir del extremo proximal de húmero MACN-PV 12747. Por su parte la longitud del húmero SGO-PV 22212b (120 mm) se calculó mediante una ecuación alométrica obtenida mediante una regresión simple entre longitudes y anchos distales de húmeros (Figura 71) usando ejemplares actuales de *An. anhinga* (MNHNP S/Nº 1, MACN 54828, MHNT 1039, 924, 25, 882) y *An. melanogaster* (MHNT 1210, 1195); de esta manera mediante el ancho distal del húmero de SGO-PV 22212b (14 mm) se obtuvo un valor de longitud para este elemento de 120 mm.

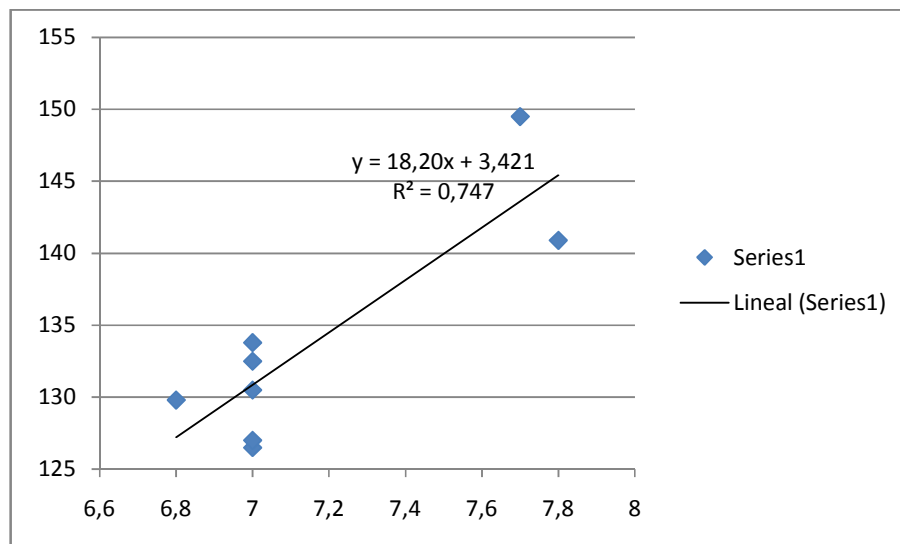


Figura 71. Regresión lineal simple entre el ancho distal del húmero y el largo del húmero (eje x e y respectivamente) y ecuación alométrica resultante.

Discusión

En la tabla 15 se muestra que SGO-PV 22212b tiene un área del ala coincidente con la de *Anhinga anhinga*, mientras que MLP-PV 88-IX-20-1 tiene un valor mayor, pero menor que aves planeadoras como *Sula sula* y *Morus bassanus*. Por su parte, *Anhinga minuta* posee un área menor que el resto de anHINGAS y a su vez es mayor que *Pterodroma lessonii* (Tabla 15).

Por su parte la carga alar calculada para *Anhinga minuta* es mayor a aquella de *Anhinga anhinga*, siendo más próxima a cigüeñas como *Leptoptilus crumenifer* (Tabla 15).

Especies	S (cm ²)	CA (g/cm ²)
<i>Anhinga minuta</i>	1067	0,84
MLP-PV 88-IX-20-1	1637	-
SGO-PV 22212b	1514	-
<i>Anhinga anhinga</i>	1515 ¹	0,79 ²
<i>Morus bassanus</i>	2900 ³	1,1 ³
<i>Sula sula</i> (Linnaeus, 1766)	1992 ³	0,5 ³
<i>Columba livia</i> Gmelin, JF, 1789	698 ³	0,63 ³
<i>Larus atricilla</i> (Linnaeus, 1758)	1207 ³	0,26 ³
<i>Oceanites oceanus</i> (Kuhl, 1820)	192 ³	2,2 ³
<i>Sturnus vulgaris</i> Linnaeus, 1758	192 ³	3,8 ³

<i>Fringilla coelebs</i> Linnaeus, 1758	102 ³	2,18 ³
<i>Thalassarche bulleri</i> (Rothschild, 1893)	2538 ⁴	1,22 ⁴
<i>Macronectes giganteus</i>	2846 ⁴	1,50 ⁴
<i>Fulmarus gracilis</i> (Linnaeus, 1761)	1056 ⁴	0,72 ⁴
<i>Puffinus puffinus</i> (Brunnich, 1764)	559 ⁴	0,76 ⁴
<i>Pterodroma lessonii</i> (Garnot, 1826)	815 ⁴	0,72 ⁴
<i>Otis tarda</i> Linnaeus, 1758	5728 ⁵	1,56 ⁵
<i>Branta canadensis</i>	2820 ⁵	2,01 ⁵
<i>Aquila chrysaetos</i> (Linnaeus, 1758)	6520 ⁵	0,72 ⁵
<i>Leptoptilus crumenifer</i> (Lesson, 1831)	8225 ⁵	0,86 ⁵
<i>Tetrao urogallus</i> Linnaeus, 1758	1412 ⁵	2,38 ⁵

Tabla 15. Comparación entre áreas del ala y cargas alares calculadas desde los fósiles y valores obtenidos de especies selectas. 1, tomado de Owre (1967); 2, tomado de Orta (1992); 3, tomado de Videler (2005; carga alar calculada mediante el cociente entre las masas corporales y el área del ala que brinda este autor); 4, Warham (1977); 5, Campbell y Tonni (1983).

Morfometría geométrica

Cintura pélvica+sinsacro. El gráfico de deformaciones o *relative warps* generado a partir de *landmarks* ubicados sobre cinturas pélvicas+sinsacros posee a las especies ocupando todo el morfoespacio (Figura 72). Como grupo destacable, existe una agrupación formada por *Cygnus olor*, *Anhinga melanogaster*, *Anhinga anhinga*, *Phalacrocorax auritus*, *Phalacrocorax magellanicus*, *Sula variegata* y *Macranhinga paranensis*; además se forma un grupo entre *Pelecanus onocrotalus* y *Bubuculus ibis*, mientras que las restantes especies incluidas en este análisis no forman grupos tan definidos como estos citados.

En el extremo positivo del componente principal 1 se halla *Fulica rufifrons* aislada del resto de especies; además, sobre la parte de valores positivos de este componente se hallan grupos reducidos, tales como aquel formado entre *Ramphastos toco*, *Phalacrocorax brasilianus* y *Caracara plancus*, o el integrado por *Athene cunicularia*, *Pelecanus onocrotalus* y *Bubuculus ibis*. Próximos al cero del componente 1 se integran *Chloeophaga picta*, *Stercorarius skua* y *Aramus guarauna*. A partir de los valores inferiores negativos del componente principal 1 se agrupan *Cygnus olor*,

Anhinga melanogaster, *Anhinga anhinga*, *Phalacrocorax auritus*, *Phalacrocorax magellanicus*, *Sula variegata*, *Macranhinga paranensis*, *Macronectes giganteus*, SGO-PV-4001-B, *Sterna hirundinacea*, *Morus bassanus*, *Tachyeres leucocephalus*, *Branta canadiensis*, *Podiceps major* y *Aechmophorus occipitalis*. Por último en el extremo de los valores negativos del componente principal 1, se agrupan las especies de *Pygoscelis* (*Py. adeliae* y *Py. papua*).

El componente principal 2, en el extremo positivo de valores se agrupan *Stercorarius skua*, *Penelope purpurascens* y *Tringa flavipes*. En la porción intermedia de valores positivos de este componente, se halla un gran grupo conformado por *Gavia stellata*, *Stercorarius skua*, *Macronectes giganteus*, *Aramus guarauna*, *Pelecanus onocrotalus*, *Bubuculus ibis*, *Nycticorax nycticorax*, *Rhynchotus rufescens* y *Larus dominicanus*. Por su parte, alrededor de los valores inferiores positivos se encuentra otro gran grupo integrado por *Fregata magnificens*, *Cygnus olor*, las aningas actuales (*Anhinga melanogaster* y *An. anhinga*), *Sula variegata*, los tres *Phalacrocorax* (*Ph. brasilianus*, *Ph. auritus* y *Ph. magellanicus*), *Macranhinga paranensis*, *Ramphastos toco* y *Fulica rififrons*. En la parte negativa de valores, próximos a 0, se hallan dos grupos, uno formado por *Morus bassanus* y *Chloephaga picta* y otro grupo más grande por *Pygoscelis papua*, *Branta canadiensis*, *Tachyeres leucocephalus*, *Crax fasciolata* y *Amazonetta brasiliensis*. Por último, entre los valores intermedios negativos se halla el par *Podiceps major* y *Oxyura jamaicensis* y el resto de especies ubicadas en la parte negativa no forman grupos claros.

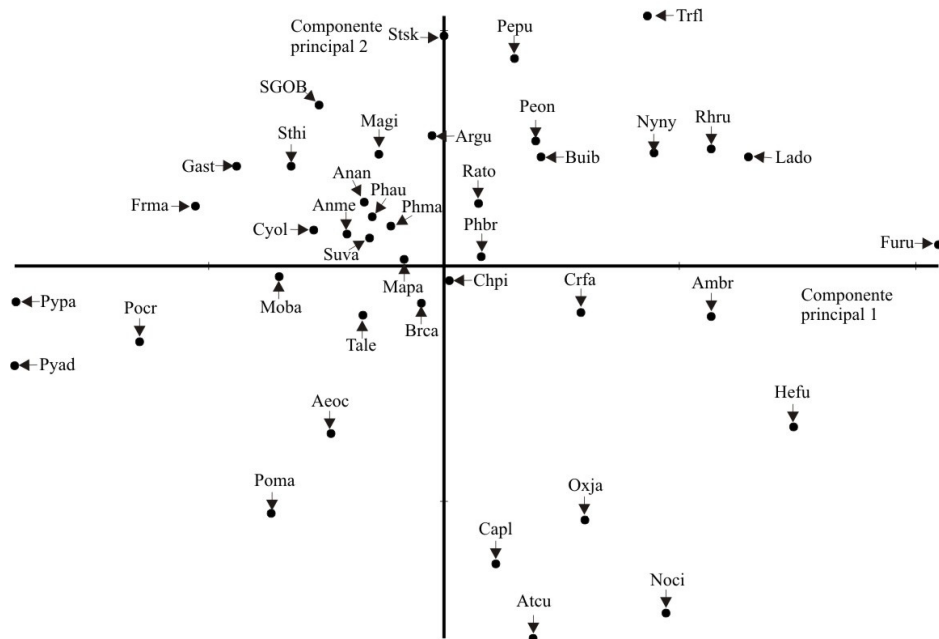


Figura 72. Análisis de deformaciones o *relative warps* realizado a partir de *landmarks* de la cintura pélvica+sinsacro entre anhingas fósiles y actuales y un grupo selecto de especies actuales. **Abreviaturas.** Pyad, *Pygoscelis adeliae*; Pypa, *Pygoscelis papua*; Pocr, *Podiceps cristatus*; Poma, *Podiceps major*; Moba, *Morus bassanus*; Aeoc, *Aechmophorus occipitalis*; Tale, *Tachyeres leucocephalus*; Brca, *Branta canadiensis*; Mapa, *Macranhinga paranensis*; Frma, *Fregata magnificens*; Gast, *Gavia stellata*; Cyol, *Cygnus olor*; Sthi, *Sterna hirundinacea*; SGOB, SGO-PV-4001-B; Suva, *Sula variegata*; Anan, *Anhinga anhinga*; Anme, *Anhinga melanogaster*; Magi, *Macronectes giganteus*; Phbr, *Phalacrocorax brasilianus*; Phau, *Phalacrocorax auritus*; Phma, *Phalacrocorax magellanicus*; Stsk, *Stercorarius skua*; Argu, *Aramus guarauna*; Rato, *Ramphastos toco*; Pepu, *Penelope purpurascens*; Peon, *Pelecanus onocrotalus*; Buib, *Bubuculus ibis*; Nyny, *Nycticorax nycticorax*; Trfl, *Tringa flavipes*; Rhru, *Rhynchotus rufescens*; Lado, *Larus dominicanus*; Furu, *Fulica rufifrons*; Chpi, *Chloephaga picta*; Capl, *Caracara plancus*; Atcu, *Athene cunicularia*; Oxja, *Oxyura jamaicensis*; Ambr, *Amazonetta brasiliensis*; Hefu, *Heliornis fulica*; Noci, *Nothoprocta cinerescens*; Crfa, *Crax fasciolata*.

Tarsometatarso. El análisis de deformaciones o *relative warps* elaborado mediante *landmarks* situados sobre tarsometatarsos muestra que las especies se hallan distribuidas principalmente a lo largo del componente principal 1 (Figura 73). La más destacada agrupación está integrada por *Nycticorax nycticorax*, *Larus dominicanus*,

Gavia stellata, *Chloephaga picta*, *Branta canadensis* y *Stercorarius skua*, con *Aramus guarauna* y *Penelope purpurascens* situados en las proximidades. Otros grupos lo forman *Amazonetta brasiliensis*, *Tachyeres leucocephalus* y *Phalacrocorax brasilianus*, al igual que aquel integrado por *Pelecanus onocrotalus*, *Macronectes giganteus* y *Cygnus olor*; además tres parejas de especies, una formada entre *Rhynchotus rufescens* y *Aechmophorus occipitalis*, otra integrada por *Sula variegata* y *Morus bassanus* y por último aquella conformada por *Anhinga anhinga* y *Macranhinga paranensis*. Distantes del resto de las especies se encuentran *Athene cunicularia*, *Caracara plancus* y *Fregata magnificens*.

Sobre el componente principal 1, entre los valores positivos intermedios se halla el grupo formado por *Anhinga anhinga*, *Macranhinga paranensis* y *Phalacrocorax auritus*, y en las cercanías de este grupo se hallan *Macranhinga chilensis* con valores superiores y *Caracara plancus* con valores inferiores. Más sobre los valores inferiores del componente principal 1, se halla un gran grupo formado entre *Athene cunicularia*, *Cygnus olor*, *Phalacrocorax brasilianus*, *Tachyeres leucocephalus*, *Macronectes giganteus*, *Heliornis fulica*, *Amazonetta brasiliensis*, *Pelecanus onocrotalus*, *Stercorarius skua*, *Podiceps major*, *Morus bassanus*, *Anhinga melanogaster* y *Sula variegata*. Por su parte, en la parte de valores negativos se hallan tres grupos; el grupo cercano a los valores superiores se forma entre *Sterna hirundinacea*, *Aechmophorus occipitalis*, *Rhynchotus rufescens* y *Aramus guarauna*; con valores intermedios hay dos grupos, uno está integrado por *Chloephaga picta*, *Branta canadensis* y *Podiceps cristatus* y el otro por *Bubuculus ibis*, *Nothoprocta cinerescens* y *Gavia stellata*; y por último cercanos al extremo negativo de valores se forma el grupo entre *Nycticorax nycticorax*, *Penelope purpurascens*, *Larus dominicanus* y *Crax fasciolata*. En el extremo negativo de valores del componente principal 1 se halla aislada *Tringa flavipes*.

En lo que al componente principal 2 respecta, cercano al extremo de valores positivos se hallan agrupados *Caracara plancus* y *Fregata magnificens*; entre los alrededores de los valores inferior, se halla un gran grupo integrado por *Tringa flavipes*, *Nycticorax nycticorax*, *Crax fasciolata*, *Larus dominicanus*, *Gavia stellata*, *Nothoprocta cinerescens*, *Sterna hirundinacea*, *Chloephaga picta*, *Branta canadensis*, *Aramus guarauna*, *Sula variegata*, *Morus bassanus*, *Heliornis fulica*, *Anhinga anhinga*, *Macranhinga paranensis* y *Macranhinga chilensis*. Por su parte, sobre los valores negativos del componente principal 2 se ubica otro gran grupo formado por *Bubuculus ibis*, *Podiceps cristatus*, *Rhynchotus rufescens*, *Aechmophorus occipitalis*, *Podiceps*

major, *Stercorarius skua*, *Amazonetta brasiliensis*, *Pelecanus onocrotalus*, *Tachyeres leucocephalus*, *Phalacrocorax brasilianus*, *Cygnus olor*, *Macronectes giganteus*, *Cygnus olor* y *Phalacrocorax auritus*. Por último, en el extremo de valores negativos se halla separada del resto de especies *Athene cunicularia*.

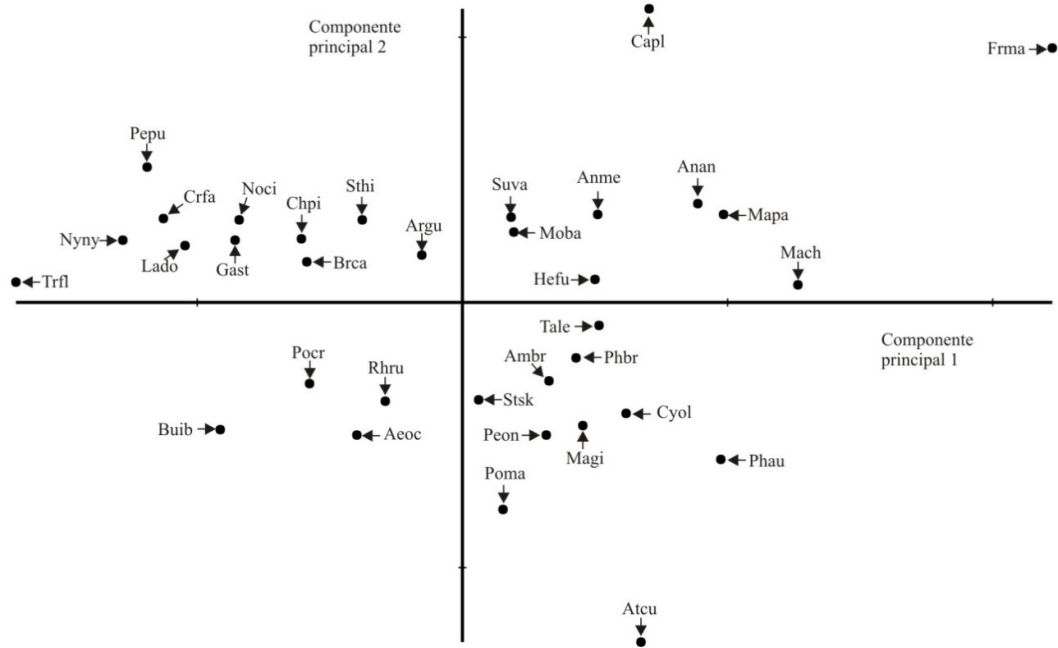


Figura 73. Análisis de deformaciones o *relative warps* realizado a partir de *landmarks* de tarsometatarsos de aningas fósiles y actuales y un grupo selecto de especies actuales. **Abreviaturas.** Pocr, *Podiceps cristatus*; Poma, *Podiceps major*; Moba, *Morus bassanus*; Aeoc, *Aechmophorus occipitalis*; Tale, *Tachyeres leucocephalus*; Brca, *Branta canadiensis*; Mapa, *Macranhinga paranensis*; Frma, *Fregata magnificens*; Gast, *Gavia stellata*; Cyol, *Cygnus olor*; Sthi, *Sterna hirundinacea*; Mach, *Macranhinga chilensis*; Suva, *Sula variegata*; Anan, *Anhinga anhinga*; Anme, *Anhinga melanogaster*; Magi, *Macronectes giganteus*; Phbr, *Phalacrocorax brasilianus*; Phau, *Phalacrocorax auritus*; Phma, *Phalacrocorax magellanicus*; Stsk, *Stercorarius skua*; Argu, *Aramus guarauna*; Rato, *Ramphastos toco*; Pepu, *Penelope purpurascens*; Peon, *Pelecanus onocrotalus*; Buib, *Bubuculus ibis*; Nyny, *Nycticorax nycticorax*; Trfl, *Tringa flavipes*; Rhru, *Rhynchotus rufescens*; Lado, *Larus dominicanus*; Furu, *Fulica rufifrons*; Chpi, *Chloephaga picta*; Capl, *Caracara plancus*; Atcu, *Athene cunicularia*; Oxja, *Oxyura jamaicensis*; Ambr, *Amazonetta brasiliensis*; Hefu, *Heliornis fulica*; Noci, *Nothoprocta cinerescens*; Crfa, *Crax fasciolata*.

Discusión

Tanto en el análisis de deformaciones o *relative warps* utilizando *landmarks* de la cintura pélvica+sinsacro como del tarsometatarso no se pudieron definir grupos que

reflejen hábitos locomotores particulares, por lo tanto no se pueden realizar inferencias paleobiológicas en los fósiles incluidos.

Morfometría lineal

Coracoides. A partir del análisis de componentes principales realizado con medidas de coracoides se retienen los dos primeros componentes principales, puesto que explican el 98% de la variación (Tabla 16). Se observa que las especies se encuentran ocupando la mayor parte del morfoespacio (Figura 74); los grupos formados están integrados por pocas especies, como por ejemplo *Rollandia rolland*, *Sterna hirundinacea* y *Tringa flavipes*, o aquel formado entre *Phalacrocorax brasilianus*, *Anhinga anhinga* y *Morus bassanus*, con el material fósil FCPV, *Sula leucogaster* y *Larus dominicanus* como especies próximas a este; llamativamente, *Anhinga melanogaster* quedó agrupado junto a *Penelope purpurascens*.

El primer componente principal, que explica el 93,93 %, permite distinguir varios grupos. Con valores próximos a 0,4 se encuentran *Fregata magnificens*, *Branta canadensis* y *Tachyeres leucocephalus*; entre valores cercanos a 0 y 0,32 se encuentra la mayor agrupación reflejada en este componente conformada por *Morus bassanus*, FCP-V-A-006, *Gavia stellata*, *Anhinga anhinga*, *Phalacrocorax brasilianus*, *Stercorarius skua*, *Anhinga melanogaster*, *Penelope purpurascens*, *Larus dominicanus*, *Sula leucogaster*; entre -0,5 y -0,14 se agrupan *Aechmophorus occipitalis*, *Oxyura jamaicensis*, *Ramphastos toco*, *Podiceps cristatus*; por último, con valores menores a -0,48 y mayores a -0,6 se integran *Rollandia rolland*, *Sterna hirundinacea* *Tringa flavipes* y *Athene cunicularia*. *Rhynchotus rufescens*, *Nothoprocta cinerescens* y *Columba picazuro* quedaron aisladas entre sí y de otros grupos mientras que ubicados también aislados se encuentra *Pelecanus onocrotalus* en el extremo positivo y a *Heliornis fulica* en el extremo negativo. Si bien todas las variables presentan una importante contribución a este componente, la variable COLS (longitud máxima de la *facies articularis sternalis*) es la que obtuvo mayor valor en este componente (Tabla 17).

De acuerdo al segundo componente principal, que explica el 4,56% de la variación (Tabla 16), también se discriminan varios grupos. Con valores que rondan los 0,16 se agruparon *Penelope purpurascens*, *Ramphastos toco* y *Anhinga melanogaster*. Entre 0,06 y 0 se agrupan *Sula leucogaster*, FCP-V-A-006, *Nothoprocta cinerescens*, *Athene cunicularia*, *Columba picazuro*, *Aechmophorus occipitalis*, *Phalacrocorax*

brasilianus, *Larus dominicanus*, *Morus bassanus*, *Pelecanus onocrotalus* y *Anhinga anhinga*; con valores entre 0 y -0,05 se aproximan *Heliornis fulica*, *Fregata magnificens*, *Podiceps cristatus* y *Stercorarius skua*. Otro grupo, situado entre los -0,06 y -0,10 queda conformado por *Rollandia rolland*, *Sterna hirundinacea*, *Tringa flavipes*, *Oxyura jamaicensis*, *Podiceps major* y *Branta canadiensis*, y próximo a estos se encuentra *Tachyeres leucocephalus*; con un valor que ronda los -0,15 se encuentra aislado *Gavia stellata*. Al igual que ocurrió en el componente principal 1, la variable COLS fue la que más aportó (longitud máxima de la *facies articularis sternalis*) con 0,62, seguido por la longitud medial del coracoides con 0,55 (Tabla 17).

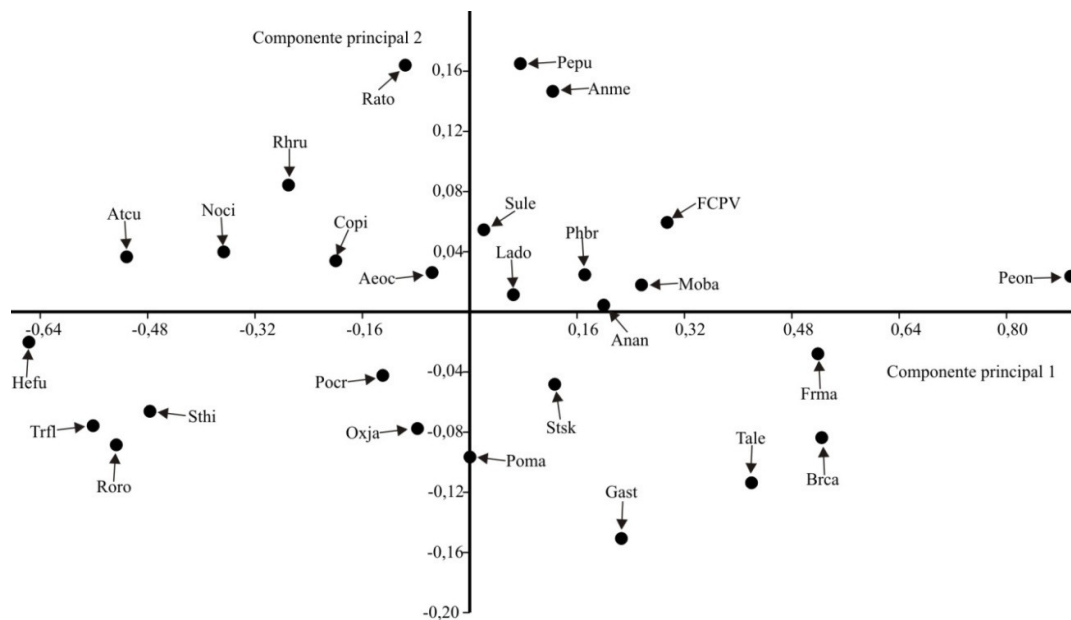


Figura 74. Análisis de componentes principales a partir de medidas de los coracoides. Abreviaturas: FCPV, FCP-V-A-006; Anan, *Anhinga anhinga*; Anme, *Anhinga melanogaster*; Phbr, *Phalacrocorax brasilianus*; Peon, *Pelecanus onocrotalus*; Hefu, *Heliornis fulica*; Frma, *Fregata magnificens*; Gast, *Gavia stellata*; Moba, *Morus bassanus*; Sule, *Sula leucogaster*; Brca, *Branta canadiensis*; Rato, *Ramphastos toco*; Copi, *Columba picazuro*; Atcu, *Athene cunicularia*; Roro, *Rollandia rolland*; Sthi, *Sterna hirundinacea*; Lado, *Larus dominicanus*; Trfl, *Tringa flavipes*; Stsk, *Stercorarius skua*; Pepu, *Penelope purpurascens*; Rhru, *Rhynchotus rufescens*; Noci, *Nothoprocta cinerescens*; Oxja, *Oxyura jamaicensis*; Tale, *Tachyeres leucocephalus*; Poma, *Podiceps major*; Pocr, *Podiceps cristatus*; Aeoc, *Aechmophorus occipitalis*.

PC	Eigenvalor	% varianza	% varianza acumulada
1	0,139936	93,93	93,93
2	0,00679356	4,56	98,49
3	0,00212559	1,42	99,91
4	0,00011507	0,07	100

Tabla 16. Eigenvalor, porcentajes de variación de cada componente principal y porcentajes acumulados del análisis de componente principal para los coracoides.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
COL	0,4898	0,4714	-0,09626	-0,727
COLM	0,4502	0,5565	-0,144	0,6833
COLV	0,5146	-0,2792	0,8086	0,05869
COLS	0,5408	-0,6246	-0,5623	0,03385

Tabla 17. Autovectores y autovalores resultantes del análisis de componentes principales para los coracoides.

Discusión

Sobre el coracoides se inserta musculatura involucrada principalmente en reposicionar el ala tras el batido y su morfología respondería principalmente al hábito aéreo, aunque también su rol es preponderante en las aves que se propulsan en el agua con las alas como los pingüinos. En lo que a hábitos locomotores aéreos respecta (e.g., vuelo batido, planeo), mediante las medidas incluidas en el análisis de componentes principales no es posible discriminar un grupo que represente a un hábito en particular, puesto que las especies que los representan están superpuestas en todo el gráfico.

Húmero. A partir del análisis de componentes principales realizado con medidas de húmeros se retienen los dos primeros componentes principales, puesto que explican el 97,84% de la variación (Tabla 18). En el gráfico del análisis de componentes principales (Figura 75) se observa que las especies se encuentran discriminadas principalmente sobre el componente principal 1 y existe mayor superposición sobre el componente principal 2. La agrupación más destacable producida por este análisis está integrada por *Anhinga anhinga*, *Phalacrocorax brasilianus*, *Gavia stellata*, *Anhinga*

melanogaster y *Larus dominicanus*; llamativamente, *Fregata magnificens* queda aislada del resto de especies.

Mediante el primer componente principal, que explica el 80,57%, es posible distinguir varios grupos. Con valores entre 0,25 y 0 se encuentra la mayor agrupación, conformada por *Sula leucogaster*, *Stercorarius skua*, *Tachyeres leucocephalus*, *Penelope purpurascens*, *Larus dominicanus*, *Anhinga melanogaster*, *Gavia stellata*, *Anhinga anhinga*, *Phalacrocorax auritus*, *Pygoscelis adeliae* y *Fregata magnificens*. Por su parte, *Podiceps major* queda cercano al grupo que se sitúa entre valores de -0,1 y -0,2, el cual está formado por *Anhinga minuta*, *Rhynchotus rufescens*, *Ramphastos toco*, *Aechmophorus occipitalis* y *Podiceps cristatus*. Por último se destaca el grupo que integran *Nothoprocta cinerescens*, *Athene cunicularia*, *Oxyura jamaicensis*, *Sterna hirundinacea* y *Tringa flavipes*, y el grupo ubicado entre -0,7 y -0,8, representado por *Heliornis fulica* y *Rollandia rolland*. Cabe señalar que todas las variables aportan a la variación, entre estas la más destacable es la longitud del húmero (HL; Tabla 19).

A través del segundo componente principal que explica el 17,27% de la variación, se distinguen cuatro grupos de especies. Entre los 0,12 y 0,15 se agrupan *Columba picazuro*, *Ramphastos toco* y *Penelope purpurascens*. En el rango comprendido entre 0 y 0,8 se forma un grupo entre *Heliornis fulica*, *Tringa flavipes*, *Athene cunicularia*, *Nothoprocta cinerescens*, *Rhynchotus rufescens*, *Tachyeres leucocephalus*, *Chloephaga picta*, *Branta canadensis* y *Pelecanus onocrotalus*. Con valores inferiores a 0 y hasta un valor de -0,13 aparece un gran grupo conformado por *Sterna hirundinacea*, *Oxyura jamaicensis*, *Anhinga minuta*, *Podiceps major*, *Phalacrocorax brasilianus*, *Anhinga anhinga*, *Phalacrocorax auritus*, *Gavia stellata*, *Larus dominicanus*, *Anhinga melanogaster*, *Stercorarius skua*, *Sula leucogaster*, MLP-PV-88-IX-20-1, *Morus bassanus* y *Cygnus olor*. Por último, con un valor inferior a -0,17 se encuentran agrupados *Podiceps cristatus*, *Rollandia rolland* y *Aechmophorus occipitalis*.

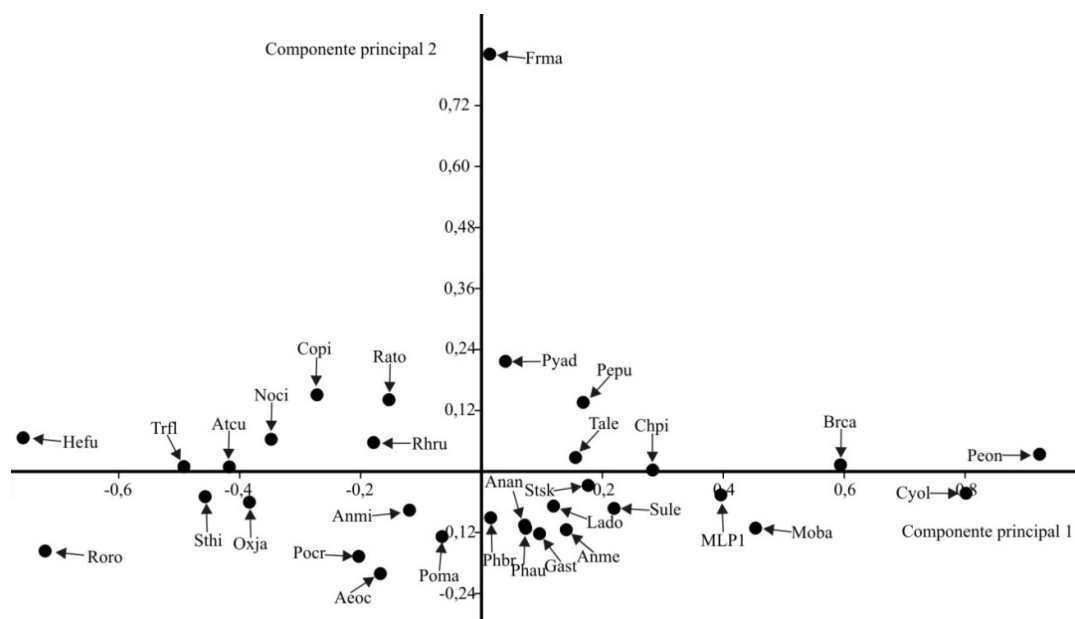


Figura 75. Análisis de componentes principales a partir de medidas de los humeros. Abreviaturas: MLP1, MLP-PV-88-IX-20-1; Anmi, *Anhinga minuta*; Anan, *Anhinga anhinga*; Anme, *Anhinga melanogaster*; Phbr, *Phalacrocorax brasilianus*; Peon, *Pelecanus onocrotalus*; Hefu, *Heliornis fulica*; Frma, *Fregata magnificens*; Gast, *Gavia stellata*; Moba, *Morus bassanus*; Sule, *Sula leucogaster*; Brca, *Branta canadensis*; Rato, *Ramphastos toco*; Pyad, *Pygoscelis adeliae*; Copi, *Columba picazuro*; Atcu, *Athene cunicularia*; Roro, *Rollandia rolland*; Sthi, *Sterna hirundinacea*; Lado, *Larus dominicanus*; Trfl, *Tringa flavipes*; Stsk, *Stercorarius skua*; Pepu, *Penelope purpurascens*; Rhru, *Rhynchotus rufescens*; Noci, *Nothoprocta cinerescens*; Oxja, *Oxyura jamaicensis*; Tale, *Tachyeres leucocephalus*; Cyol, *Cygnus olor*; Chpi, *Chloephaga picta*; Phau, *Phalacrocorax auritus*; Poma, *Podiceps major*; Pocr, *Podiceps cristatus*; Aeoc, *Aechmophorus occipitalis*.

PC	Eigenvalor	% varianza	% varianza acumulada
1	0,151092	80,57	80,57
2	0,0323903	17,27	97,84
3	0,00293375	1,56	99,4
4	0,00110334	0,58	99,98

Tabla 18 Eigenvalor, porcentajes de variación de cada componente principal y porcentajes acumulados del análisis de componente principal para los humeros.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
HL	0,5405	-0,8329	-0,02564	-0,1159
HAC	0,4877	0,3486	-0,7986	-0,05358
HAP	0,4781	0,1898	0,3215	0,795
HAD	0,4913	0,3857	0,5082	-0,593

Tabla 19. Autovectores y autovalores resultantes del análisis de componentes principales para los húmeros.

Discusión

El húmero contribuye en el largo del ala y le brinda a los mayores músculos del ala superficie de inserción. Como ocurrió con el ACP de coracoides, en este gráfico no es posible distinguir grupos de especies que representan a un hábito locomotor de vuelo mayoritario en particular, por ende no se pueden hacer inferencias paleobiológicas sobre locomoción en las anhingas fósiles.

Carpometacarpo. En el análisis de componentes principales generado desde medidas del carpometacarpo (Figura 76), es posible solo tomar los primeros, puesto que ambos explican el 96,61% de la variación (Tabla 20). En el gráfico de los dos primeros componentes principales, se observa cuatro destacables agrupaciones de especies; uno integrado por MLP-PV-88-IX-20-4 y *Chloephaga picta*; uno conformado por *Sula leucogaster*, *Anhinga melanogaster*, *Stercorarius skua* y *Gavia stellata*; otro por *Columba picazuro*, *Ramphastos toco* y *Rhynchotus rufescens*; y por último, el restante se forma con *Rollandia rolland* y *Heliornis fulica*. Cabe señalar que *Pygoscelis adeliae* se encuentra considerablemente distanciada del resto.

En lo que respecta al componente principal 1, que explica el 92,78% de la variación, se diferencian numerosas agrupaciones. La más importante de estas agrupaciones, situada entre 0,25 y 0,1, está conformada por *Penelope purpurascens*, *Tachyeres leucocephalus*, *Gavia stellata*, *Stercorarius skua*, *Anhinga melanogaster*, *Sula leucogaster*, *Anhinga anhinga* y *Larus dominicanus*. Aledaña a esta agrupación, con valores entre 0,3 y 0,4 se halla un grupo integrado solo por MLP-PV-88-IX-20-4 y *Chloephaga picta*. Sobre la parte negativa de valores, las agrupaciones más conspicuas se encuentran próximas entre sí; la situada entre valores de -0,2 y -0,3 se forma con *Ramphastos toco*, *Columba picazuro*, *Rhynchotus rufescens* y *Podiceps major*, mientras que entre -0,3 y -0,4 se halla el grupo formado por *Nothoprocta cinerescens*, *Sterna*

hirundinacea, *Podiceps cristatus* y *Aechmophorus occipitalis*. Del componente principal 1, todas las variables tienen considerables aportes (Tabla 21), siendo la longitud del carpometacarpo (CL) la que posee valores más altos.

El componente principal 2 explica solo un 3,83% de la variación (Tabla 20). Siguiendo este componente principal, se encuentra con un valor superior a 0,40 a *Pygoscelis adeliae*, quedando distanciado del resto de especies. Alrededor de 0,08 se halla el grupo formado por *Nothoprocta cinerescens*, *Penelope purpurascens* y *Sterna hirundinacea*. Entre valores de 0,06 y -0,02, se halla un grupo formado por *Ramphastos toco*, *Columba picazuro*, *Rhynchotus rufescens*, *Athene cunicularia*, *Heliornis fulica*, *Rollandia rolland*, *Oxyura jamaicensis*, *Podiceps major*, *Tachyeres leucocephalus*, *Fregata magnificens* y *Pelecanus onocrotalus*. Próximo a la anterior agrupación, se encuentran agrupados *Podiceps cristatus*, *Phalacrocorax brasilianus*, *Phalacrocorax auritus*, *Gavia stellata*, *Stercorarius skua*, *Anhinga melanogaster*, *Sula leucogaster*, *Chloephaga picta*, MLP-PV-88-IX-20-4, *Branta canadiensis* y *Cygnus olor*. Desde -0,08 hacia valores inferiores, se hallan especies más distanciadas entre sí.

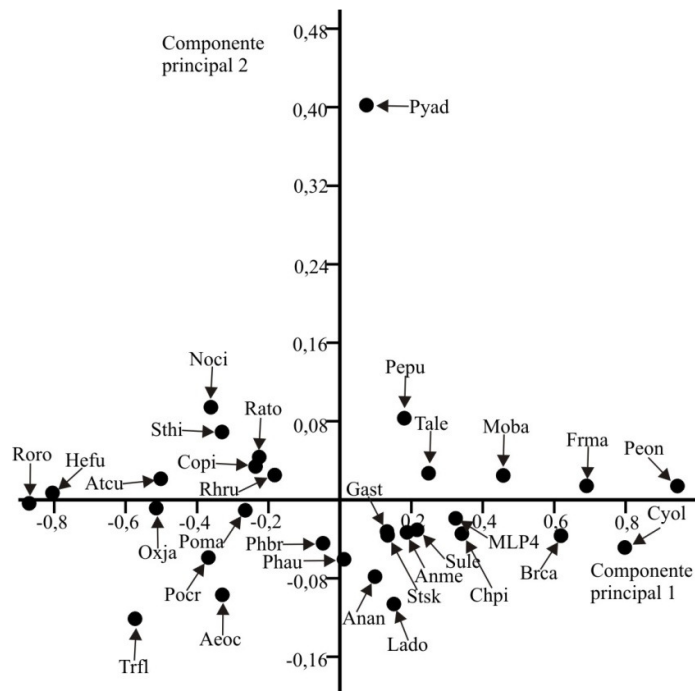


Figura 76. Análisis de componentes principales a partir de medidas de los carpometacarpos. Abreviaturas: MLP4, MLP-PV-88-IX-20-4; Anan, *Anhinga anhinga*; Anme, *Anhinga melanogaster*; Phbr, *Phalacrocorax brasilianus*; Peon, *Pelecanus onocrotalus*; Hefu, *Heliornis fulica*; Frma, *Fregata magnificens*; Gast, *Gavia stellata*; Moba, *Morus bassanus*; Sule, *Sula leucogaster*; Brca, *Branta canadensis*; Rato, *Ramphastos toco*; Pyad, *Pygoscelis adeliae*; Copi, *Columba picazuro*; Atcu, *Athene cunicularia*; Roro, *Rollandia rolland*; Sthi, *Sterna hirundinacea*; Lado, *Larus dominicanus*; Trfl, *Tringa flavipes*; Stsk, *Stercorarius skua*; Pepu, *Penelope purpurascens*; Rhru, *Rhynchotus rufescens*; Noci, *Nothoprocta cinerescens*; Oxja, *Oxyura jamaicensis*; Tale, *Tachyeres leucocephalus*; Cyol, *Cygnus olor*; Chpi, *Chloephaga picta*; Phau, *Phalacrocorax auritus*; Poma, *Podiceps major*; Poecr, *Podiceps cristatus*; Aeoc, *Aechmophorus occipitalis*.

PC	Eigenvalor	% varianza	% varianza acumulada
1	0,200505	92,78	92,78
2	0,00828788	3,83	96,61
3	0,00464935	2,15	98,76
4	0,0013582	0,62	99,38
5	0,00074573	0,34	99,72
6	0,00054073	0,25	100

Tabla 20. Eigenvalor, porcentajes de variación de cada componente principal y porcentajes acumulados del análisis de componente principal para los carpometacarpus.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Eje 5	Eje 6
CL	0,4482	-0,6012	-0,5989	-0,02209	0,28	0,009552
CAP	0,4391	-0,02709	0,1289	-0,4911	-0,5057	-0,5412
CAT	0,3843	-0,1147	0,2309	-0,04984	-0,3986	0,7902
CAC	0,3819	0,7165	-0,5003	0,2743	-0,1221	0,02012
CPC	0,3979	-0,1593	0,4518	0,7304	0,05436	-0,2752
CAD	0,3929	0,2932	0,3421	-0,3835	0,6993	0,08013

Tabla 21. Autovectores y autovalores resultantes del análisis de componentes principales para los carpometacarpus.

Discusión

El carpometacarpo, sitio de inserción de plumas remeras primarias, se relaciona principalmente con ajustes delicados del borde de ataque del ala. En el presente análisis, las especies que poseen hábitos locomotores semejantes no se encuentran agrupados, por ende no es posible hacer certeras inferencias paleobiológicas sobre los fósiles; si existe un notorio distanciamiento de *Pygoscelis adeliae*, debido a su morfología adaptada a propulsarse en el medio acuático con sus alas.

Fémur. El análisis de componentes principales resultó que los dos primeros componentes explican el 98,38% (Tabla 22), por ende solo fueron utilizados estos. El gráfico producto de este análisis (Figura 77) muestra que las especies se distribuyen mayormente a través del componente principal 1 (Figura 77); cabe señalar que *Gavia stellata* se encuentra separada del resto.

Siguiendo el componente principal 1, que explica el 93,89% de la variación (Tabla 22) se encuentran una serie de agrupaciones reducidas sobre la parte positiva de

este; ubicados en valores superiores a 0,64 se hallan *Pelecanus onocrotalus* junto a *Macranhinga ranzii*, mientras que alrededor de 0,48 se agrupan *Cygnus olor* con *Macranhinga paranensis*; en la parte media del componente se encuentran agrupados *Penelope purpurascens*, *Pygoscelis adeliae* y *Branta canadensis*; más próximos a 0,16 presenta un grupo conformado por *Tachyeres leucocephalus*, *Chloephaga picta*, *Morus bassanus* y *Fregata magnificens*, mientras que entre 0,05 y -0,16 existe un gran grupo integrado por *Anhinga anhinga*, *Anhinga melanogaster*, *Podiceps major*, *Sula leucogaster*, *Phalacrocorax auritus*, *Phalacrocorax brasilianus*, *Aechmophorus occipitalis*, *Stercorarius skua*, *Larus dominicanus*, *Podiceps cristatus*, *Nothoprocta cinerescens*, *Ramphastos toco* y *Rhynchotus rufescens*. Con valores intermedios en la parte negativa del componente principal 1 se hallan agrupados *Columba picazuro*, *Athene cunicularia* y *Oxyura jamaicensis*. Por último, cerca del extremo de valores negativos se hallan dos grupos reducidos, uno formado por *Tringa flavipes* y *Rollandia rolland* y al otro grupo lo conforman *Sterna hirundinacea* con *Heliornis fulica*. Todas las variables tienen importantes aportes sobre el componente principal 1, siendo la de mayor valor la profundidad de la diáfisis (Tabla 23).

A través del componente principal 2, que explica un 4,49% de la variación (Tabla 22) se puede distinguir un grupo con valores entre 0,06 y 0,09 integrado por *Columba picazuro*, *Ramphastos toco*, *Stercorarius skua*, *Nothoprocta cinerescens* y *Larus dominicanus*; próximo al anterior grupo, entre valores de 0,045 y -0,015 aparece un gran grupo conformado por *Tringa flavipes*, *Sterna hirundinacea*, *Athene cunicularia*, *Anhinga anhinga*, *Tachyeres leucocephalus*, *Chloephaga picta*, *Branta canadensis*, *Cygnus olor*, *Pygoscelis adeliae*, *Pelecanus onocrotalus*, *Anhinga melanogaster*, *Morus bassanus*; adyacente a este grupo y con valores que rondan entre 0,04 y 0,05 se hallan relacionados *Heliornis fulica*, *Rollandia rolland*, *Sula leucogaster*, *Oxyura jamaicensis*, *Fregata magnificens* y ambas macranhingas (*Macranhinga paranensis* y *Ma. ranzii*). Con valores entre -0,06 y -0,08 se agrupan *Podiceps cristatus*, *Phalacrocorax brasilianus* y *Phalacrocorax auritus*, mientras que con valores entre -0,10 y -0,12 aparecen relacionados *Podiceps major* con *Aechmophorus occipitalis*. Por último, cabe señalar que *Rhynchotus rufescens* se encuentra más cercano del valor más positivo, en tanto que *Gavia stellata* se ubica más cerca del extremo de valores negativos. Entre las variables utilizadas, la que más aporta sobre el componente principal 1 es el largo (Tabla 23).

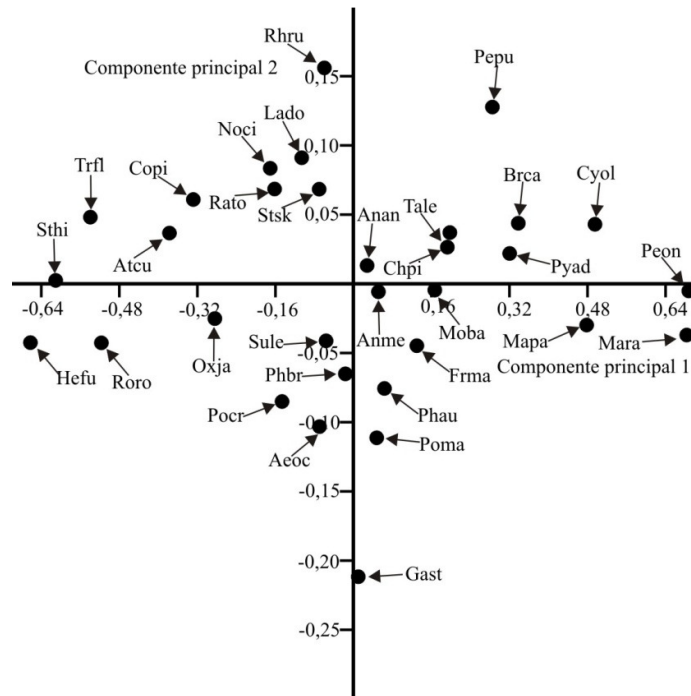


Figura 77. Análisis de componentes principales a partir de medidas de los fémures. Abreviaturas: Mapa, *Macranhinga paranensis*; Mara, *Macranhinga ranzii*; Anan, *Anhinga anhinga*; Anme, *Anhinga melanogaster*; Phbr, *Phalacrocorax brasilianus*; Peon, *Pelecanus onocrotalus*; Hefu, *Heliornis fulica*; Frma, *Fregata magnificens*; Gast, *Gavia stellata*; Moba, *Morus bassanus*; Sule, *Sula leucogaster*; Brca, *Branta canadensis*; Rato, *Ramphastos toco*; Pyad, *Pygoscelis adeliae*; Copi, *Columba picazuro*; Atcu, *Athene cunicularia*; Roro, *Rollandia rolland*; Sthi, *Sterna hirundinacea*; Lado, *Larus dominicanus*; Trfl, *Tringa flavipes*; Stsk, *Stercorarius skua*; Pepu, *Penelope purpurascens*; Rhru, *Rhynchotus rufescens*; Noci, *Nothoprocta cinerescens*; Oxja, *Oxyura jamaicensis*; Tale, *Tachyeres leucocephalus*; Cyol, *Cygnus olor*; Chpi, *Chloephaga picta*; Phau, *Phalacrocorax auritus*; Poma, *Podiceps major*; Pocr, *Podiceps cristatus*; Aeoc, *Aechmophorus occipitalis*.

PC	Eigenvalor	% varianza	% varianza acumulada
1	0,117686	93,89	93,89
2	0,00562823	4,49	98,38
3	0,00108922	0,86	99,24
4	0,00093463	0,74	100

Tabla 22. Eigenvalor, porcentajes de variación de cada componente principal y porcentajes acumulados del análisis de componente principal para los fémures.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
FL	0,4629	0,8681	-0,1754	0,03693
FAP	0,4598	-0,2749	0,03081	0,8438
FPC	0,5440	-0,3980	-0,6187	-0,4035
FAC	0,5275	-0,1117	0,7652	-0,3518

Tabla 23. Autovectores y autovalores resultantes del análisis de componentes principales para los fémures.

Discusión

El fémur en las aves desempeña principalmente el rol de proveer el soporte cuando las aves se encuentran sobre la tierra. El análisis de componentes principales hecho a partir de medidas del fémur no permite distinguir grupos vinculados con ciertos hábitos locomotores, por ende no es posible hacer inferencias paleobiológicas en las especies fósiles.

Tibiotarso. En el análisis de componentes principales mediante medidas del tibiotarso las especies se encuentran separadas mayormente por el componente principal 1 (Figura 78). Se estudiaron los dos primeros componentes, puesto que explican aproximadamente un 98% de la variación (Tabla 24).

Mediante el componente principal 1, que explica el 85,86% de la variación, se pueden distinguir varios grupos. Con valores que rondan entre los valores de 0,10 y 0,18 se halla un grupo formado entre *Anhinga melanogaster*, *Morus bassanus*, *Podiceps major* y *Gavia stellata*; próximo al anterior grupo se encuentran relacionados *Anhinga anhinga* y *Phalacrocorax auritus*. Entre 0,05 y -0,08 se agrupan *Aechmophorus occipitalis*, *Larus dominicanus*, *Phalacrocorax brasilianus*, *Sula leucogaster*, *Fregata magnificens*, *Pygoscelis adeliae*, *Rhynchotus rufescens*, *Stercorarius skua* y *Podiceps cristatus*. Por último, también cabe destacar el grupo ubicado alrededor de los 0,50 que forman *Tringa flavipes* y *Rollandia rolland*. Respecto de las variables utilizadas, todas aportan valores altos, siendo la profundidad de la diáfisis la que mayor aporta (Tabla 25).

Por su parte el componente principal 2, explica el 12,19% de la variación y permite distinguir varios grupos de especies. Con valores entre 0,10 y 0,15 se encuentra

el grupo formado por *Larus dominicanus*, *Podiceps cristatus*, *Aechmophorus occipitalis* y *Podiceps major*. Con valores menores a 0,08 y mayores que -0,05 aparece un gran grupo integrado por *Sterna hirundinacea*, *Rollandia rolland*, *Columba picazuro*, *Athene cunicularia*, *Nothoprocta cinerescens*, *Oxyura jamaicensis*, *Anhinga minuta*, *Phalacrocorax brasilianus*, *Stercorarius skua*, *Rynchotus rufescens*, *Anhinga anhinga*, *Phalacrocorax auritus*, *Anhinga melanogaster*, *Morus bassanus*, *Macranhinga paranensis*, *Pelecanus onocrotalus*, *Cygnus olor*, *Gavia stellata*, *Chloephaga picta*, *Tachyeres leucocephalus*, *Penelope purpurascens* y *Branta canadiensis*. Próximo a este anterior grupo, se encuentra otro integrado por *Heliornis fulica*, *Fregata magnificens* y *Sula leucogaster*. Por último, notoriamente separado del resto de especies se encuentra *Pygoscelis adeliae*, ubicado en alrededor 0,73. La variable que explica la mayor parte de la variación sobre el componente principal 2 es la longitud (Tabla 25).

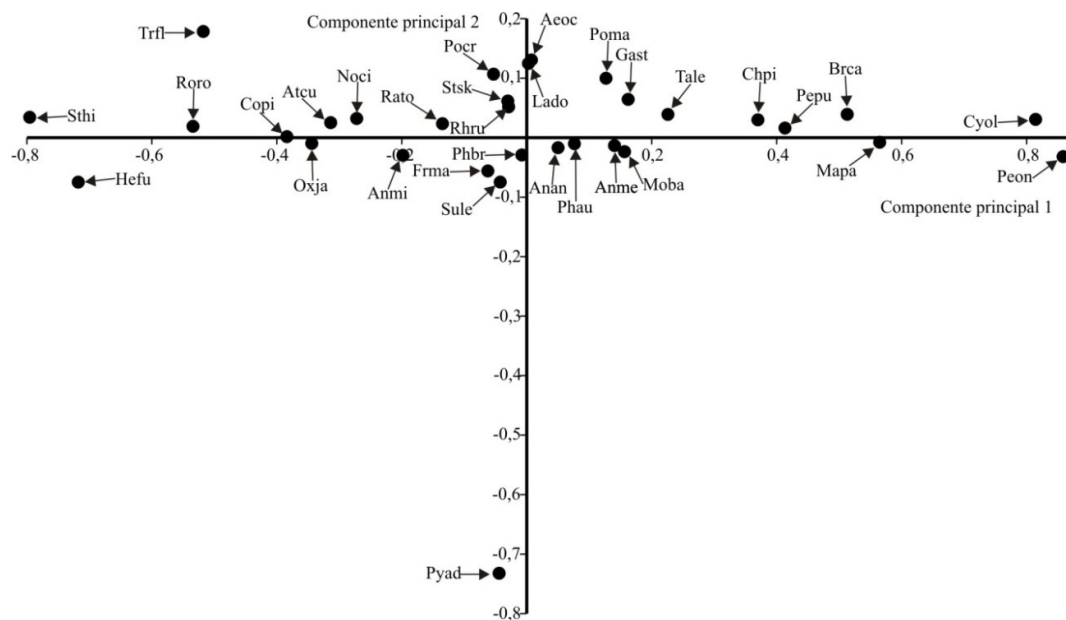


Figura 78. Análisis de componentes principales a partir de medidas de los tibiotarsos. Abreviaturas: Mara, *Macranhinga paranensis*; Anan, *Anhinga anhinga*; Anme, *Anhinga melanogaster*; Phbr, *Phalacrocorax brasilianus*; Peon, *Pelecanus onocrotalus*; Hefu, *Heliornis fulica*; Frma, *Fregata magnificens*; Gast, *Gavia stellata*; Moba, *Morus bassanus*; Sule, *Sula leucogaster*; Brca, *Branta canadiensis*; Rato, *Ramphastos toco*; Pyad, *Pygoscelis adeliae*; Copi, *Columba picazuro*; Atcu, *Athene cunicularia*; Roro, *Rollandia rolland*; Sthi, *Sterna hirundinacea*; Lado, *Larus dominicanus*; Trfl, *Tringa flavipes*; Stsk, *Stercorarius skua*; Pepu, *Penelope purpurascens*; Rhru, *Rhynchotus rufescens*; Noci, *Nothoprocta cinerescens*; Oxja, *Oxyura jamaicensis*; Tale, *Tachyeres leucocephalus*; Cyol, *Cygnus olor*;

Chpi, *Chloephaga picta*; Phau, *Phalacrocorax auritus*; Poma, *Podiceps major*; Pocr, *Podiceps cristatus*; Aeoc, *Aechmophorus occipitalis*.

PC	Eigenvalor	% varianza	% varianza acumulado
1	0,149879	85,86	85,86
2	0,0212839	12,19	98,05
3	0,0016168	0,92	98,97
4	0,00118327	0,67	99,64
5	0,00059943	0,34	100

Tabla 24. Eigenvalor, porcentajes de variación de cada componente principal y porcentajes acumulados del análisis de componente principal para los tibiotarsos.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Eje 5
TBL	0,4085	0,9088	-0,05914	-0,04862	-0,03619
TBAP	0,417	-0,1336	-0,05001	0,526	0,7274
TBPC	0,487	-0,2897	-0,682	-0,46	-0,04661
TBAC	0,4796	-0,19	0,7241	-0,4528	0,06738
TBAD	0,4383	-0,1901	0,06811	0,5516	-0,6803

Tabla 25. Autovectores y autovalores resultantes del análisis de componentes principales para los tibiotarsos.

Discusión

Al igual que ocurre con todos los demás elementos estudiados mediante medidas lineales, el análisis de componentes principales de tibiotarso no posibilitó discriminar las especies según sus hábitos locomotores, por ende, no permitió hacer inferencias paleobiológicas en las anhingas fósiles.

Estudios osteohistológicos

Los estudios osteohistológicos realizados en *Macranhinga paranensis* en cintura pélvica y miembro posterior, y en elementos del ala de anhíngidos indeterminados (Figura 79) permitieron extraer diferentes resultados particulares.

En *Ma. paranensis* al nivel de las *foramina acetabuli* de la cintura pélvica+sinsacro (MLP-PV 88-IX-20-5) y las diáfisis del fémur (MACN-PV 14363) y tarsometatarso (MACN-PV 12281) se observa que el hueso cortical es más engrosado

que en *Anhinga anhinga* y *Phalacrocorax brasilianus*; en estas especies actuales estos engrosamientos son comparables entre sí. En el fémur de *Ma. ranzii* (MACN-PV 14371) y de *Ma. kiyuensis* (MACN-PV 12179) se ven engrosamientos del hueso cortical semejante a aquel presente en el fémur de *Ma. paranensis*.

En el húmero MLP-PV-88-IX-20-1 y *An. anhinga* los engrosamientos corticales son proporcionalmente más anchos respecto de *Ph. brasilianus*. En el carpometacarpo MLP-PV-88-IX-20-4 el engrosamiento de la parte proximal de la diáfisis es ligeramente mayor respecto de *An. anhinga* y aún más que en *Ph. brasilianus*.

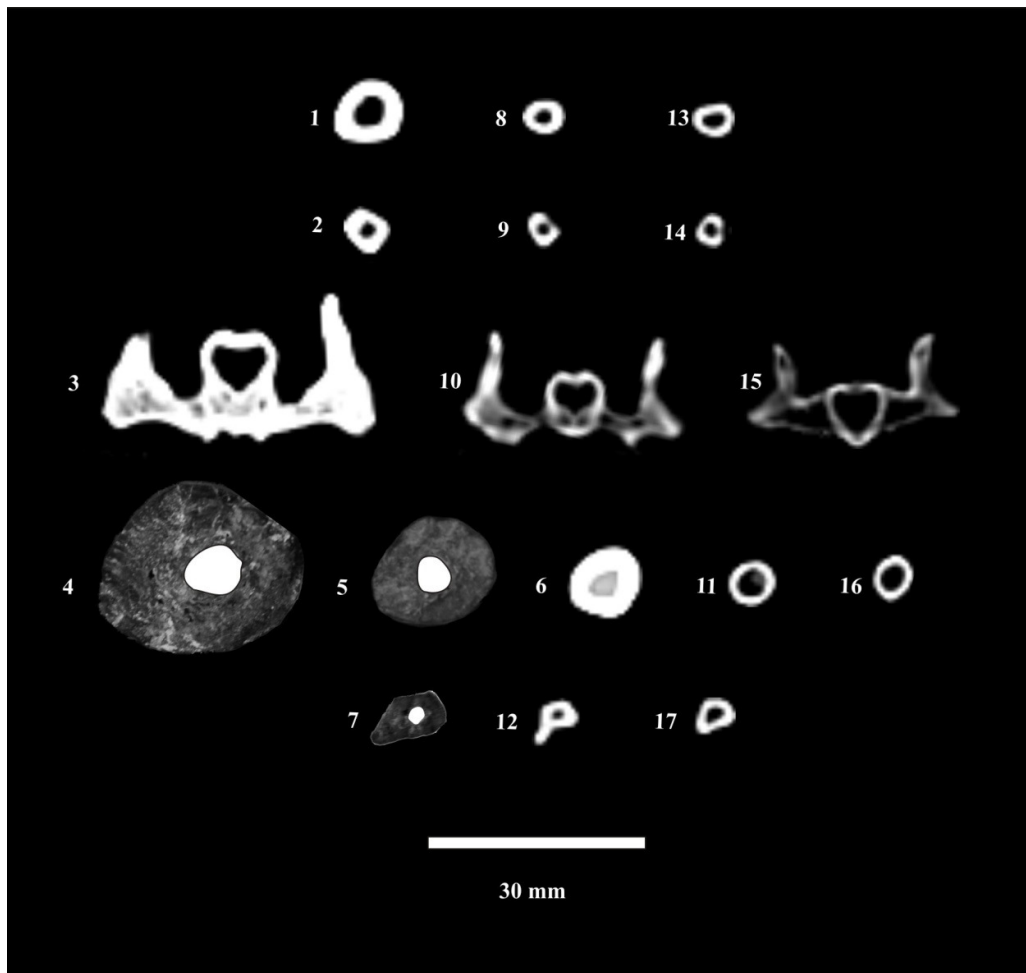


Figura 79. Osteohistología de las diáfisis de húmeros, carpometacarpos, cinturas pélvicas+sinsacros, fémures y tarsometatarsos de anhingas fósiles, *Anhinga anhinga* y *Phalacrocorax brasilianus* (el área blanca en el interior de la vista distal del fósil representa espacio medular). 1, MLP-PV-88-IX-20-1; 2, MLP-PV-88-IX-20-4; 3, MLP-PV 88-IX-20-5; 4, MACN-PV 12179; 5, MACN-PV 14371; 6, MACN-PV 14363; 7, MACN-PV 12281; 8-12, *Anhinga anhinga*; 13-17, *Phalacrocorax brasilianus*.

Discusión

El mayor engrosamiento del hueso cortical visto en el *corpus vertebrae* de la cintura pélvica+sinsacro y en las diáfisis de los elementos del miembro posterior de *Macranhinga paranensis* y del fémur de *Macranhinga ranzii* y de *Macranhinga kiyuensis*, al igual que se ve en el húmero MLP-PV-88-IX-20-1 y el carpometacarpo MLP-PV-88-IX-20-4 serían adaptaciones para disminuir la flotabilidad y así reducir el gasto energético durante el buceo; sin embargo, también estaría involucrado a las mayores masas corporales que tuvieron estas especies (Tabla 12).

Inferencias paleoecológicas

Mediante las estimaciones de masas corporales y de hábitos locomotores en las anhingidos fósiles, revisión de las características ecológicas de los representantes actuales de la familia y el estudio del marco abiótico y biótico de los ambientes que habitaron (ver Capítulo III, Procedencia estratigráfica y geográfica), es posible proponer inferencias paleoecológicas para las especies extintas.

Las anhingas extintas vivieron bajo un clima cálido-húmedo o incluso templado-húmedo, que permitió el desarrollo de humedales extensos, con una compleja variedad de ambientes tales como deltas, estuarios, cauces de ríos, riachos, arroyos, acompañados por llanuras inundables dominadas por lagunas, pantanos y pajonales; asimismo estuvieron rodeados por albardones con vegetación ribereña en la zona de islas y selvas en galerías sobre las zonas más altas. En este último escenario, la presencia de vegetación arbórea dominante, habría servido de refugio y sitio de anidamiento para las anhingas extintas.

Estos ambientes abrieron las posibilidades para que los organismos puedan explotar diversos nichos tróficos. Los ambientes acuáticos estuvieron poblados por una extensa variedad de invertebrados y peces, que poseían una amplia gama de tamaños corporales y formas de explotación de los recursos; entre estas formas existían grandes peces piscívoros como dorados (Characidae) y surubies (Pimelodidae), al igual que peces más oportunistas como grandes pirañas (Serrasalminae). Si bien los anfibios no quedaron considerablemente registrados como fósiles, teniendo en cuenta la diversidad actual, habrían sido comunes y diversos y cumplían importantes roles en el equilibrio de estos ambientes y servirían de fuente de alimentación para organismos de mayores tamaños.

Albergaron una importante diversidad de cocodrilos (Crocodylidae), caimanes (Alligatoridae) y gaviales (Gavialidae), los cuales mostraron una amplia variedad de rangos de tamaños y morfotipos, especialmente en bajas latitudes; alcanzaron a existir representantes de cocodrilos gigantes, capaces de comerse mamíferos del tamaño de caballos, los cuales coexistieron con gaviales, con un morfotipo craneano apto para capturar una extensa variedad de formas de peces; además, se contaron registros de los actuales cocodrilos y caimanes, los cuales habrían explotado desde invertebrados en sus estadios juveniles, pasando por peces y anfibios hasta incluso se habrían alimentado de aves y mamíferos de mediana talla, además de incluso aprovechar individuos muertos. Entre los reptiles también existía una considerable diversidad de tortugas y serpientes semiacuáticas como las grandes anacondas, e incluso había lagartos semiacuáticos.

Los ríos y riachos de bajas y medias latitudes, estuvieron habitados por mamíferos acuáticos de gran porte como los dugongos, los cuales explotaron la vegetación sumergida, y coexistían con delfines piscívoros, que se alimentaron de peces de mediana talla; también existió una gran diversidad de roedores semiacuáticos, que se habrían alimentado de la vegetación de los bordes de estos humedales, como así también focas (Phocidae), las cuales representarían al nicho de los carnívoros generalistas.

Las aves si bien en la mayoría de los sitios están subrepresentadas en el registro fósil, teniendo como referencia la diversidad actual, es factible esperar que anteriormente esos humedales poseían una gran diversidad de morfotipos. En este sentido los márgenes de las lagunas y pantanos estarían habitados por aves piscívoras vadeadoras de mediana talla tales como cigüeñas (Ciconiidae), garzas y hocóes (ambos Ardeidae), o más específicos que se alimentaron de caracoles como los carau (Aramidae); desplazándose por sobre el agua habrían otras aves piscívoras como cormoranes (Phalacrocoracidae), macáes (Podicipedidae) de gran porte y más pequeños que aprovecharon presas de menores dimensiones. Por último, sobrevolando aquellos cuerpos de agua en busca de peces de pequeña talla, habría martín pescadores (Picidae), ralladores (Rynchopidae), gaviotines de río (Laridae), entre otros.

En este escenario biótico, las anhingas tuvieron que aumentar su rango de tamaños, lo que les facilitó alcanzar mayores profundidades, aumentar el tiempo de buceo y ampliar la gama de presas; además de alguna manera, la estratificación en tamaños que se originó les permitió disminuir la competencia intrafamiliar.

La especie de pequeña talla *Anhinga minuta* (aproximadamente 0,9 kg) se alimentaría mayormente de peces pequeños, y complementarían con invertebrados, anfibios y pequeños reptiles; esta anhinga compartiría los mismos competidores por el alimento que los actuales. Por otra parte, aquellas anhingas de mediano porte como *Macranhinga paranensis* (aproximadamente 5,8 kg), el material SGO-PV 4002 y SGO-PV 4001-B (4,9 y 3,5 kg respectivamente) poseían mayores aptitudes para incursionar a mayores profundidades y el mayor volumen corporal les habría facilitado estar debajo del agua durante más tiempo que las anhingas actuales, en busca de peces de mediano tamaño. Por último, las anhingas de mayores masas corporales, tal como *Ma. ranzii* (8,8 kg) y *Ma. kiyuensis* (18,4 kg), tendrían aún más incrementadas las aptitudes para prolongar el tiempo de buceo, lo que les facilitaría alcanzar los lechos de los cursos de aguas; éstas podrían haber sido capaces de capturar presas de mayores portes; además competirían directamente con otros piscívoros de tallas mayores, tales como delfines, gaviales o focas.

En lo que respecta a la nidificación, teniendo en cuenta que las formas actuales de anhingas nidifican sobre árboles, es esperable que *Anhinga minuta* también haya podido nidificar allí, puesto que su tamaño es menor que las actuales. Por su parte los materiales de anhingas fósiles voladoras de mayor porte que las anhingas actuales (MLP-PV-88-IX-20-1 y SGO-PV 22212b), teniendo presente otras aves asociadas a ambientes acuáticas, es posible proponer una hipótesis al respecto sobre como habrían nidificado. La cigüeña *Jabiru mycteria* (Lichtenstein, MHK, 1819), con una masa corporal que llega a alcanzar los 6,8 kg (Dunning, 2007) es un ave voladora que hace sus grandes nidos sobre árboles (Martinez-Vilalta y Motis, 1992), por lo tanto, también es esperable que las especies que representan MLP-PV-88-IX-20-1 y SGO-PV 22212b logaran hacer sus nidos sobre la vegetación arborea. Por último, al respecto de las anhingas más pesadas (*Ma. ranzii* y *Ma. kiyuensis*), sería más factible que anidaran sobre el suelo en pequeñas islas o islotes, al resguardo de los depredadores.

Por último, teniendo en cuenta las reconstrucciones paleoambientales y la ubicación geográfica de los sitios en los cuales se hallaron las anhingas fósiles, es posible inferir que *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis* y *Ma. ranzii* habrían habitado tanto las porciones inferiores como superiores de las cuencas de los grandes ríos. Por su parte, *Ma. kiyuensis* con su mayor masa corporal y por ende, con elevadas necesidades de recursos, posiblemente habría habitado ambientes dulceacuícolas más extensos como

deltas y estuarios, propios de la porción inferior de las cuencas o incluso ambientes con aguas salobres.

Conclusiones

La masa corporal de *Macranhinga paranensis* es de alrededor de 5,8 kg, mientras que la de *Ma. ranzii* sería en promedio de 8,8 kg, siendo esta masa corporal un 34% mayor a la de *Ma. paranensis*. Por su parte, *Ma. kiyuensis* tendría una masa corporal aproximada de 18,4 kg, superior a todas las aningas conocidas, la cual respecto de *Ma. ranzii* sería un 52% mayor. Entre las especies fósiles del género *Anhinga*, *Anhinga hesterna* tendría una masa corporal de 1,6 kg, cuyo valor sería próxima a aquel de la aninga actual *Anhinga melanogaster*. *Anhinga minuta* con valor de masa corporal de 0,9 kg, se correspondería a la menor masa corporal entre los Anhingidae conocidos. Por último, el material SGO-PV 4001-B pertenecería a una aninga con una masa corporal de 3,5 kg y la de SGO-PV 4002 sería de 4,9 kg; considerando que estos materiales pertenecerían a una misma especie (por semejanzas morfológicas) en promedio serían un 28% más chica que *Ma. paranensis*.

Los parámetros alares permiten inferir que SGO-PV 22212b y MLP-PV 88-IX-20-1 pertenecerían a aningas que se habrían utilizado el planeo como medio de ahorro energético. Asimismo, *Anhinga minuta* también tendría las aptitudes morfológicas del ala para ser un ave planeadora.

Los *landmarks* de la cintura pélvica+sinsacro y del tarsometatarso utilizados en el análisis de deformaciones o *relative warps* no permitieron definir grupos que reflejen hábitos locomotores particulares, por lo tanto no pudo realizar inferencias locomotoras en los fósiles incluidos.

Mediante las medidas del coracoides, húmero, carpometacarpo, fémur y tibiotarso incluidas en los análisis de componentes principales no es posible discriminar grupos que representen a un hábito locomotor en particular, puesto que las especies que los representan están superpuestas en todo el gráfico. Esto impidió hacer inferencias locomotoras en los fósiles incluidos.

El mayor engrosamiento del hueso cortical visto en el *corpus vertebrae* de la cintura pélvica+sinsacro y en las diáfisis de los elementos del miembro posterior de *Macranhinga paranensis* y del fémur de *Macranhinga ranzii* y de *Macranhinga*

kiyuensis, permite inferir que estas aningas desempeñarían un eficiente buceo, ya que habrían contrarrestado mejor la flotabilidad y así disminuirían el gasto energético en la locomoción; esto inferido anteriormente, también sería aplicable para la especie a la cual pertenecería el húmero MLP-PV-88-IX-20-1 y el carpometacarpo MLP-PV-88-IX-20-4.

Desde el punto de vista paleoecológico, *Anhinga minuta* se alimentaría mayormente de peces pequeños, y complementarían con vertebrados pequeños e invertebrados, por lo cual compartiría los mismos competidores por el alimento que los actuales. Esta aninga nidificaría sobre árboles, como las aningas actuales. Por otra parte, *Macranhinga paranensis*, y las especies a las cuales pertenecerían el material SGO-PV 4002 y SGO-PV 4001-B bucearían a mayores profundidades y durante más tiempo que las aningas actuales, en busca de peces de mediano tamaño. Por otra parte MLP-PV-88-IX-20-1 y SGO-PV 22212b pertenecerían a aningas que podrían hacer sus nidos sobre la vegetación arborea. Por último, *Macranhinga ranzii* y *Ma. kiyuensis* tendrían aún más incrementadas las aptitudes para prolongar el tiempo de buceo, lo que les facilitaría alcanzar los lechos de los cursos de aguas; estas podrían haber sido capaces de capturar presas de mayores portes y habrían sufrido la competencia directa con otros piscívoros de tallas mayores como delfines, gaviales o focas. Además, ambas especies posiblemente anidaron sobre el suelo en pequeñas islas o islotes, al resguardo de los depredadores. Por último, *Macranhinga paranensis*, *Ma. chilensis* y *Ma. ranzii* habrían habitado las porciones inferiores como superiores de las cuencas de los grandes ríos. Por su parte, *Ma. kiyuensis* posiblemente habría habitado ambientes dulceacuícolas más extensos como deltas y estuarios, propios de la porción inferior de las cuencas o incluso ambientes con aguas salobres.

Capítulo VIII. Reconstrucción muscular

A continuación se presenta una descripción de la musculatura reconstruida para *Macranhinga paranensis*, *Ma. ranzii*, *Ma. chilensis*, *Ma. kiyuensis*, *Anhinga minuta*, *An. hesterna* y de materiales asignados como Anhingidae indeterminado y *Macranhinga* sp. a partir de sus correlatos óseos. Se reconstruyen músculos de la columna vertebral (vértebras cervicales, torácicas y caudales, sinsacro), cintura pectoral (coracoides), miembro anterior (húmero, ulna y carpometacarpo), cintura pélvica y miembro posterior (fémur, tibiotarso y tarsometatarso). Los músculos se agruparon de acuerdo a su localización y función principal. Además se citan entre paréntesis las equivalencias correspondientes a la terminología empleada en Owre (1967).

Músculos del cuello

A grandes rasgos, el cuello de las aves posee una región anterior en la cual se realiza principalmente flexión muscular ventral, una intermedia que ejecuta mayormente flexión muscular dorsal y una región posterior en la cual actúan tanto los músculos que flexionan dorsal como ventralmente, pero de manera limitada (Boas, 1929; tomado de Landolt y Zweers, 1985). En las anhingas fósiles se pudieron reconstruir seis músculos, tres de los cuales flexionan dorsalmente el cuello, dos lo flexionan ventralmente y uno desempeña movimientos laterales. Las figuras 80 y 81 muestran los orígenes o inserciones de los músculos reconstruidos. El detalle de cada uno de ellos se presenta a continuación.

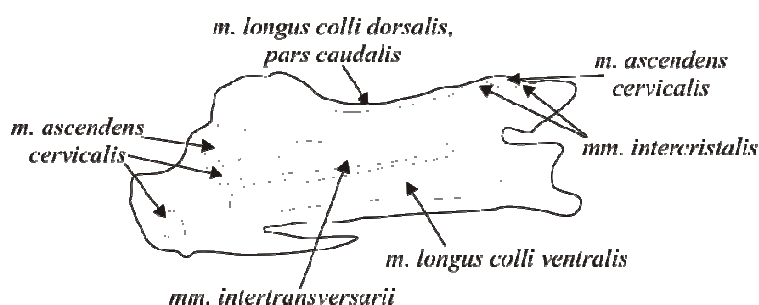


Figura 80. Ejemplo de orígenes e inserciones de los músculos del cuello, mediante la novena vértebra cervical en vista lateral.

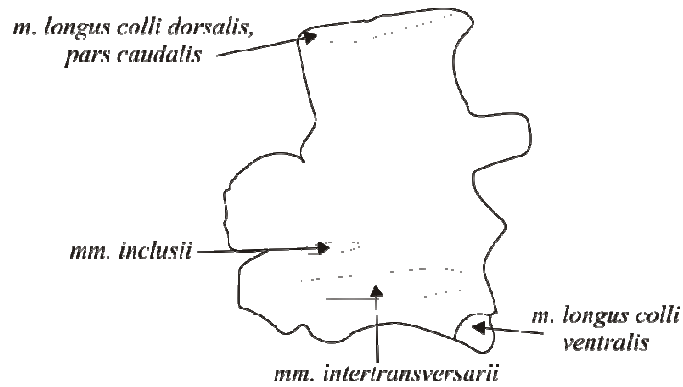


Figura 81. Ejemplo de orígenes e inserciones de los músculos del cuello, mediante la vigésima vértebra cervical en vista lateral.

Músculos que flexionan dorsalmente el cuello

Musculus longus colli dorsalis, pars caudalis

Este músculo comprende múltiples capas musculares que corren sobre la parte dorsal del cuello y se apoyan sobre el *m. ascendens cervicalis* (Figura 82). Su función es flexionar dorsalmente el cuello desde la porción postero-intermedia. Se origina en una aponeurosis ubicada dorsal a las vértebras torácicas, o tendinosamente desde los *processi spinosus* de las vértebras cervicales más posteriores; desde estos sitios se extienden hacia la parte anterior del cuello, insertándose sobre los *processi spinosus* de las vértebras cervicales correspondientes a la porción antero-intermedia.

El sitio en el cual se origina este músculo (*i.e.*, *processus spinosus*) en las vértebras cervicales (decimoprimeras de *An. hesterna*, decimoquintas CICYTTP-PV-A-2-242 y UFAC 3522, vigésima UFAC 2235) y torácicas (primera, segunda y tercera SGO-PV 4001-E, F y G respectivamente) de las aningas fósiles no difiere sustancialmente en altura, inclinación, ancho o longitud con aquellos en *An. aninga*, *An. melanogaster* y *Phalacrocorax brasilianus*. La excepción es en la decimosexta MACN-PV 12750, en la cual el *processus spinosus* es más extenso en las aningas, respecto de aquel del cormorán. En lo que a la inserción respecta, el *processus spinosus* en la novena UFAC 4108 es más alto y robusto que en las aningas actuales, en tanto que en *Ph. brasilianus* es más robusto únicamente; además, en UFAC 4108 y *An. aninga*, el tendón de este músculo no está osificado como en *An. melanogaster*.

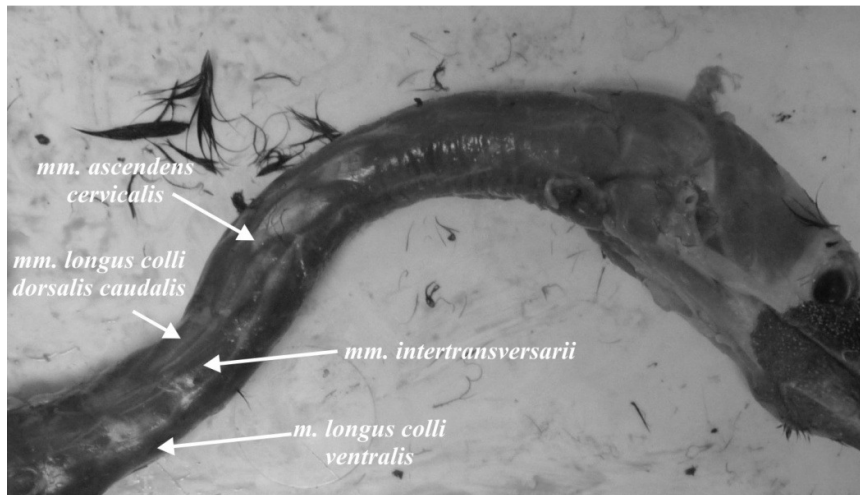


Figura 83. Musculatura del cuello de *Phalacrocorax brasilianus*.

Musculus ascendens cervicalis

Este músculo está dispuesto entre las vértebras, ventral al *m. longus colli dorsalis* y constituye en volumen el más importante del dorso del cuello (Figura 83). Se encarga de ejecutar flexión dorsal sobre todas las vértebras cervicales. Una unidad funcional de este músculo consiste de una serie ordenada de capas carnosas que se originan ventrales a las *zygapophysis cranialis* y desde los *tuberculum ansa* de las *ansae costotransversaria*; además las primeras capas también surgen desde la *aponeurosis transversa*, la cual está sujeta a los *processi transversus*. Se insertan mediante una aponeurosis sobre las partes más altas de las *cristae transverso-obliqua* y/o *tori dorsalis*, entre el origen e inserción de los *mm. intercrystalis* (Vanden Berge y Zweers, 1993).

El origen de este músculo en la cuarta vértebra cervical CICYTTP-PV-A-2-243, ventral a las *zygapophysis cranialis*, es similar al de *An. anhinga* y *An. melanogaster*. Sin embargo, en el material fósil, el origen sobre los *tuberculum ansa* de las *ansae costotransversaria* y los *processi transversus* está ligeramente más ventral respecto de las *foramina transversarium* que en las restantes anhingas; por su parte ambas estructuras en *Ph. brasilianus* son robustas y se proyectan más posteriores. La decimoprimerá vértebra cervical de *An. hesterna*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* tienen estas estructuras asociadas al origen más reducidas que en *Phalacrocorax brasilianus*; esta especie tiene los *processi transversus* conspicuos y proyectados más dorsales. La decimocuarta vértebra cervical UFAC 2212 presenta los *processi*

transversus y los *tuberculum anae* más prominentes lateralmente y más profundo posteriormente, respecto de las aningas actuales comparadas; en *Ph. brasiliensis* también son prominentes, pero someros lateralmente. La decimoquinta vértebra cervical UFAC 3522 tiene estas estructuras desarrolladas como en la vértebra decimocuarta antes citada.

La inserción del *m. ascendens cervicalis* en las *cristae transverso-obliqua* de la novena vértebra cervical UFAC 4108 y decimoprimerá vértebra cervical de *An. hesterna*, es similar a la de *An. anhinga* y *An. melanogaster*, resultando más extendidas en ambas vértebras respecto de aquella de *Ph. brasiliensis*; además los *tori dorsalis* de la novena vértebra de estas aningas son más bajos que en este cormorán. En la decimocuarta UFAC 2212, este músculo se inserta sobre *tori dorsalis* más robustos y altos que aquellos de *An. anhinga* y *An. melanogaster*; en *Ph. brasiliensis* estos *tori* son altos, pero más gráciles que en el espécimen fósil. En la decimoquinta UFAC 3522, estos *tori dorsalis* concuerdan en desarrollo con aquellos de la vértebra decimocuarta, es decir, son más altos que aquellos de las aningas actuales, y más robustos respecto de *Ph. brasiliensis*. En las decimosextas vértebras cervicales MACN-PV 12750 y MLP-PV 88-IX-20-18 las *zygapophysis caudalis* presentan fuertes *tori dorsalis* que comienzan cerca de la mitad del *arcus vertebrae* hasta culminar más proyectados posteriormente y divergentes que en *An. anhinga* y *An. melanogaster*; en *Ph. brasiliensis* son tan proyectados como en los materiales fósiles, pero son más gráciles.

Musculi intercrystalis

Estos músculos forman una capa profunda dispuesta intervertebralmente y en la parte más anterior se vuelven casi indistinguible del *m. longus colli dorsalis, pars cranialis* (Vanden Berge y Zweers, 1993). Al igual que el *m. ascendens cervicalis*, también realizan flexión dorsal sobre todas las vértebras (Zusi y Storer, 1969). Se originan desde la porción anterior de las *cristae transverso-obliqua* *tori dorsalis* de una vértebra cervical hasta insertarse sobre las *cristae* *tori* de la siguiente anteriormente, pero sobre las partes posteriores de estas estructuras.

Las *cristae transverso-obliqua* en la novena vértebra cervical UFAC 4108 y en la decimoprimerá de *An. hesterna*, al igual que en las aningas actuales, son más bajas y alargadas que aquellas de *Ph. brasiliensis*. Por su parte, en la decimocuarta vértebra cervical UFAC 2212 y *An. anhinga* sobre la parte antero-dorsal del *arcus vertebrae*, deja dos concavidades someras a cada lado de la línea media, en cambio en *An.*

melanogaster es uniformemente profundo; en *Ph. brasiliensis* este origen es más somero que en estas anhingas y se dirige más lateral, cubriendo una mayor área. La decimoquinta vértebra cervical UFAC 3522 tiene estas *cristae* con sus márgenes anteriores y posteriores más excavados que aquellos de las anhingas actuales; en la decimoquinta CICYTTP-PV-A-2-242 se encuentra un estado intermedio, mientras que en las anhingas actuales es somera como en el cormorán. Por último, en las decimosextas MLP-PV 88-IX-20-18 y MACN-PV 12750, el origen también es más profundo que en *An. anhinga* y *An. melanogaster*.

Discusión

Estos músculos cubren de forma continua la porción dorsal del cuello y representan su mayor masa muscular (Landolt y Zweers, 1985); están involucrados en la flexión dorsal y retracción de esta zona.

Los orígenes o inserciones del *m. longus colli dorsalis*, *pars caudalis*, *m. ascendens cervicalis* y los *mm. intercrystalis* presentes en CICYTTP-PV-A-2-242, UFAC 3522, UFAC 2235, UFAC 3522, SGO-PV 4001-E, F y G, CICYTTP-PV-A-2-243, MACN-PV 12750, MLP-PV 88-IX-20-18, UFAC 4108 y *An. hesterna* son similares a aquellos de las anhingas actuales, por lo cual es esperable que el desempeño de estos músculos en las formas fósiles sea comparable al de las anhingas actuales.

Este desarrollo muscular, sumado al alargamiento del *corpus vertebrae*, indica que estas vértebras representan a anhingas fósiles que podían realizar rápidas contracciones dorsales previas a lanzar los arponeos. Así habrían capturado el alimento o incluso defenderse. Además la musculatura dorsal, en conjunto con la ventral, serían responsables de que el cuello lograra soportar verticalmente el peso de las presas antes de que sean tragadas y tolerar la fuerza en contra del agua durante sus progresiones en el buceo.

Músculos que flexionan ventralmente el cuello

Musculus longus colli ventralis

Este músculo del cuello es el principal músculo ventral y comprende una serie de coberturas musculares situadas ventrales a los *mm. intertransversarii* (Figura 82); su función es flexionar ventralmente el cuello. Se origina en el *processus ventralis corporis* de la serie posterior de vértebras cervicales y desde los *processi carotici* de la

serie intermedia. Cada cobertura culmina en un tendón que se inserta sobre los *processi costalis* de las vértebras inmediatamente anteriores.

El origen sobre los *processi caroticus* en la cuarta vértebra cervical CICYTTP-PV-A-2-243, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* es reducido. Los orígenes en la decimoprimera vértebra cervical de *An. hesterna* y decimocuarta UFAC 2212, al tener un *canalis caroticus ventralis* como ocurre en *An. anhinga* y *An. melanogaster*, se producen sobre una cresta medial-ventral prominente; en cambio en *Ph. brasiliensis* este canal no se forma, lo que dispone el origen menos distante del *corpus vertebrae*. Los orígenes sobre las decimoquintas vértebras CICYTTP-PV-A-2-242 y UFAC 3522 y decimosextas MLP-PV 88-IX-20-18 y MACN-PV 12750, al igual que en *An. anhinga* y *An. melanogaster*, se producen sobre *processi ventralis corporis* que se proyectan posteriormente y se reducen pronunciadamente hacia la parte posterior; estos *processi* en la vigésima UFAC 2235 y SGO-PV 4001-D también son reducidos e inclinados posteriormente; en cambio en *Ph. brasiliensis*, los *processi* se inclinan anteriormente y no se reducen tanto en las vértebras de la parte posterior como en las anhingas. Por su parte en la primera vértebra torácica, el *processus ventralis corporis* en SGO-PV 4001-E, *An. anhinga* y *An. melanogaster*, se mantiene bajo; en cambio en *Ph. brasiliensis* está bien desarrollado y tiene su mayor proyección ventral más anterior. Por último, el *processus ventralis corporis* en la segunda y tercera vértebra torácica SGO-PV 4001-F y G, *An. anhinga* y *An. melanogaster* se desarrolla próximo a la mitad del *corpus vertebrae*, mientras que en *Ph. brasiliensis* lo hace más anterior.

Discusión

El hecho que los materiales de las anhingas fósiles compartan las características del origen o inserción de este músculo, longitudes proporcionales y brazos de palanca coincidentes con las anhingas actuales, indicaría que las primeras eran capaces de desempeñar fuerzas de magnitudes comparables, bien direccionadas y con una reacción rápida de todo el cuello para impulsar la cabeza hacia adelante durante los movimientos de arponeo.

Músculos que flexionan lateralmente el cuello

Musculi intertransversarii

Estos músculos representan la principal cobertura muscular de los laterales del cuello (Landolt y Zweers, 1985) y se ubican ventrales al *m. ascendens cervicalis* y dorsales al *m. longus colli ventralis* (Figura 82). Consisten en una serie de músculos intersegmentados que se originan en una aponeurosis plana situada sobre el *tuberculum ansae* y *cristae* laterales de las *ansae costotransversaria* de una vértebra cervical y se extienden hasta insertarse en la inmediata anterior en la serie (Vanden Berge y Zweers, 1993).

Los sitios en los cuales contacta la cuarta vértebra cervical CICYTTP-PV-A-2-243, novena UFAC 4108 y decimoprimer de *An. hesterna*, como ocurre en las anhingas actuales, son más corto y reducidos que en *Ph. brasiliensis*. Sin embargo en aquellas vértebras fósiles más posteriores (decimocuarta UFAC 2212, decimoquinta UFAC 3522, vigésima UFAC 2235, decimoquinta CICYTTP-PV-A-2-242, decimosexta MACN-PV 12750 y vigésima SGO-PV 4001-D), como en las anhingas actuales, estos sitios son más conspicuos que en *Ph. brasiliensis*.

Musculi inclusii

Estos músculos intersegmentales se consideran derivados de los *mm. intertransversarii* (Vanden Berge y Zweers, 1993). Unen de forma carnosa las *laminae arcocostalis* y *laminae corporocostalis* de una vértebra cervical con los *processus costalis* de las ubicadas anteriormente.

Las *laminae arcocostalis* y *laminae corporocostalis* son notorias a partir de la decimosexta vértebra cervical. En las vértebras de anhingas fósiles que se estudiaron (decimosexta MACN-PV 12750, vigésima UFAC 2235) estas láminas son proporcionalmente similares en longitud a aquellas de *An. aninga* y *An. melanogaster*, mientras que en *Ph. brasiliensis* son más cortas. Sin embargo, en la vigésima vértebra cervical UFAC 2235 estos músculos dejan sobre las *laminae arcocostalis* una superficie lateral más excavada que en las anhingas actuales.

Discusión

Los músculos laterales al distribuirse entre las vértebras del cuello, son capaces de ejecutar movimientos laterales y de rotación. Los orígenes e inserciones en las formas fósiles son comparables a aquellos de las anhingas actuales, lo cual permite inferir que tendrían capacidades similares para dirigir con precisión la cabeza y cazar las presas.

Músculos del miembro anterior

La musculatura del miembro anterior en aves muy voladoras es más voluminosa que aquella del miembro posterior, y en aquellas más terrestres esto se invierte. Asimismo, la musculatura abocada a la elevación del cuerpo de las aves es siempre más importante que aquella antagónica a esta (Owre, 1967; George y Berger, 1966); además los músculos que elevan el borde de ataque del ala son más voluminosos que aquellos que lo bajan (Owre, 1967). En las anhingas fósiles se pudo reconstruir un músculo que actúa sobre el coracoides; sobre el húmero se infirieron once, de los cuales cuatro se encargan de moverlo ventralmente y siete dorsalmente; además involucrados con la ulna se infirieron ocho, dos relacionados con la extensión y seis con la flexión de esta; por último, asociados con el carpometacarpo y los dígitos se pudieron inferir diez músculos. Las figuras 83-86 muestran los orígenes o inserciones de los músculos reconstruidos.

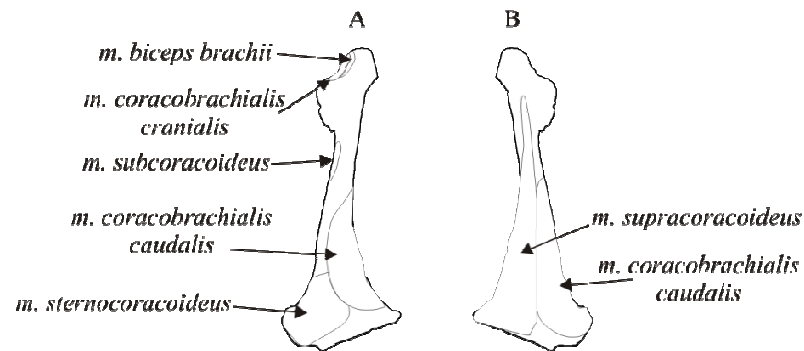


Figura 83. Orígenes e inserciones de los músculos del coracoides en vistas dorsal (A) y ventral (B).

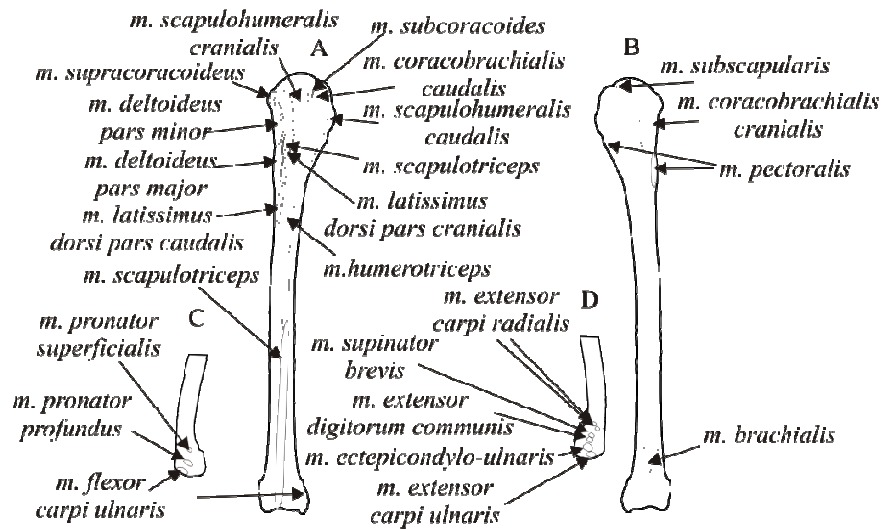


Figura 84. Orígenes e inserciones de los músculos del húmero en vistas posterior (A) y anterior (B).

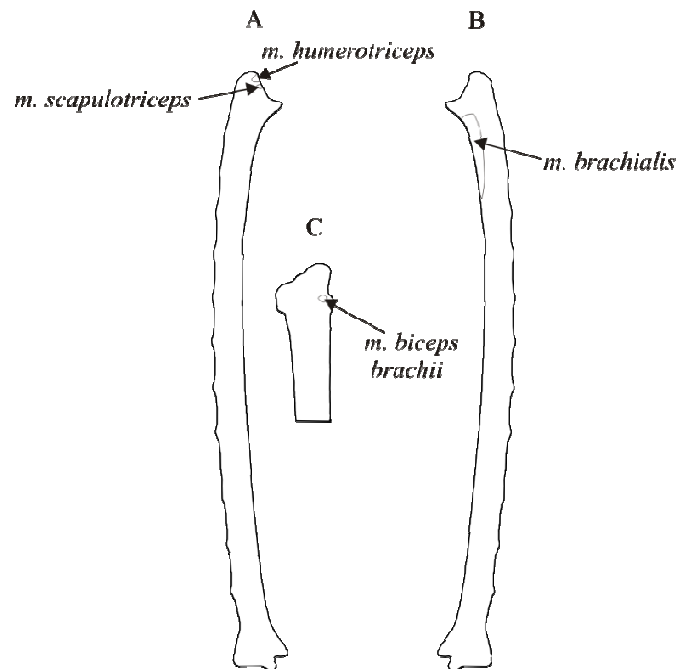


Figura 85. Orígenes e inserciones de los músculos de la ulna en vistas dorsal (A), ventral (B) y posterior (C).

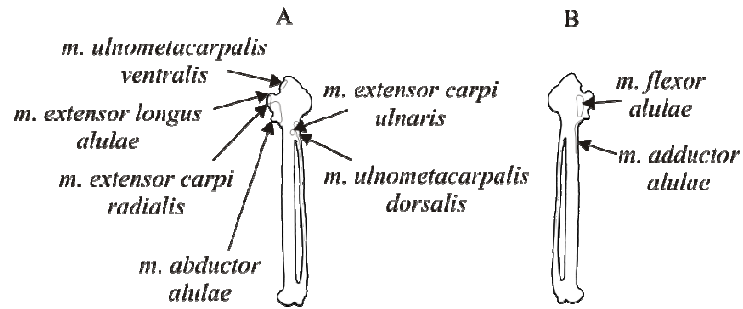


Figura 86. Orígenes e inserciones de los músculos del carpometacarpo en vistas posterior (A) y anterior (B).

Músculos que elevan el coracoides

Musculus sternocoracoideus

Este músculo a parte de elevar el coracoides, lo mueve lateralmente (Owre, 1967). Actúa desde momentos previos a cuando el ala alcanza la máxima altura dorsal, e incluso cuando comienza a descender (Dial *et al.*, 1991; Beaufrère, 2009). Este es un pequeño músculo (Figura 87) que se origina de manera carnosa en el *processus craniolateralis* del esternón y desde las primeras vértebras torácicas. Se inserta también de forma carnosa en el coracoides en la *impressio m. sternocoracoidei*.

En FCP-V-A-006 este músculo se inserta sobre una *impressio m. sternocoracoidei* más amplia y profunda sobre su margen medial que aquella en *An. anHINGA* y *An. melanogaster*; la condición de este material fósil se asemeja en profundidad a aquella de *Ph. brasilianus*, aunque es más reducida que en esta.

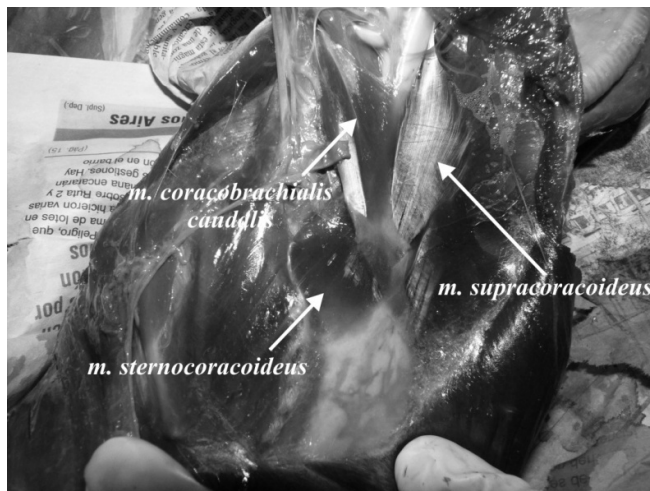


Figura 87. Musculatura de la zona del coracoides de *Phalacrocorax atriceps*.

Discusión

Owre (1967) interpretó que la mayor superficie y profundidad que deja sobre los huesos en *Ph. auritus* respecto de *An. anhinga*, podría vincularse al vuelo más batido que ejecutan, puesto que necesitan sostener el coracoides más firmemente durante este. En FCP-V-A-006 es aún más profundo que en las anhingas actuales, por lo cual esta forma fósil habría requerido batir sus alas con más fuerza para alzar vuelo y contrarrestar más el impulso posterior sobre el coracoides.

Músculos que mueven ventralmente el húmero

Musculus pectoralis (=m. pectoralis superficialis)

Este músculo es el más importante y voluminoso del aparato volador de las aves y está integrado por los *pars sternobrachialis*, *costobrachialis*, *propatagialis*, *subcutanea*, *toracica* y *abdominalis* (Vanden Berge y Zweers, 1993), siendo los tres primeros los principales. A parte de mover ventralmente el húmero, lo dirigen anteriormente y descienden el borde de ataque del ala; por su parte el *pars propatagialis* contribuye en la flexión de la ulna (Owre, 1967). La acción de este músculo se produce previa al momento en el que el ala alcanza la posición más dorsal y durante la parte inicial del impulso ventral del ala (Dial *et al.*, 1991; Beaufrère, 2009). El *pars sternobrachialis* se origina en el esternón, en tanto que el *pars costobrachialis* lo hace sobre las costillas torácicas. Ambas ramas musculares presentan una inserción común en el húmero sobre la *crista deltopectoralis*. El *pars propatagialis* no es tratado, ya que no deja evidencias sobre los huesos.

La inserción sobre los húmeros MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, *An. anhinga* y *An. melanogaster* se extiende distalmente respecto a la parte distal de la *crista bicipitalis* y con un ancho constante; *Anhinga minuta* posee una extensión comparable a la de estas anhingas, pero es algo más ancha proximalmente; por su parte, en *Ph. brasiliensis* la inserción es más ancha proximalmente y se extiende menos distalmente.

Musculus coracobrachialis cranialis (=m. coracobrachialis anterior)

Cumple la función también de dirigir el húmero anteriormente y probablemente rotarlo, así deprimiría el borde de ataque del ala (Owre, 1967). Se origina de manera

carnosa en el coracoides sobre el *processus acrocoracoideus* y se inserta en el húmero sobre la *impressio coracobrachialis*, situada sobre el lado anterior y proximal de dicho hueso.

El origen sobre el coracoides (*i.e.*, *processus acrocoracoideus*) es menos desarrollado en el material fósil FCP-V-A-006 y aningas actuales estudiadas respecto de *Ph. brasiliensis*. En tanto que la inserción sobre los húmeros MACN-PV 12736, MACN-PV 12747 y *An. minuta* (*i.e.*, *impressio coracobrachialis*) es moderadamente excavada y con su sector distal mejor definido comparado con *An. anhinga* y *An. melanogaster*; en cambio en *Ph. brasiliensis* posee una mayor profundidad proximal y es más angosta que en estas aningas.

Musculus coracobrachialis caudalis (=m. coracobrachialis posterior)

Aparte de contribuir con una ligera contracción ventral del húmero, este músculo es responsable de elevar el borde de ataque del ala y de ejercer una leve depresión de la cintura pectoral (Owre, 1967). Realiza su acción principal cuando el ala se desplaza ventralmente (Dial *et al.*, 1991; Beaufrière, 2009). Tiene un origen carnoso en el coracoides (Figura 87) desde las superficies latero-dorsal y latero-ventral. Se inserta mediante un fuerte y corto tendón en el húmero sobre el *tuberculum ventrale*, a veces fusionado con aquel del *m. subcoracoideus* (Owre, 1967).

El origen en el coracoides de FCP-V-A-006, *An. anhinga* y *An. melanogaster* se extiende menos de la mitad de la superficie ventro-posterior, pero en el material fósil es más profundo, especialmente sobre el margen de la diáfisis que contacta con el *processus lateralis*; por su parte en *Ph. brasiliensis* este músculo es más amplio que en las aningas, aunque es somero como en las aningas actuales.

La inserción en el húmero en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747 y *Ph. brasiliensis* tiene más grande la concavidad que deja sobre el *tuberculum ventrale* que en las aningas actuales.

Musculus subcoracoideus

Este pequeño músculo, también colaboraría en deprimir el borde de ataque del ala (Fisher, 1946). Se origina en el coracoides sobre la superficie postero-lateral de la *facies articularis humeralis* y se inserta en el húmero sobre el *tuberculum ventrale* junto al *m. coracobrachialis caudalis*; antes de insertarse puede fusionarse con otros músculos (Owre, 1967).

El origen en FCP-V-A-006 es más profundo que en *An. anHINGA* y *An. melanogaster*, y más aún que en *Ph. brasilianus*. Por su parte, el área de inserción representa una zona más excavada que en las anHINGAS actuales, semejante en profundidad a *Ph. brasilianus*.

Discusión

Owre (1967) encontró que el *m. pectoralis* en *An. anHINGA* tiene mayor volumen que en *Ph. auritus* lo cual estaría relacionado a las mayores extensiones de la inserción en el húmero de *AnHINGA* respecto de *Phalacrocorax*. En este sentido, MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* presentan superficie de inserción relativamente similar entre ellas y mayores que en *Ph. brasilianus*. El *m. coracobrachialis cranialis* tiene en MACN-PV 12736 y MACN-PV 12747 una inserción somera como las anHINGAS actuales; Fisher (1946) encontró que entre planeadoras como los catártidos poseen una inserción amplia y somera, que recuerda a aquella de las anHINGAS. Las condiciones de ambos músculos sugieren que estos húmeros fósiles pertenecerían a especies que podrían ejecutar una locomoción aérea mayormente planeada, y con momentos de vuelo batido acotados al despegue, la elevación del ave y el desplazamiento previo al aterrizaje. Por su parte, en *An. minuta* la característica de la inserción del *m. pectoralis* indicaría que tendría un habito locomotor ligeramente más próximo a los cormoranes; esta pequeña especie al concentrar este músculo sobre la parte proximal, podría ejercer una fuerza más localizada sobre el ala, que le permitiría mover el húmero más rápido anteriormente e incrementaría la sustentación en vuelo. Cabe señalar que este comportamiento en aves que baten sus alas parece estar vinculada con la relación entre el área del ala y la superficie del cuerpo, puesto que las aves con mayor área del ala respecto de la superficie corporal presentan esta estructura menos localizada y menos proyectada (*e.g.*, Phalacrocoracidae y Ardeidae) si se lo compara con pequeñas aves (*e.g.*, Icteridae y Columbidae).

Por su parte, el *m. coracobrachialis caudalis* y el *m. subcoracoideus* en las formas fósiles MACN-PV 12736, MACN-PV 12747 y FCP-V-A-006 poseen orígenes o inserciones que se asemejan en posición y espacio ocupado a aquella en las anHINGAS actuales, pero con profundidades más considerables. Esto indicaría que las especies que estos restos representan tuvieron una musculatura más fuerte, capaz de alzar vuelo pese a la mayor masa corporal, pero al igual que las anHINGAS actuales, podría hacer delicados movimientos antero-posteriores del borde de ataque del ala durante el planeo.

Músculos que mueven dorsalmente el húmero

Musculus supracoracoideus

Este músculo se ubica entre el esternón y el coracoides (Figura 87), y actúa entre los momento previos y posteriores a cuando el ala se halla más ventral durante el vuelo (Dial *et al.*, 1991; Beaufrère, 2009). Se origina de forma carnosa en el esternón desde la superficie ventral y desde el coracoides en la parte ventro-medial, y se dirige hacia el húmero dejando en el coracoides un surco sobre el margen antero-medial (*sulcus m. supracoracoidei*). Se inserta en el húmero mediante un fuerte tendón y una pequeña carnosidad sobre el *tuberculum dorsale*.

El origen en FCP-V-A-006 es más excavado que en *An. anHINGA* y *An. melanogaster*; a su vez, en estas anHINGAS este músculo es más extenso que en *Ph. brasiliANUS*. Este músculo en FCP-V-A-006, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* deja en la parte anterior del coracoides una marca angosta y somera, distinta de *Ph. brasiliANUS*, en la cual es amplia y profunda sobre el *processus procoracoideus*.

En lo que respecta a la inserción en MACN-PV 12736 y MACN-PV 12747 esta se ubica más distal del *caput humeri* que en *An. anHINGA*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliANUS*.

Musculus latissimus dorsi

Este músculo amplio, delgado y superficial (Figura 88), e interviene también en la aducción y movimiento posterior del húmero y en el incremento del borde de ataque del ala (Owre, 1967). Está dividido en el *pars caudalis* y *pars cranialis* (Vanden Berge y Zweers, 1993), los cuales se originan en las vértebras torácicas de manera continua desde los *processus spinosus* y en el sinsacro desde la porción anterior de la *crista spinosa synsacri*. El *pars cranialis* se inserta en el húmero de manera carnosa sobre la superficie posterior, ventral a la del *m. deltoideus major*, mientras que el *pars caudalis* tiene una más extensa inserción, inmediatamente distal a la otra parte del *m. latissimus dorsi*.

La inserción de este músculo en MLP-PV 88-IX-20-1, MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, *An. minuta*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* sobre el húmero se ubica ligeramente perpendicular respecto del *margo caudalis* y posee una mayor longitud, en relación a la que presenta el cormorán estudiado.

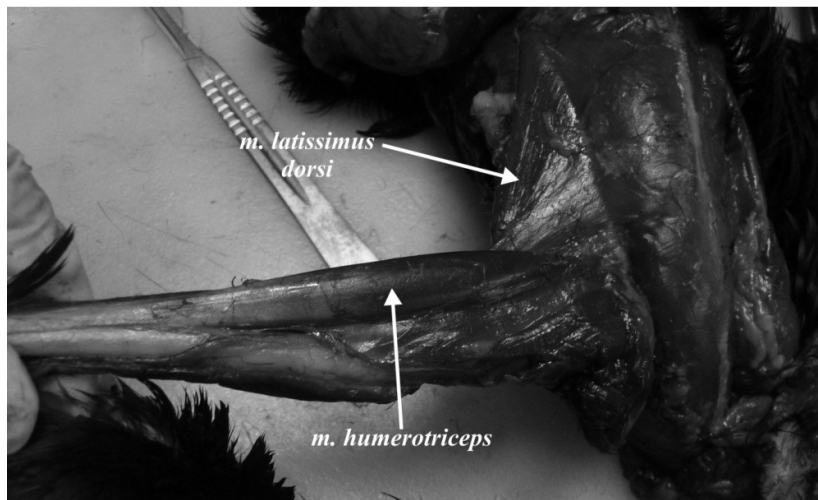


Figura 88. Musculatura del húmero de *Phalacrocorax brasilianus*.

Musculus deltoideus pars major (=m. deltoideus major)

Este músculo aparte de mover el húmero dorsalmente, también lo flexiona y mueve posteriormente y contribuye en incrementar el borde de ataque del ala (Owre, 1967). Tiene un origen carnoso en la escapula desde la superficie lateral y se inserta de manera también carnosa en el húmero sobre la cara posterior, desde cerca del *tuberculum dorsale* hasta la parte algo más distal de la *crista deltopectoralis*; este *pars* es más ancho y extendido que el *m. deltoideus pars minor*.

La inserción en MACN-PV 12736 y MACN-PV 12747 es más excavada y amplia que en las anhingas actuales comparadas; respecto de *Ph. brasilianus* es solo semejante en profundidad.

Musculus deltoideus pars minor (=m. deltoideus minor)

Este pequeño músculo levanta, rota y extiende el húmero (Owre, 1967). Tiene su origen carnoso en la clavícula desde la superficie lateral del *processus acromialis* y en la escapula desde el *acromion*. Se inserta de manera carnosa en el húmero sobre la superficie posterior, desde el *tuberculum dorsale* hasta la *crista deltopectoralis*.

La inserción de este músculo en MLP-PV 88-IX-20-1, MACN-PV 12736 y MACN-PV 12747 y *Ph. brasilianus* es más profunda que en *An. anhinga* y *An. melanogaster*.

Musculus subscapularis

Este músculo también mueve el húmero posteriormente y baja el borde de ataque del ala (Owre, 1967). Tiene un origen carnoso en la escapula desde la parte media-anterior de la superficie medial de esta y se inserta en el húmero de manera tendinosa sobre la parte proximal del *tuberculum ventrale*.

La inserción de este músculo en MACN-PV 12736 y MACN-PV 12747 es más amplia que en *An. anHINGA*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliANUS*.

Musculus scapulohumeralis caudalis (=m. dorsalis scapulae)

Este músculo además de elevar el húmero, mueve a este hueso posteriormente y baja el ángulo de ataque del ala (Owre, 1967). Se origina de forma carnosa en la escapula desde la parte medio-posterior de la superficie lateral. Se inserta en forma carnosa en el húmero sobre la parte distal-ventral de la *fossa pneumotricipitalis* y puede extenderse hacia el *tuberculum ventrale* (Owre, 1967).

La evidencia que deja sobre la inserción en los húmeros MLP-PV 88-IX-20-1, MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es más profunda que en *Ph. brasiliANUS*.

Musculus scapulohumeralis cranialis (=m. proscapulohumeralis)

Este músculo también dirige el húmero posteriormente y contribuye en la aducción de este hueso y baja el ángulo de ataque del ala (Owre, 1967). Se origina de manera carnosa en la escapula desde el borde medio-posterior de la superficie lateral y se inserta en el húmero de manera carnosa o tendinosa sobre el lado disto-dorsal de la *fossa pneumotricipitalis* y puede extenderse hasta el *tuberculum ventrale* (Owre, 1967).

Este músculo deja en la inserción en MLP-PV 88-IX-20-1, MACN-PV 12736 y MACN-PV 12747 una marca más prominente que en *An. anHINGA*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliANUS*.

Discusión

El *m. subscapularis*, *m. deltoides pars major et pars minor* y *m. scapulohumeralis cranialis* en los materiales fósiles MLP-PV 88-IX-20-1, MACN-PV 12736 y MACN-PV 12747 poseen inserciones semejantes en posición a aquella en *An. anHINGA* y *An. melanogaster*, pero más conspicuos; por su parte, el origen del *m. supracoracoideus* en FCP-V-A-006 es más profundo y la inserción en MACN-PV

12736 y MACN-PV 12747 se ubica más distal. El comportamiento de estos músculos, funcionalmente implicarían que las anhingas fósiles poseían una potencia superior a la de las anhingas actuales, que le permitía realizar un vuelo ascendente rápido, como así también tendrían buenas destrezas para ajustar la altura a partir de cambios rápidos en medio del planeo libre o alrededor de corrientes de aires ascendentes; Fisher (1946) halló este tipo de diferencias entre especies grandes y pequeñas de catártidos planeadores.

El *m. latissimus dorsi* y *m. scapulohumeralis caudalis* en MLP-PV 88-IX-20-1, MACN-PV 12736 y MACN-PV 12747 tienen comportamientos de sus inserciones semejantes a las anhingas actuales, lo que sugiere que su desempeño sería comparable. El desarrollo particular del primer músculo, tal como infirió Owre (1967) para *An. anhinga*, además se vincularía con que esta aves extintas podían semiflexionar el ala durante excursiones bajo el agua.

Músculos que extienden la ulna

***Musculus humerotriceps* (= *m. triceps* parte externa)**

Este músculo aparte de ser un poderoso extensor de la ulna, es su depresor (Owre, 1967). Se origina de forma carnosa en el húmero (Figura 88) cerca de la *fossa pneumotricipitalis* y se inserta en la ulna a través de un fuerte tendón sobre el *olecranon*.

El origen en MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, *An. anhinga* y *An. melanogaster* está más excavado sobre la parte distal de la *fossa pneumotricipitalis* que en *Ph. brasiliensis*. En MLP-PV 88-IX-20-1 y SGO-PV 22212b este músculo al pasar sobre el extremo distal del húmero deja un *sulcus humerotricipitalis* más amplio que en *An. minuta*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

Por su parte, la inserción sobre la ulna SGO-PV 4001-K, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es proporcionalmente más amplia que en *Ph. brasiliensis*.

***Musculus scapulotriceps* (= *m. triceps* parte escapular)**

Este músculo, aparte de extender la ulna, participa en elevar a este hueso y el húmero (Owre, 1967). Se origina en la escapula desde una amplia aponeurosis desde la superficie lateral; también lo hace en el húmero desde la superficie posterior adyacente

al *tuberculum ventrale* y desde un tendón situado en la diáfisis de este hueso (Owre, 1967). El músculo deja en el húmero sobre la epífisis distal el *sulcus scapulothoracicus* y luego se inserta en la ulna de manera tendinosa sobre el olecranon.

El tendón donde se origina este músculo sobre la diáfisis de los húmeros MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* deja una prominencia más reducida que aquella en *Ph. brasiliANUS*. El *sulcus scapulothoracicus*, por donde pasa este músculo antes de insertarse, en MLP-PV 88-IX-20-1 y SGO-PV 22212b es más amplio que en *An. minuta*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster*; *Ph. brasiliANUS* presenta un estado intermedio entre estas anHINGAS.

La inserción de este músculo en SGO-PV 4001-K, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es más amplia y dirigida distalmente que en *Ph. brasiliANUS*.

Discusión

El mayor desarrollo general del *m. humerotriceps* en las formas fósiles (MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, MLP-PV 88-IX-20-1 y SGO-PV 22212b) indicaría que las especies a las cuales pertenecerían tendrían mayores fuerzas para batir sus alas para alzar vuelo, en relación a las anHINGAS actuales. En cambio, *An. minuta* poseería capacidades locomotoras semejantes a aquellas de las anHINGAS actuales.

Por su parte, acerca del *m. scapulothoracicus*, Fisher (1946) y Owre (1967) coinciden en que el rol primordial de este músculo es posicionar el ala semiflexionada durante el planeo. Owre (1967) además interpretó que el mayor desarrollo de este músculo en *An. anHINGA*, respecto de *Ph. auritus* podría ser correlacionado con este hábito de vuelo e incluso podría tener un rol considerable en mantener las alas semiabiertas durante las excursiones bajo el agua de la anHINGA. Debido a que a grandes rasgos las anHINGAS fósiles son semejantes en los orígenes o inserciones a esta anHINGA actual, estas inferencias pueden ser extrapoladas a las primeras.

Músculos que flexionan la ulna

Musculus biceps brachii (= *m. biceps*)

Este músculo aparte de flexionar la ulna, la rota para deprimir el borde de ataque del ala (Owre, 1967). Se origina mediante un tendón largo y delgado en el coracoides, a lo largo del borde dorsoanterior al origen del *m. coracobrachialis cranialis*. Se inserta en el radio por medio de un tendón en la parte próximo-posterior y en el extremo

proximal de la ulna sobre la cara anterior inmediatamente proximal a la *impressio m. brachialis*.

El origen del *m. biceps brachii* en el coracoides FCP-V-A-006, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es proporcionalmente más corto que en *Ph. brasiliensis*.

La inserción de este músculo en la ulna SGO-PV 4001-K, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es ligeramente más conspicua que aquella en *Ph. brasiliensis*.

***Musculus pronator profundus* (= *m. pronator longus*)**

Este músculo además de flexionar la ulna, también participa en deprimir el borde de ataque del ala (Owre, 1967). Tiene un origen tendinoso en el húmero desde la parte distal de este, inmediatamente distal al *epicondylus ventralis* y se inserta en el radio de manera carnosa sobre la cara dorsal de la diáfisis (Figura 89).

Este músculo tiene un origen en MLP-PV 88-IX-20-1, SGO-PV 22212b y *Ph. brasiliensis* más grande y profundo que en *An. anhinga* y *An. melanogaster*.

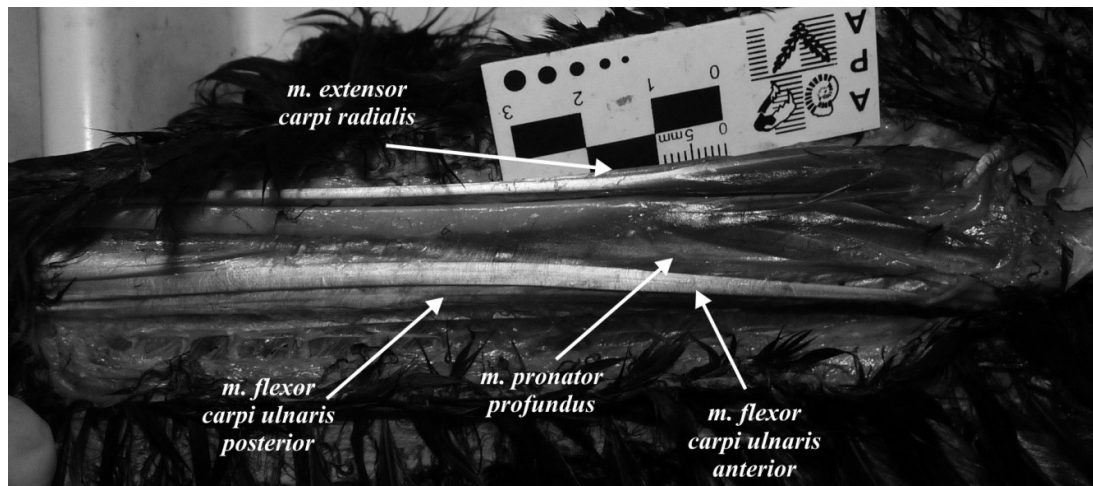


Figura 89. Musculatura de la ulna de *Phalacrocorax brasiliensis*.

***Musculus pronator superficialis* (= *m. pronator brevis*)**

Al igual que el *m. pronator profundus*, además de flexionar la ulna, contribuye en la depresión del borde de ataque del ala (Owre, 1967). Este músculo se origina mediante un tendón desde el húmero sobre la epífisis distal, anterior y proximal al *epicondylus ventralis* y se inserta en el radio sobre la diáfisis.

El origen de este músculo en MLP-PV 88-IX-20-1 y SGO-PV 22212b, *An. minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es redondeado, mientras que en *Ph. brasiliensis* es alargado.

Musculus ectepicondylulo-ulnaris (=m. anconeus)

Este músculo flexiona la ulna y baja el borde de ataque del ala (Owre, 1967). Se origina en el húmero a partir de un tendón en la zona del *epicondylus dorsalis* y tiene su inserción en la ulna de forma carnosa en la superficie próximo-anterior de este hueso.

Los orígenes de este músculo en MLP-PV 88-IX-20-1, SGO-PV 22212b, *An. minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es independiente del *m. extensor carpi ulnaris*, mientras que en *Ph. brasiliensis* son comunes.

Musculus supinator brevis

Este músculo participa en flexionar la ulna y en elevar el borde de ataque de este elemento (Owre, 1967). Se origina en el húmero en la epífisis distal dorsal, inmediatamente distal al origen del *m. extensor metacarpi radialis* y se inserta de manera carnosa en el radio sobre su parte dorsal.

El origen de este músculo en MLP-PV 88-IX-20-1, SGO-PV 22212b, *An. minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* se encuentra ligeramente separado de aquel de *m. extensor digitorum communis*, en cambio en *Ph. brasiliensis* se produce una fosa profunda común.

Musculus brachialis

Este músculo aparte de flexionar la ulna, también eleva el borde de ataque de esta parte (Owre, 1967). Es corto y con forma de cinta, y se origina en el húmero en la parte distal anterior y se inserta sobre la ulna en la parte antero-proximal.

El origen en MLP-PV 88-IX-20-1, SGO-PV 22212b, *An. minuta* y *Ph. brasiliensis* es amplio, somero en su porción proximal y algo más excavado en su porción distal, en cambio en *An. anhinga* y *An. melanogaster* es más alargado y está homogéneamente excavado en toda su extensión.

La inserción sobre la ulna en SGO-PV 4001-K, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es amplia y profunda, en cambio en *Ph. brasiliensis* es proporcionalmente más estrecha.

Discusión

Owre (1967) argumentó que en *An. anhinga* el *m. biceps brachii* estaría involucrado en mantener el peso que se ejerce sobre el ala mientras planean, en tanto que en *Ph. auritus* este músculo podría contribuir más en la flexión del ala. Por otra

parte, según Owre (1967), el *m. pronator superficialis* y el *m. pronator profundus* son importantes en aves que desarrollan un vuelo planeado, contribuyendo en ajustar el borde de ataque del ala. Además, este autor respecto del *m. ectepicondylo-ulnaris*, infirió que en *An. anhinga* este desempeñaría una acción más lenta, pero más poderosa que en *Ph. auritus*. Estas inferencias anteriores, tanto para el *m. biceps brachii*, *m. pronator profundus*, *m. pronator superficialis* y *m. ectepicondylo-ulnaris*, las semejanzas en el origen o inserciones entre los materiales fósiles (FCP-V-A-006, SGO-PV 4001-K, MLP-PV 88-IX-20-1, SGO-PV 22212b) y *An. minuta* con *An. anhinga*, pueden extrapolarse a las anhingas fósiles; el *m. supinator brevis* puede contribuir en esta acción, puesto que también extiende y rota el borde de ataque del ala, además que el comportamiento muscular es similar entre las anhingas comparadas. Por último, debido a que el origen del *m. brachialis* en las anhingas comparadas y el cormorán varía en profundidad y forma, se podría inferir que este músculo no está directamente vinculado con sus hábitos locomotores.

Músculos que actúan sobre el carpometacarpo y los dígitos

Musculus extensor carpi ulnaris (=m. flexor metacarpi radialis)

Este músculo funciona como flexiona el carpometacarpo y probablemente lo eleva y además de flexionar la ulna (Owre, 1967). Se origina en el húmero mediante un tendón en una amplia superficie distal, sobre la cara ventral; proximal a este músculo se ubica el origen del *m. ectepicondylo-ulnaris*. Se inserta en el carpometacarpo sobre el *os metacarpale major* sobre la superficie postero-proximal.

El origen de este músculo en MLP-PV 88-IX-20-1, *An. anhinga* y *An. melanogaster* está separado ligeramente del *m. ectepicondylo-ulnaris*, mientras que en *Ph. brasiliensis* es común. En tanto que la inserción sobre el carpometacarpo MLP-PV 88-IX-20-4, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es más amplia que en *Ph. brasiliensis*, aunque en este cormorán es más prominente.

Musculus ulnometacarpalis dorsalis (=m. flexor metacarpi posterior)

La función principal de este músculo es flexionar el carpometacarpo (Owre, 1967). Se origina en la ulna sobre la epífisis distal en el margen dorso-posterior del *condylus dorso-ulnaris* mediante el *ligamentum m. ulnometacarpalis dorsalis* y se

inserta en el carpometacarpo con un tendón en el *os metacarpale minus* sobre el margen postero-proximal.

En la inserción de este músculo sobre el carpometacarpo MLP-PV 88-IX-20-4 deja un surco considerablemente más conspicuo respecto de aquel en las anhingas actuales comparadas y *Ph. brasiliensis*.

Musculus ulnometacarpalis ventralis (=m. flexor carpi ulnaris brevis)

Este músculo aparte de flexionar el carpometacarpo, lo rota bajando el borde de ataque del ala (Owre, 1967). Se origina en la ulna de manera carnosa en la epífisis distal, formando la *depressio radialis* y se inserta en el carpometacarpo a través de un fuerte tendón cerca del borde más próximo-dorsal de la *trochlea carpalis*.

La inserción en el carpometacarpo MLP-PV 88-IX-20-4, *An. aninga* y *An. melanogaster* deja una superficie ligeramente más amplia respecto de aquella de *Ph. brasiliensis*.

Musculus flexor carpi ulnaris

Cumple diversas funciones a parte de flexionar el carpometacarpo, como ser rotar el húmero, extender y flexionar la ulna, extender el dígito III, deprimir el borde de ataque del ala, entre otras (Owre, 1967). Este complejo músculo (Figura 89) puede ser dividido en dos capas que pueden ser a su vez subdivididas en dos partes (Owre, 1967). Estas divisiones se originan en el húmero, en la epífisis distal sobre el *epicondylus ventralis* (capa superficial de la división anterior) o próxima medialmente a este en el *processus flexorius* (división posterior). Se insertan de manera tendinosa en el carpometacarpo sobre la porción próximo-dorsal del cuneiforme (capa superficial de la división anterior), sobre la falange II del dígito III (capa profunda de la división anterior) o se inserta sobre el cuneiforme (división posterior).

El origen de la división anterior en MLP-PV 88-IX-20-1, SGO-PV 22212b y *Ph. brasiliensis* es notoriamente más profundo que aquel en *An. minuta*, *An. aninga* y *An. melanogaster*; asimismo, el origen de la división posterior en MLP-PV 88-IX-20-1 también es más profunda, respecto de las especies de *Aninga*.

Musculus extensor longus alulae (=m. extensor longus digiti II)

Este músculo contribuye en la extensión del carpometacarpo (Owre, 1967). Tiene su origen de manera carnosa en la diáfisis del radio desde la parte postero-

proximal y desde la diáfisis de la ulna en la porción ventro-anterior de esta. Se inserta en el carpometacarpo mediante un tendón en el *processus extensorius*.

La inserción en MLP-PV 88-IX-20-4, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es más amplia que en *Ph. brasiliANUS*.

Musculus extensor carpi radialis (=m. extensor metacarpi radialis)

Este músculo de la ulna (Figura 89) genera una poderosa extensión del carpometacarpo y además contribuye en la depresión del borde de ataque del ala (Owre, 1967). Presenta el *pars anconalis* que se origina en el húmero en la epífisis distal, proximalmente al *epicondylus dorsalis*, y el *pars palmaris* que se ubica inmediatamente proximal al *pars anconalis* (Owre, 1967); ambos se insertan en el carpometacarpo sobre el *processus extensorius*.

Los orígenes de los *pars anconalis* y *pars palmaris* en MLP-PV 88-IX-20-1, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* se ubican proximo-dorsal al *epicondylus dorsalis* y están más separados entre sí; por su parte, en *Ph. brasiliANUS* se disponen más proximales, menos distanciados entre sí y son más profundos respecto de las anHINGAS.

La inserción en MLP-PV 88-IX-20-4, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es más amplia que en *Ph. brasiliANUS*.

Musculus extensor digitorum communis

Este músculo también flexiona el dígito II, extiende el dígito III y eleva el carpometacarpo (Owre, 1967). Se origina en la epífisis distal del húmero, sobre su cara dorsal entre el *epicondylus dorsalis* y el *condylus dorsalis* y se inserta a través de tendones en falanges del dígito II y III.

El origen de este músculo en MLP-PV 88-IX-20-1, *An. minuta*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* es somero y está separado del *m. supinator brevis*, en tanto que en *Ph. brasiliANUS* es más profundo y forma una impresión común con el *m. supinator brevis*.

Musculus abductor alulae (=m. abductor alae digiti II)

Este músculo se encarga de abducir el dígito II, como así también contribuye a su depresión (Owre, 1967). Tiene su origen de manera carnosa o tendinosa (Owre, 1967) en el carpometacarpo sobre el *os metacarpale alulare* desde la mayor parte de su superficie dorsal y se inserta sobre la falange del dígito II.

El origen en MLP-PV 88-IX-20-4, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es más somero respecto de *Ph. brasiliensis*; en esta última especie, es más profundo especialmente en su margen posterior.

***Musculus adductor alulae* (=m. adductor alae digiti II)**

Este músculo interviene en la aducción y depresión del dígito II (Owre, 1967). Su origen es carnoso en el carpometacarpo (Figura 90) sobre el *os metacarpale major*, desde su superficie antero-ventral y se inserta sobre la falange del dígito II.

Este músculo en MLP-PV 88-IX-20-4, *An. anhinga* y *An. melanogaster* deja sobre la parte distal del *os metacarpale alulare* una pequeña concavidad más profunda que aquella en *Ph. brasiliensis*.

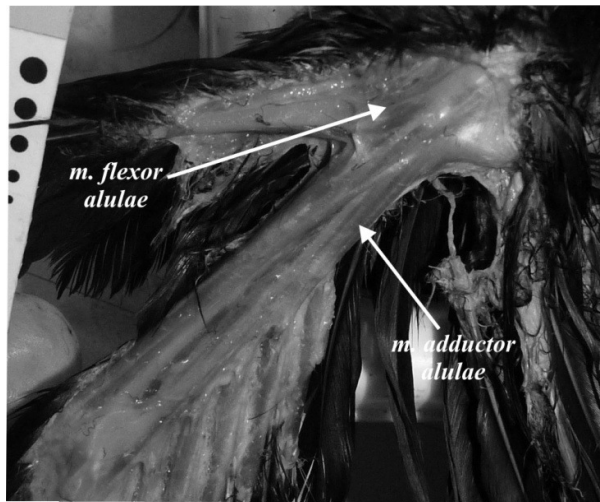


Figura 90. Musculatura del carpometacarpo de *Phalacrocorax brasiliensis*.

***Musculus flexor alulae* (=m. flexor digiti II)**

Este músculo interviene en la flexión y depresión del dígito II (Owre, 1967). Tiene un origen carnoso en el carpometacarpo (Figura 90) desde una depresión en la parte antero-proximal del *processus pisiformis* y se inserta de manera tendinosa sobre la falange del dígito II.

El origen en MLP-PV 88-IX-20-4 es somero y con el margen que limita con el *os metacarpalis alulare* poco definido, comparado con *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

Discusión

Owre (1967) interpretó que la fusión del *m. extensor carpi ulnaris* con el *m. ectepicondylo-ulnaris* en *Ph. auritus* puede indicar un ligero incremento en la fuerza para flexionar la ulna, respecto de *An. anHINGA*. Como MLP-PV 88-IX-20-1 comparte las características del origen y MLP-PV 88-IX-20-4 la inserción de este músculo con esta especie actual, es posible extrapolar sus similares acciones funcionales en las formas fósiles.

Respecto del *m. ulnometacarpalis ventralis* y el *m. ulnometacarpalis dorsalis* en MLP-PV 88-IX-20-4, se puede inferir que al tener una inserción más importante en relación a *An. anHINGA* y *An. melanogaster*, indicaría que la anHINGA extinta a la cual pertenecería este material requería realizar ajustes constantes de la parte distal del ala, para prolongar el planeo o controlar el ascenso.

Owre (1967) consideró que el desarrollo del *m. flexor carpi ulnaris* en *An. anHINGA* se vincula con su vuelo planeado utilizan. Pese a que en los materiales de anHINGAS fósiles (MLP-PV 88-IX-20-1, SGO-PV 22212b) tienen desarrollos de este músculo que difieren con *An. minuta*, *An. anHINGA* y *An. melanogaster* (i.e., mayor profundidad del origen), coinciden en la ubicación de su origen e inserción, lo que igualmente sugiere que comparten el modo en que utilizan este músculo.

Owre (1967) destacó que el *m. extensor longus alulae* al igual que ocurre con otros músculos de la ulna, es importante en los cambios de posición de la parte distal del ala, cuando el ala está extendida durante el vuelo. Este autor también consideró que es esperable hallar un mayor desarrollo en aves que planean al volar, como las anHINGAS. Esto se refleja en la inserción en MLP-PV 88-IX-20-4, por lo que indicaría que esta anHINGA podía planear durante el vuelo.

Los correlatos óseos del *m. extensor carpi radialis*, *m. extensor digitorum communis*, *m. abductor alulae* y *m. adductor alulae* en MLP-PV 88-IX-20-4 y MLP-PV 88-IX-20-1 concuerdan con aquellos de las anHINGAS actuales estudiadas, lo que permiten inferir que las anHINGAS a las cuales representarían podrían desempeñar una buena extensión del extremo del ala y realizar ligeros ajustes desde esta zona durante el vuelo planeado. Asimismo, el correlato descrito para *An. minuta*, referente al *m. extensor digitorum communis*, también es consistente con este tipo de habilidades. La marca que deja el *m. flexor alulae* sobre el carpometacarpo MLP-PV 88-IX-20-4 no se corresponde con aquellos de las anHINGAS actuales, lo cual podría estar relacionado con una disminución en la utilización de este músculo, y por ende de la menor capacidad de maniobrabilidad del alula.

Músculos del miembro posterior

En las aves, pese a que la mayor parte de los movimientos de la extremidad ocurren por debajo de la rodilla (Fisher, 1946), alrededor del fémur se concentra un importante porcentaje de la masa muscular de las patas de las aves. Asimismo, los movimientos hacia delante del fémur, tibiotarso y tarsometatarso son ejecutados por músculos mucho menos voluminosos y potentes que aquellos que lo hacen posteriormente. En las anhingas fósiles se pudieron inferir ocho músculos asociados al fémur, tres que lo mueven anteriormente, dos lo mueven posteriormente, dos que lo rotan, dos que lo abducen y uno que lo desplaza medialmente; asociados con el tibiotarso se reconstruyeron nueve músculos, de los cuales cuatro lo extienden, tres lo flexionan y dos ejecutan otras acciones sobre este; además, involucrados con la movilidad del tarsometatarso se infirieron cinco, de los cuales tres lo extienden, uno lo flexiona y uno lo abre; por último, asociados con los dígitos se reconstruyeron diez músculos, de estos tres se encargan de flexionarlos, tres los extienden, dos los abren y uno los cierra. Las figuras 91-94 muestran los orígenes o inserciones de los músculos reconstruidos.

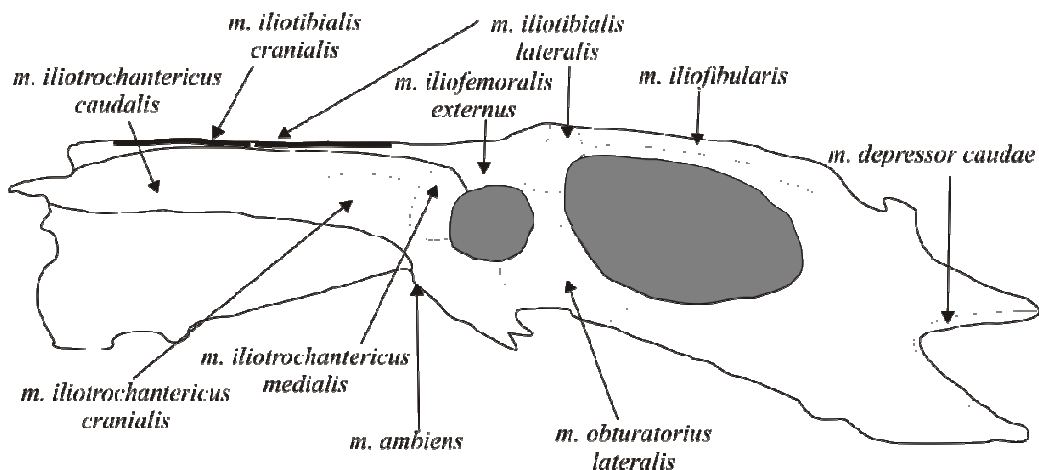


Figura 91. Orígenes e inserciones de los músculos de la cintura pélvica+sinsacro en vista lateral.

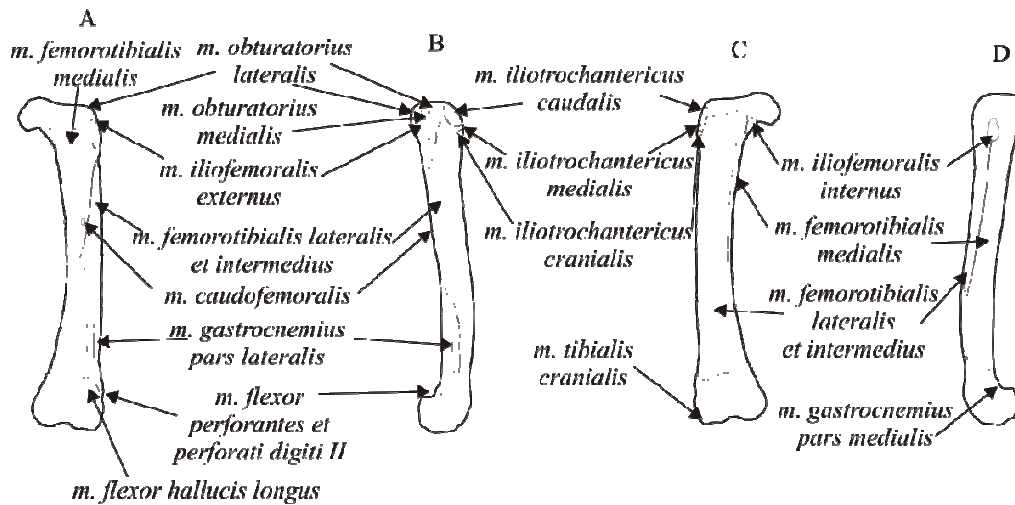


Figura 92. Orígenes e inserciones de los msculos del fémur en vistas posterior (A), lateral (B), anterior (C) y medial (D).

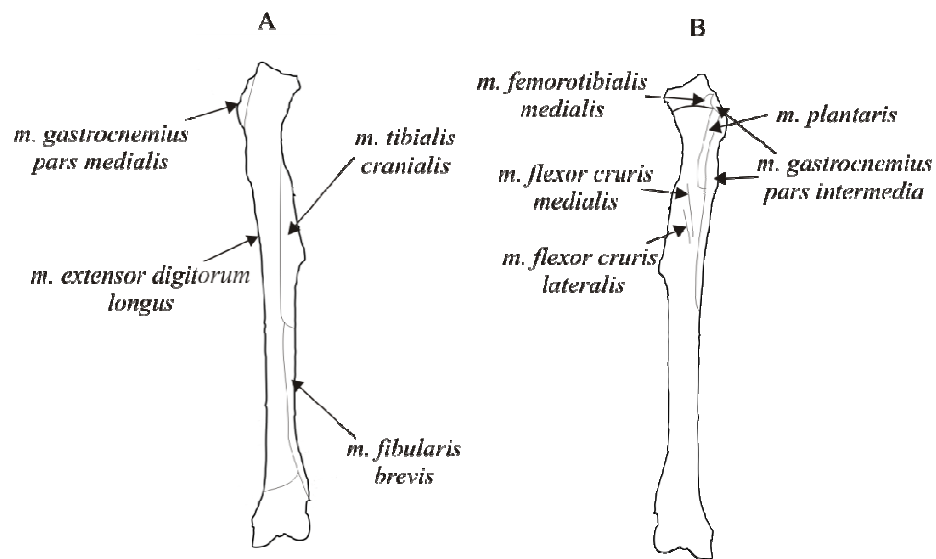


Figura 93. Orígenes e inserciones de los músculos del tibiotarso en vistas anterior (A) y posterior (B).

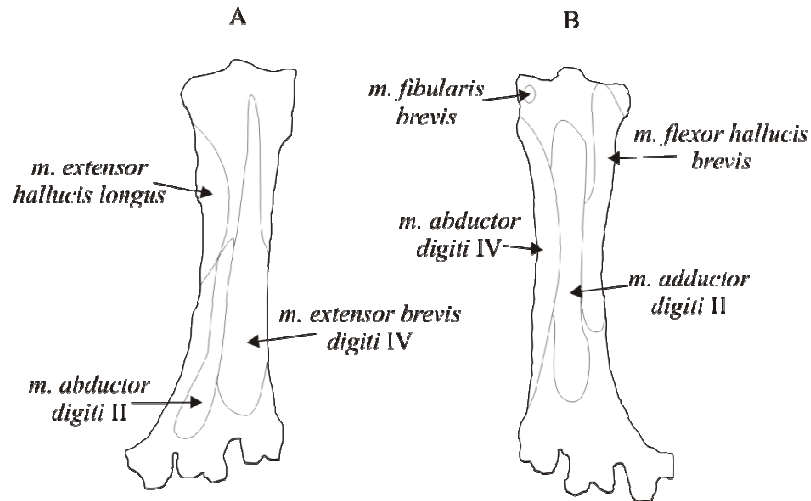


Figura 94. Orígenes e inserciones de los músculos del tarsometarso en vistas anterior (A) y posterior (B).

Músculos que mueven anteriormente el fémur

Musculus iliotrochantericus caudalis (= *m. gluteus profundus*)

Este músculo se ubica sobre la cara lateral del fémur y está cubierto por el *m. iliotibialis cranialis*, el *m. iliotibialis lateralis* y en parte por el *m. iliofemoralis externus*; participa en extender, estabilizar y rotar el fémur anteriormente (Owre, 1967) e incluso lo puede mover medialmente (Hudson, 1937; Fisher, 1946). Su origen en el ileon es carnoso y se produce sobre la mayor parte de la *fossa iliaca dorsalis* del *ala preacetabularis ilii*, y se localiza más sobre la parte dorsal de esta al dirigirse posteriormente, y queda limitada posteriormente por el origen del *m. caudofemoralis*. Se inserta en el fémur de manera tendinosa sobre la superficie antero-lateral del *trochanter femoris*.

El origen en *Ma. paranensis*, *Ma. kiyuensis*, SGO-PV 4001-B y *Ph. brasiliensis* muestran un origen ligeramente más profundo que en las anhingas actuales comparadas.

En las anhingas la inserción de este músculo es más corta, más profunda y ligeramente más anterior comparada con aquella de *Ph. brasiliensis*; a su vez en *Ma. paranensis* y *Ma. ranzii* es levemente más amplia que en las anhingas actuales.

Musculus iliotrochantericus cranialis (= *m. iliacus*)

La función de este músculo es similar a la del *m. iliotrochantericus caudalis* (Owre, 1967). Este músculo y el *m. iliotrochantericus medialis* se discriminan mejor en

An. aninga que en *Ph. brasiliensis*. En las aningas se origina en el íleon donde el *ala preacetabularis ilii* se vuelve más estrecha y latero-anteriormente queda rodeado por el *m. iliotrochantericus caudalis*, y posteriormente por el *m. iliotrochantericus medialis*. En estas especies se inserta en el fémur, lateral al *trochanter femoris* y distal al *m. iliotrochantericus medialis*. Por su parte en *Ph. brasiliensis* tanto el origen como la inserción es común con el *m. iliotrochantericus medialis*; en este cormorán se origina en el íleon sobre el *ala preacetabularis ilii*, posterior al *m. iliotrochantericus caudalis* y anterior al *foramen acetabuli* y se inserta en el fémur sobre la epífisis proximal, lateral al *trochanter femoris* y distal a la inserción del *m. iliotrochantericus caudalis*.

Musculus iliotrochantericus medialis (=m. iliotrochantericus medius)

Este músculo cumple también aquellas funciones que tienen el *m. iliotrochantericus caudalis* y el *m. iliotrochantericus cranialis* (Owre, 1967). Su origen en las aningas es en el íleon, inmediatamente anterior al *foramen acetabuli*, mientras que se inserta en el fémur, proximal a la del *m. iliotrochantericus caudalis*; como se dijo antes, en *Ph. brasiliensis* está fusionado con el *m. iliotrochantericus cranialis* y comparten su origen e inserción.

El origen en *Ma. paranensis*, *Ma. kiyuensis* y SGO-PV 4001-B es más profundo que en las aningas actuales y su inserción no solo es más profunda, sino que también está más distanciada de la del *m. iliotrochantericus cranialis*.

Discusión

La fusión entre el *m. iliotrochantericus medialis* y *m. iliotrochantericus cranialis* que ocurre en *Ph. brasiliensis* también se describió en *Ph. auritus* (Owre, 1967), en tanto que en los géneros *Sula* (ver Hudson, 1937) y *Morus* (ver Gadow, 1891; tomado de Hudson, 1937) se completa también con la anexión del *m. iliotrochantericus caudalis*. En *Macraninga paranensis* y *Ma. ranzii* las inserciones de estos tres músculos son claramente separadas, lo que indicaría que estos no estarían fusionados, como ocurre en aningas actuales. En SGO-PV 4001-B, debido a que los orígenes de estos músculos no se distinguen claramente sobre la cintura pélvica, no se puede determinar qué grado de diferenciación poseen.

Estos tres músculos, a grandes rasgos, en las aningas presentan una menor profundidad del origen y menor extensión de la inserción, respecto del cormorán comparado. Owre (1967) consideró que el menor desarrollo de estos tres músculos en

An. aninga le impide posicionar bien sus patas bajo su cuerpo o generar una fuerte patada durante el nado como en el caso del cormorán, pero funcionaría más mientras el ave trepa y se aferra en la vegetación, lo cual es facilitado por poseer membranas interdigitales más cortas. Entre las aningas, la ligera mayor profundidad del origen en *Ma. paranensis*, *Ma. kiyuensis* y SGO-PV 4001-B, o en la inserción en *Ma. paranensis* y *Ma. ranzii*, estaría relacionado a las mayores masas corporales, aunque compartirían el hábito de las aningas actuales. Noriega (2001) notó en *Ma. paranensis* estas características en los correlatos óseos, desarrollando una conclusión semejante sobre su locomoción.

Músculos que mueven posteriormente el fémur

***Musculus ischiofemoralis* (= *m. flexor ischiofemoralis*)**

Este músculo profundo y bien desarrollado, aparte de mover posteriormente el fémur, interviene en su estabilización y rotación (Owre, 1967). Se origina en el íleon de forma carnosa sobre una amplia zona del *ala postacetabularis ilii* y en el isquion sobre el *ala ischii*, rodeando la parte lateral, dorsal y posterior del *foramen ilioischadicum*; culmina con un importante tendón en la diáfisis proximal del fémur dejando una cresta desde la mitad lateral hasta la cara posterior de esta.

La inserción de este músculo en las aningas es prominente, robusta y algo desviada del eje próximo-distal; entre las aningas, es más alargada en *Ma. paranensis* y *Ma. ranzii* que en *An. aninga* y *An. melanogaster*; por su parte, en *Ph. brasiliensis* a diferencia de las aningas, contacta proximalmente con la inserción del *m. iliofemoralis externus* y desde allí forma una cresta delgada que se extiende más distal sobre la cara posterior hasta la inserción del *m. caudofemoralis*.

Musculus caudofemoralis

Este músculo largo, estrecho y delgado también podría intervenir en los movimientos laterales o ventrales de la cola o contribuir en la abducción de las plumas rectrices (Owre, 1967 y bibliografía allí citada). Se origina en una aponeurosis ubicada en la superficie ventral al *m. lateralis caudae* y no se conecta con el pigostilo. Se inserta en la diáfisis del fémur mediante un largo y angosto tendón sobre la superficie posterior.

El sitio en el cual se inserta este músculo en las aningas es más distal en relación al *m. ischiofemoralis*, en tanto que en *Ph. brasiliensis* están próximos entre sí.

En *Ma. paranensis* y *Ma. ranzii* se encuentra menos desarrollado que en las anhingas actuales y el cormorán.

Discusión

Hudson (1937) comentó que el *m. ischiofemoralis* tiene un comportamiento muy uniforme entre las aves. Fisher (1946) al estudiar catártidos no encontró una relación entre su desarrollo y las masas corporales. Owre (1967) consideró que funcionalmente este músculo cumpliría el rol de oponerse a la fuerza que empuja el fémur hacia delante, como así también podría encargarse de distribuir la fuerza sobre los pies y de corregir la posición de estos durante el buceo. El desarrollo más localizado próximo-lateralmente de este músculo en las anhingas fósiles y actuales indica que puede generar una fuerza más direccionada que en el cormorán comparado. Para *Ma. paranensis*, Noriega (2001) consideró que las evidencias que este músculo dejaba en el origen e inserción eran intermedias entre anhingas y cormoranes.

Miller (1937, en Owre, 1967) respecto del *m. caudofemoralis* no encontró correlaciones entre este músculo y el hábito acuático. Owre (1967) propuso que el acercamiento que hay entre este músculo y el *m. ischiofemoralis* en *Ph. auritus*, podría estar relacionado con el desplazamiento durante el buceo. George y Berger (1966) entre las aves acuáticas, citan que en *Fregata* y *Uria* (Alcidae) su inserción se encuentra más hacia la mitad de la diáfisis, tal como se presenta en *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*; estas evidencias permiten sustentar la propuesta de Owre (1967). Sin embargo, Gatesy y Dial (1993) sostienen que este músculo no cumple un rol importante en el desplazamiento de las aves.

El hecho de que las anhingas actuales y fósiles mantengan similares inserciones para ambos músculos, indicaría que las especies fósiles no poseían una patada mucho más fuerte que aquella de los cormoranes. Probablemente puede deberse a la conformación general de sus esqueletos, cuyos huesos son más gráciles y menos neumáticos, lo que optimizaría el desempeño bajo el agua y no necesitarían de un desarrollo compensatorio de la musculatura asociada a la propulsión en el buceo. El ligero mayor desarrollo de la inserción del *m. ischiofemoralis* en las anhingas fósiles estudiadas, estaría asociado a la mayor masa corporal.

Músculos que rotan el fémur

Musculus obturatorius lateralis (= *m. obturator externus*)

Este músculo rota al fémur, tras mover a su superficie anterior en dirección lateral y posterior, asimismo desplaza el *caput femoris* postero-ventralmente dentro del *foramen acetabuli* y tira de este hueso anteriormente (Owre, 1967). Se origina en el isquion de forma carnosa sobre la porción anterior y se extiende dorsalmente hacia la porción ventral del *antitrochanter*. Se inserta mediante un tendón sobre el fémur en la superficie contigua lateral al *trochanter femoris*.

El origen del *m. obturatorius lateralis* en *Ma. paranensis*, *An. anhinga* y *Ph. brasilianus* es más somero que en *An. melanogaster*.

Por su parte, la inserción de este músculo en *Ma. paranensis*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus* coinciden en profundidad.

Musculus obturatorius medialis (= *m. obturator internus*)

La función de este músculo es similar a la del *m. obturatorius lateralis* (Owre, 1967). Su origen es en el isquion sobre la superficie medial de este, posterior al *m. obturatorius lateralis*. Se inserta en el fémur a través de un tendón sobre la cara latero-distal al *trochanter femoris*, ligeramente separado del *m. obturatorius lateralis*.

Este músculo en *Ma. paranensis* tiene una inserción más profunda comparada con aquella en *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*; en las anhingas se ubica posterior respecto del *m. obturatorius lateralis*, mientras que en el cormorán es proximal.

Discusión

Fisher (1946) sostuvo que tanto el *m. obturatorius lateralis* como el *m. obturatorius medialis* realizan una débil acción como antagónicos de músculos que dirigen el fémur anteriormente tales como el *m. iliotrochantericus caudalis*, *m. iliotrochantericus cranialis* y el *m. iliotrochantericus medialis*. Sin embargo, Hudson (1937) sostiene que ambos músculos actúan principalmente manteniendo el fémur ubicado dentro de la articulación con la cintura pélvica. El *m. obturatorius lateralis* en *Ma. paranensis* coincide en desarrollo con *An. anhinga* y *An. melanogaster*, pero la inserción del *m. obturatorius medialis* en esta especie fósil es más profunda, lo que indica que el requerimiento de este músculo en retener adecuadamente posicionado el

fémur fue más considerable; Noriega (2001) consideró que las inserciones de ambos músculos eran intermedias en forma y posición entre anhingas y cormoranes.

Músculos que abducen el fémur

Musculus iliofemoralis externus (=m. piriformis)

Este músculo cumple la función de estabilizar el fémur (Owre, 1967). Es pequeño, plano y posee el *pars caudalis* y *pars pelvica*. Su origen en el fleon es carnoso, con forma de “V” y se produce dorsal al *foramen acetabuli* entre la parte posterior del *m. iliotrochantericus caudalis* y rodeado dorso-posteriormente por el *m. iliotibialis lateralis*. Termina distalmente mediante un tendón en el fémur sobre la cara lateral de este.

En *Ma. paranensis*, *Ma. kiyuensis* y SGO-PV 4001-B la superficie donde se origina este músculo tiene los *vertex craniolateralis ilii* (*sensu* Livezey y Zusi, 2006) más desplazados medialmente respecto de *An. anhinga* y *An. melanogaster*; en tanto que en *Ph. brasiliensis* es intermedio en la superficie que ocupa.

El correlato óseo de la inserción de este músculo en el fémur de *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es profundo y de mayor tamaño que en *Ph. brasiliensis*.

Musculus ambiens

Además de abducir el fémur, colabora en extender este hueso y contribuye a aumentar la fuerza ejercida por los flexores de los dígitos que pasan por el tibiotarso (Owre, 1967). Se origina en el pubis mediante un tendón desde el *tuberculum preacetabulare* y se inserta en el tibiotarso sin dejar marca ósea, puesto que ocurre sobre una aponeurosis.

El origen en *Ma. paranensis*, SGO-PV 4001-B, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es anterior al *foramen acetabuli*, en tanto que en *Ph. brasiliensis* es ventral.

Discusión

Owre (1967) consideró que el *m. iliofemoralis externus* en *An. anhinga* tendría una más rápida, pero menos poderosa acción que en *Ph. auritus*; esto se puede también extrapolar a *Ma. paranensis*, *Ma. kiyuensis* y a la anhinga que representaría SGO-PV

4001-B, puesto que son semejantes en sus orígenes e inserciones; sin embargo, Noriega (2001) describió que la inserción de este músculo era intermedia entre anhingas y cormoranes, lo cual interpretó que estaría vinculado con una patada intermedia entre rápida, pero débil en el primero y la acción lenta pero potente en el segundo.

Owre (1967) respecto del *m. ambiens* consideró que la posición más anterior de su origen en *An. anhinga*, podría indicar que este músculo sería más eficiente en mover la rodilla y así podría actuar más sobre el tibiotarso que en *Ph. auritus*; los correlatos óseos de este en las anhingas fósiles indican que también podrían coincidir en los desempeños con esta anhinga actual; Noriega (2001) interpretó que el origen de este en *Ma. paranensis*, al igual que en *m. iliofemoralis externus*, indicaría que en esta especie tendría una eficiencia locomotora intermedia.

Músculos que aducen el fémur

Musculus iliofemoralis internus (=m. psoas)

Este músculo ejerce una débil aducción y rotación del fémur (Owre, 1967). Se origina de forma carnosa en el fleon en la porción latero-posterior del *ala preacetabularis ilii* y del *pubis* adyacente al *foramen acetabuli*. Se inserta en el fémur de forma carnosa sobre la cara medial de la diáfisis, contiguo distalmente al *caput femoris*.

La inserción de este músculo en vista medial, en *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es proporcionalmente más alargada y profunda que en *Ph. brasiliensis*.

Discusión

El correlato óseo de este músculo en *Ma. paranensis* y *Ma. ranzii* concuerdan en forma y profundidad en con las anhingas actuales, lo cual permite inferir para las especies extintas las mismas capacidades para posicionar la pata por debajo del cuerpo mientras nada en la superficie del agua.

Músculos que extienden el tibiotarso

Musculus iliotibialis lateralis (=m. extensor iliotibialis lateralis)

Este músculo situado superficialmente sobre la parte lateral del fémur, aparte de extender el tibiotarso, contribuye en la extensión del fémur por acción de su porción

anterior y realiza una débil abducción del fémur (Owre, 1967). Este músculo tiene hasta dos partes normalmente en aves, el *pars preacetabularis* y el *pars postacetabularis* (Vanden Berge y Zweers, 1993). El *m. iliotibialis lateralis* se origina en el íleon en una aponeurosis sobre las *cristae iliaca dorsalis* inmediatamente posterior al *m. iliotibialis cranialis* y se prolonga hasta una superficie en la parte postero-dorsal del *antitrochanter*. Las ramas musculares confluyen distalmente con los *mm. femorotibiales* en el *lig. patellae* (Figura 95), y se insertan en el tibiotarso sobre la *crista patellaris* (Vanden Berge y Zweers, 1993).

Las anhingas fósiles (*i.e.*, *Ma. paranensis*, *Ma. kiyuensis*) o materiales de anhingas fósiles indeterminados (SGO-PV 4001-B) presentan un origen de este músculo semejante al de las anhingas actuales en lo que respecta a la porción posterior, concordando en extensión y en su condición somera. No se evidencian marcas sobre la superficie dorsal al *antitrochanter* como ocurre en *Ph. brasilianus*.

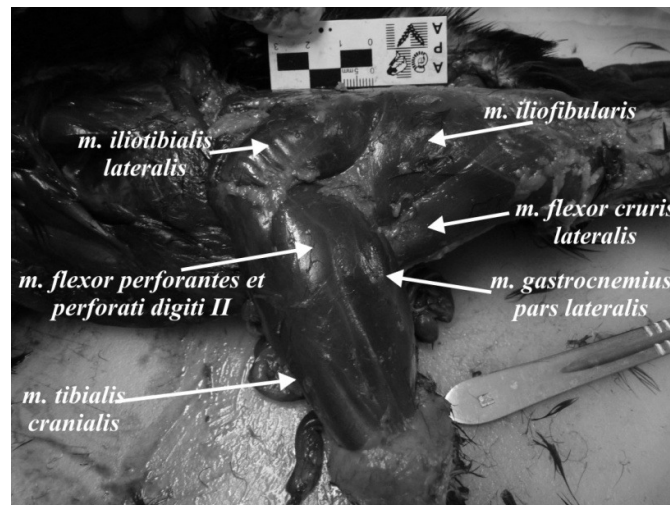


Figura 95 . Musculatura del fémur de *Phalacrocorax brasilianus*.

***Musculus iliotibialis cranialis* (= *m. extensor iliotibialis anterior*)**

Este músculo junto con el *m. iliotibialis lateralis* son los más superficiales del fémur y se presentan como una delgada cubierta sobre la mayor parte de este (Figura 95). Aparte de extender el tibiotarso, flexiona el fémur (Owre, 1967). El *m. iliotibialis cranialis* se origina de manera carnosa en el sinsacro en la porción medio-anterior de la *crista spinosa synsacri* de la región preacetabular y se inserta mayormente también carnosamente en la patella sobre toda la mitad dorsal de la superficie anterior; este

músculo tiene conexiones carnosas con el *m. tibialis cranialis*, *m. gastrocnemius*, *pars medialis* y *flexor perforantes et perforati digiti III* (Owre, 1967).

Los bordes laterales de la *crista spinosa synsacri* preacetabular en *Ma. paranensis* y SGO-PV 4001-B están más marcados que en *An. aninga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

Musculus femorotibialis lateralis et intermedius (=m. vastus lateralis et medialis)

La función de estos músculos fusionados es extender el tibiotarso (Owre, 1967). Ambos se originan en el fémur desde la superficie anterior de la diáfisis e incluye parte lateral y medial de esta. Se insertan en el tibiotarso mediante un tendón sobre la superficie lateral de la *crista cnemialis lateralis* y de forma carnosa y tendinosa en partes de la patella (Owre, 1967).

El origen del *m. femorotibialis lateralis et intermedius*, en vista anterior, en *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii*, *An. aninga* y *An. melanogaster* está más definido que en *Ph. brasiliensis*, especialmente sobre su margen lateral; asimismo, en *Ma. paranensis* en el extremo proximal de este origen, posee una prominencia más notoria que en las restantes especies.

Musculus femorotibialis medialis (=m. femorotibialis internus)

Este músculo aparte de extender el tibiotarso, lo rota hacia arriba y hacia la parte medial (Owre, 1967). Se origina en el fémur de manera carnosa, sobre la superficie medial-posterior de la diáfisis. Se inserta en el tibiotarso mediante un fuerte tendón sobre el margen medial de la *fossa retropatellaris*.

El origen del *m. femorotibialis medialis* en *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii* y *Ma. kiyuensis*, en su extremo distal forma sobre la cara medial de la diáfisis una superficie profunda y amplia, con un reborde conspicuo hacia su cara posterior comparada con *An. aninga* y *An. melanogaster*. Por su parte, en *Ph. brasiliensis* este extremo distal es semejante al de las aningas fósiles en profundidad, pero en extensión es menor.

La inserción del *m. femorotibialis medialis*, en *Ma. paranensis*, *An. minuta*, *An. aninga* y *An. melanogaster* es más alargada que en *Ph. brasiliensis*.

Discusión

Owre (1967) comentó que el mayor desarrollo del *m. iliotrochantericus medialis*, *m. iliotrochantericus cranialis*, *m. iliotibialis cranialis* y el *m. femorotibialis*

lateralis et intermedius en *An. anhinga* respecto de *Ph. auritus* podría deberse al mejor desenvolvimiento de la anHINGA en el desplazamiento arbóreo, como así también en los hábitos terrestres que posee; este tipo de locomoción también sería favorecida por el *m. iliotibialis lateralis*. Owre (1967) respecto del *m. femorotibialis medialis* consideró que la fuerza que este músculo realiza es débil en comparación con los restantes músculos encargados de la extensión del tibiotarso. Las anHINGAS fósiles coinciden a grandes rasgos en los desarrollos de estos músculos, aunque aquellas de mayor masa corporal (i.e., *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii* y *Ma. kiyuensis*) habrían requerido incrementar el poder de acción de estos músculos.

Músculos que flexionan el tibiotarso

Musculus iliofibularis (=m. extensor iliofibularis)

Este músculo flexiona el tibiotarso y contribuye en posicionar y extender el fémur (Owre, 1967). Este músculo superficial del fémur (Figura 95), se origina de manera carnosa en el fleon sobre la superficie lateral de las *cristae dorsolateralis ilii*, posterior al *antitrochanter* y dorsal respecto del *foramen ilioischadicum*. Se inserta en la fíbula mediante un tendón sobre una prominencia dorsal.

El origen en las anHINGAS si bien está asociado a *cristae dorsolateralis ilii* más altas que en *Ph. brasiliANUS*, la superficie que ocupa es menor que en este cormorán; en SGO-PV 4001-B estas crestas se presentan ligeramente más bajas que en las restantes anHINGAS.

Musculus flexor cruris lateralis

Este músculo, además de flexionar el tibiotarso, contribuye también en rotarlo (Owre, 1967). Este músculo superficial del fémur (Figura 95), se origina de manera carnosa desde la *spina dorsolateralis ilii*, *processus terminalis ischii* y desde los *processus transversarium* de la segunda vértebra caudal libre e incluso también de estos *processus* de la primera vértebra caudal (Owre, 1967). Se inserta en el tibiotarso de forma tendinosa sobre la superficie medial de la diáfisis, cercana a su epífisis proximal, paralelo a la inserción del *m. flexor cruris medialis* y al lado a la *impressio ligamentum collateralis medialis*. En *Ph. brasiliANUS*, como en *Ph. auritus* (Owre, 1967) la inserción es común con la del *m. flexor cruris medialis*.

La inserción de este músculo en *Ma. paranensis*, *An. minuta* y *Ph. brasiliensis* es menos notoria, en relación aquella que se encuentra en las anhingas actuales.

Musculus flexor cruris medialis

Este músculo flexiona en menor medida el tibiotarso comparado con el *m. flexor cruris lateralis* (Owre, 1967). El origen de este músculo se produce en el isquion de manera carnosa en su porción disto-ventral y en el pubis desde la parte adyacente al primero. Se inserta en el tibiotarso mediante un tendón cerca de la epífisis proximal sobre la superficie medial de su diáfisis, aledaña a la inserción del *m. flexor cruris lateralis*.

Al igual que el *m. flexor cruris lateralis*, la inserción de este músculo en las anhingas fósiles y *Ph. brasiliensis* es poco conspicua, en relación a aquella que se encuentra en las anhingas actuales.

Discusión

Owre (1967) destacó el rol del *m. iliofibularis* en aves con pies localizados posteriormente, en las cuales ayuda a mantener el cuerpo erguido mientras están paradas o posadas sobre la vegetación; esto es también facilitado por el *m. flexor cruris lateralis* y *m. flexor cruris medialis* (Fisher, 1946; Owre, 1967). Asimismo, Owre (1967) acerca de estos dos últimos músculos señaló que sus inserciones independientes en *An. anhinga*, le permitiría realizar controles sobre el tibiotarso más delicados; además Raikow (1994) comentó que el *m. flexor cruris lateralis* posiblemente es más importante en especies arbóreas, tal como son las anhingas actuales. A grandes rasgos, los correlatos óseos en las anhingas fósiles reflejan un menor uso de los músculos antes citados, lo cual podría indicar la acción de estos estaría compensado por los músculos restantes involucrados en este hábito (e.g., *m. iliotrochantericus medialis*, *m. iliotrochantericus cranialis*, *m. iliotibialis cranialis*, *m. femorotibialis lateralis et intermedius*, *m. tibialis cranialis*); a diferencia de lo antes expuesto, Noriega (2001) consideró que el origen del *m. iliofibularis* en *Ma. paranensis* era más conspicuo que en los cormoranes.

Músculos menores del tibiotarso

Musculus popliteus

Este músculo podría sostener la fíbula junto al fémur cuando el tibiotarso gira hacia adentro y hacia adelante (Fisher, 1946). Este pequeño músculo se origina de forma carnosa en una reducida porción lateral del tibiotarso, desde allí hace una corta distancia insertándose en la cara medial de la fíbula, correspondientes a sus respectivas partes proximales.

El origen del *m. popliteus* es ligeramente más amplio en *An. minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* respecto de *Ph. brasiliensis*.

Musculus plantaris

La función principal de este músculo es mover el cartílago tibial proximal en la posición óptima para la acción de los tendones de los extensores del tarsometatarso y flexores de los dígitos de la pata (Fisher, 1946). Se origina en el tibiotarso de manera carnosa sobre la superficie anterior contigua distalmente a la parte medial de la *facies articularis medialis*. Se inserta en el cartílago tibial mediante un largo y delgado tendón sobre su margen medio-ventral.

El origen del *m. plantaris* en *Ma. paranensis*, *An. minuta*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* está más extendido distalmente que en *Ph. brasiliensis*.

Discusión

El *m. popliteus* contribuye a ajustar la articulación entre el fémur y el tibiotarso cuando el ave ejecuta la patada al nadar o cuando camina; en este sentido, Owre (1967) señaló que el *m. plantaris* también tiene un rol de sujeción de dicha articulación, mediante el posicionamiento del cartílago tibial durante la locomoción, especialmente al caminar. Como para ambos músculos, los orígenes muestran ser semejantes en las aningas fósiles (*Ma. paranensis* y *An. minuta*) a aquellos de las actuales, es de esperar que su desempeño sea comparable en todas estas aningas.

Músculos que extienden el tarsometatarso

***Musculus gastrocnemius, pars intermedia* (= *m. gastrocnemius, pars media*)**

Este músculo aparte de extender el tarsometatarso, también ejecutaría una ligera flexión indirecta del tibiotarso (Owre, 1967). Gran parte de su origen carnoso ocurre en el fémur desde la cara dorsal del *condylus medialis* de la epífisis distal; también lo hace desde la superficie dorsal de la *crista cnemialis cranialis* conformando parte de la *facies gastrocnemialis* del tibiotarso y se extiende por una variable distancia por la cara medial de la diáfisis del tibiotarso (Owre, 1967). Su origen es variable pudiéndose fusionar con la inserción del *m. puboischiofemoralis pars medialis* (Owre, 1967). Se inserta en el tarsometatarso de manera carnosa y tendinosa sobre la cara medial de la diáfisis proximal (Owre, 1967).

El origen de este músculo en *An. minuta*, *An. aninga* y *An. melanogaster* en el tibiotarso sobre el borde medial de la *facies articularis medialis* es más amplio que en *Ph. brasiliensis*.

Musculus gastrocnemius, pars lateralis (=m. gastrocnemius, pars externa)

Al igual que el *m. gastrocnemius pars intermedia*, contribuye ligeramente a una indirecta flexión del tibiotarso (Owre, 1967); este músculo posee una porción interna y una externa (Owre, 1967). El origen de este músculo (Figura 95) superficial del fémur, se origina en este hueso sobre la superficie posterior del extremo distal y termina distalmente mediante un tendón que se fusiona al del *m. gastrocnemius pars medialis*, para luego insertarse sobre el *hypotarsus* en el tarsometatarso.

El origen en *Ma. paranensis*, *Ma. ranzii* y *Ma. kiyuensis* es más excavado que en *An. aninga* y *An. melanogaster*; por su parte en *Ph. brasiliensis* es menos excavado aún y se ubica más proximal que en estas aningas.

Musculus gastrocnemius, pars medialis (=m. gastrocnemius, pars interna)

Este músculo solo interviene en la extensión del tarsometatarso (Owre, 1967). Ubicado superficial en el tibiotarso (Figura 96) se origina de manera carnosa en la patella sobre su superficie anterior y en el tibiotarso desde la parte medial de la *crista cnemialis cranialis*, formando la *facies gastrocnemialis*. Se inserta de manera conjunta en el tarsometatarso con los restantes *mm. gastrocnemius* sobre el *hypotarsus*.

El origen en *Ma. paranensis*, *An. minuta*, *An. aninga* y *An. melanogaster* es más amplio y proporcionalmente más somero, mientras que en *Ph. brasiliensis* es más restringido y profundo.

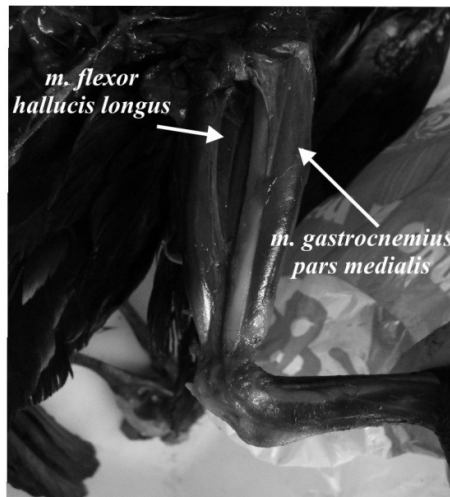


Figura 96. Musculatura de la tibia de *Phalacrocorax brasilianus*.

Discusión

Según Owre (1967), el *m. gastrocnemius pars lateralis* y el *m. gastrocnemius pars medialis* al extender el tarsometatarso, cumplen un rol importante durante el nado; el autor consideró además, que el *m. gastrocnemius pars lateralis*, con ayuda del *m. gastrocnemius pars intermedia* contribuyen en el desplazamiento en tierra a partir de la flexión del tibiotarso; este tipo de locomoción en las anhingas sería más ágil por poseer cuerpos más gráciles (Owre, 1967). Las evidencias óseas de los *mm. gastrocnemius pars lateralis*, *pars intermedia* y *pars medialis* son semejantes en las anhingas fósiles y en las actuales, lo que indica que las influencias de estos músculos en la locomoción, serían comparables. Sin embargo, Noriega (2001) describió al origen e inserción del *m. gastrocnemius pars lateralis* como más importante que aquel de *Anhinga*.

Músculos que flexionan el tarsometatarso

Musculus tibialis cranialis (= *m. tibialis anterior*)

Este es el principal flexor del tarsometatarso y contribuye también en la flexión del tibiotarso (Owre, 1967). Se origina mediante un tendón sobre la superficie disto-latero-anterior del *condylus lateralis* del fémur y puede tener una conexión carnosa con la *crista cnemialis lateralis* del lado posterior (Owre, 1967). Se inserta mediante un tendón sobre el tarsometatarso en el margen latero-proximal del *sulcus extensorius*, lateral al tendón del *m. extensor digitorum longus*.

El origen del *m. tibialis cranialis* sobre el fémur en *Ma. paranensis*, *Ma. kiyuensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es de mayor dimensión que aquella de *Ph. brasiliensis*. Su origen en el tibiotarso de las aningas comparadas es más extendido distalmente y alargado que en *Ph. brasiliensis*. Entre las aningas, el origen sobre el tibiotarso es somero y poco delimitado en *Ma. paranensis*, mientras que en *An. minuta* es más profundo y definido distalmente, en tanto que en *An. anhinga* y *An. melanogaster* es profundo, pero menos delimitado distalmente.

Este músculo se inserta en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*, dejando en la parte proximal del *sulcus extensorius* una prominencia alargada más conspicua respecto de aquella de *Ph. brasiliensis*.

Discusión

Fisher (1946) comentó que el *m. tibialis cranialis* puede cumplir diversos roles locomotores en las aves, tales como intervenir en las caminatas o carreras, permitir la sujeción en las progresiones arbóreas o soportar el peso cuando está de pie. Owre (1967) notó que el desarrollo en *An. anhinga* se relaciona con una flexión ligeramente más rápida que en *Ph. auritus*, la cual sería útil en el buceo recuperando la posición de la pata luego de la patada causada por los *mm. gastrocnemius* y actuando al estar de pie en contra el peso del cuerpo. A grandes rasgos, la morfología de los orígenes e inserciones en las aningas fósiles coinciden con las aningas actuales, lo que posibilita extrapolar desempeños semejantes en estas especies.

Músculos que abducen el tarsometatarso

Musculus fibularis brevis (= *m. peroneus brevis*)

Este músculo principalmente, abduce el tarsometatarso y posiblemente también realiza una ligera extensión de este hueso (Owre, 1967). Se origina en el tibiotarso sobre la mitad disto-lateral de la diáfisis, e incluye el borde adyacente de la fíbula. Se inserta en el tarsometatarso inmediatamente distal al margen lateral de la *cotyla lateralis*, conformando el *tuberculum m. fibularis brevis*.

El origen de este músculo en *Ma. paranensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* deja sobre la parte proximal al *condylus lateralis* del tibiotarso, en vista anterior, un surco profundo y amplio, en tanto que en *Ph. brasiliensis* es solo algo marcado

distalmente. El sitio en el cual se inserta en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis* y *An. melanogaster* es más reducido comparado con aquel más prominente en *An. anhinga* y *Ph. brasiliensis*.

Discusión

Si bien Owre (1967) consideró que el funcionamiento locomotor de este músculo es poco claro, la capacidad de abducir el tarsometatarso de este músculo se relacionaría con la apertura de la pata luego de la patada de propulsión en el buceo y nado. El origen entre *Ma. paranensis* y las anhingas actuales coincide, aunque la inserción entre *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*, difiere únicamente en *An. anhinga*; como entre ambas anhingas actuales los desempeños locomotores de las patas son semejantes, y únicamente poseen masas corporales diferentes, podría inferirse que el menor desarrollo en las anhingas fósiles se relacionaría a una disminución en el uso de este músculo, no vinculado a una diferencia locomotora en particular; además el rol de abrir la pata lo desempeñan más eficazmente el *m. ambiens* y *m. iliofemoralis externus* actuando desde el fémur que el *m. fibularis brevis*, por lo cual sería esperable que los dos primeros en cierta medida hayan compensado la disminución en el desarrollo de este último.

Músculos que flexionan los dígitos

Musculus flexor hallucis brevis

Este músculo flexiona y mueve lateralmente el hallux y extiende el metatarso I (Owre, 1967). Este músculo situado sobre el tarsometatarso (Figura 97) tiene su origen es carnoso sobre el margen medial de la *crista medialis hypotarsi* y desde la *fossa parahypotarsalis medialis*, prolongándose más distalmente sobre el lado medial de la *crista medialis plantaris* y llega a alcanzar la parte media de la diáfisis del tarsometatarso en las anhingas. Termina mediante un tendón sobre la falange I del dígito II.

El origen en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis* y las anhingas actuales es ligeramente más ancho que en *Ph. brasiliensis*.

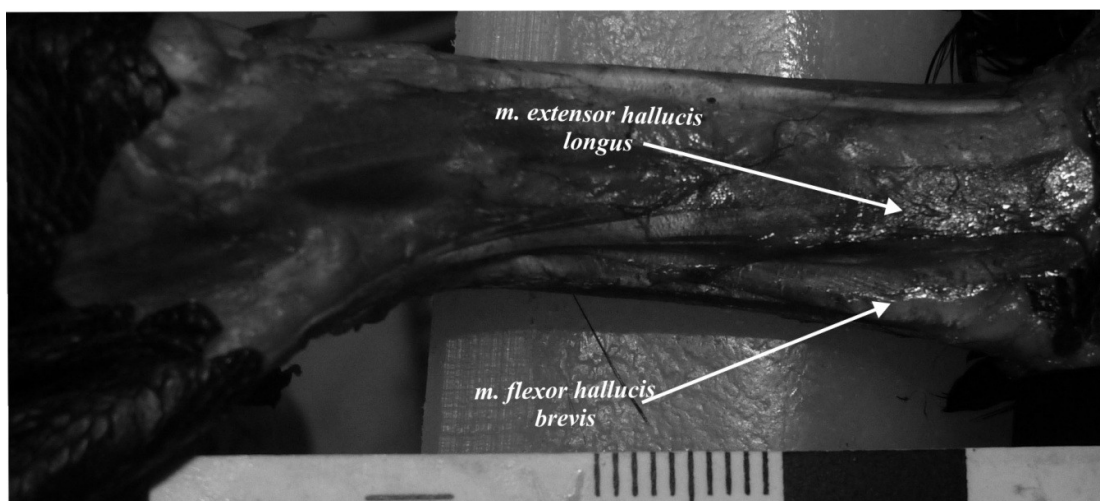


Figura 97. Musculatura del tarsometatarso de *Phalacrocorax brasilianus*.

Musculus flexor hallucis longus

Este músculo contribuye en la flexión de los dígitos II, III y IV y del tibiotarso y en la extensión del tarsometatarso (Owre, 1967). Este músculo superficial de la tibia (Figura 96) posee dos ramas carnosas una que se origina en el fémur sobre la *fossa poplitea* y otra que lo hace en la fíbula desde el borde proximo-medial y de la superficie del tibiotarso adyacente (Owre, 1967). Ambas ramas se unen en un tendón que pasa por un surco en la parte proximal del tarsometatarso y se inserta sobre la falange distal del dígito I y tiene conexiones con tendones de otros músculos que también actúan sobre los dígitos (Owre, 1967).

El origen de este músculo en el fémur forma una *fossa* circular ubicada proximal al *condylus lateralis* que en *Ma. paranensis* y *Ma. kiyuensis* es más amplia y profunda respecto de aquella de *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*.

Musculus flexor perforantes et perforati digiti II (=m. flexor perforans et perforatus digiti II)

Este es un angosto músculo que se extiende sobre la parte lateral del tibiotarso y participa en flexionar el dígito II, extender el tarsometatarso y flexionar el tibiotarso (Owre, 1967). Se origina carnosamente (Figura 95) en el fémur latero-anterior al *condylus lateralis* y se inserta mediante un tendón en la falange II del dígito II.

El origen en el fémur forma una considerable prominencia sobre el lateral del *condylus lateralis*, más importante en las anhingas respecto de aquella de *Ph. brasiliensis*.

Discusión

Noriega (2001) señaló que los músculos flexores del pie se oponen a la fuerza del agua que reciben los dedos durante la natación; además, Owre (1967) destacó que el *m. flexor hallucis brevis* y *m. flexor perforans et perforatus digiti II* y principalmente el *m. flexor hallucis longus*, conforman en *An. anhinga* uno de los principales grupos de músculos responsables de sujetar a estas aves mientras se mueven o se posan sobre la vegetación. En las anhingas fósiles estudiadas (*Ma. paranensis*, *Ma. chilensis* y *Ma. kiyuensis*) los correlatos óseos descritos son consistentes con aquellos de las actuales, a excepción del *m. flexor hallucis longus*, en cuyo caso solo desarrolló una marca más conspicua; a partir de las evidencias, se puede inferir que las anhingas extintas poseían capacidades para desplazarse en la vegetación similares a aquellas de las actuales, con un posible incremento en el requerimiento de esta habilidad, como indica el *m. flexor hallucis longus*; Noriega (2001) interpretó estas condiciones de los músculos en *Ma. paranensis*, como propias de un ave que tendría una posición más independiente de los dedos para poder aferrarse y trepar en la vegetación.

Músculos que extienden los dígitos

Musculus extensor hallucis longus

Este músculo se vincula con la extensión y el movimiento hacia adelante del dígito I (Owre, 1967). Tiene un origen carnoso en el tarsometatarso (Figura 97) desde la parte proximal, en la superficie medial y antero-medial, y llega a alcanzar aproximadamente la mitad de la diáfisis. Se inserta mediante un corto tendón en la parte dorsal de la falange I del dígito I.

El origen en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis* y *Ph. brasiliensis* es amplio y medial con respecto a *An. anhinga* y *An. melanogaster*. Sin embargo, en las anhingas el tendón de este músculo al pasar por la parte medial, es más ancho que en el cormorán; entre las anhingas, en *An. anhinga* este tendón pasa más proximal que en las restantes.

Musculus extensor brevis digiti IV

Este músculo cumple el rol de extender y aducir el dígito IV (Owre, 1967). Su origen combina partes tendinosas con carnosas (Owre, 1967) y se produce principalmente sobre la cara anterior del tarsometatarso, cubriendo la mayor parte de la diáfisis en el margen lateral del *sulcus extensorius*. Se inserta próximo-medialmente sobre la falange I del dígito IV.

El *sulcus extensorius* en las anhingas es más amplio respecto de *Ph. brasiliensis*. Además, deja sobre su parte distal un surco más somero en *Ma. paranensis* y *Ma. chilensis*, comparado con aquel de *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

Musculus extensor digitorum longus

Este músculo extiende los dígitos II, III y IV, abduce el dígito IV y flexiona el tarsometatarso (Owre, 1967). Posee un extenso origen carnoso en el tibiotarso en el *sulcus intercnemialis* entre la *crista cnemialis medialis* y la *crista cnemialis lateralis*, desde ahí se extiende distalmente por la diáfisis anterior hasta cerca de la epífisis distal. Da origen a un fuerte tendón, que a partir del tarsometatarso se divide en diferentes ramas que terminan en falanges de los dígitos II, III y IV.

El origen en *Ma. paranensis* está más excavado en su porción distal, especialmente sobre el margen de la *crista cnemialis cranialis*, comparado con *An. minuta*, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

Discusión

Owre (1967) consideró que el *m. extensor hallucis longus* en *An. anhinga*, por la posición que posee el origen, tendría una mayor efectividad en mover el dígito I anteriormente; en *Ma. paranensis* y *Ma. chilensis*, este origen se asemeja a aquel de *Ph. brasiliensis*, por lo que podría inferirse que su efectividad sería menor.

Por su parte, Fisher (1946) destacó que el desarrollo del origen del *m. extensor brevis digiti IV* podría ser vinculado con las habilidades para ajustar y mover los dígitos de la pata; de esta manera, las dimensiones del origen en las anhingas estarían relacionadas con una mejor ejecución de esta habilidad, respecto de *Ph. brasiliensis*. Los orígenes de este último músculo, junto con el *m. extensor digitorum longus*, indican que estos músculos habrían desempeñado en las anhingas fósiles importantes fuerzas en extender y ubicar los dígitos rápidamente durante el buceo para lograr alcanzar una posición adecuada, previa a la patada de propulsión.

Músculos que abducen los dígitos

Musculus abductor digiti II

Este músculo tiene como función la abducción del dígito II (Owre, 1967). Se origina en el tarsometatarso de forma carnosa en la porción distal de la diáfisis, en la cara medial y más sobre su cara anterior. Se inserta a partir de un amplio tendón próximo-medialmente sobre la falange I del dígito II.

El origen en *Ma. paranensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster* se extiende más sobre la diáfisis que aquel en *Ph. brasiliensis*, pero menos sobre su cara medial que este último.

Musculus abductor digiti IV

Este músculo cumple la función de abducir el dígito IV (Owre, 1967). Tiene un origen carnoso en el tarsometatarso sobre toda la diáfisis en el margen postero-lateral. Se inserta sobre la superficie antero-lateral de la falange I del dígito IV.

El origen de este músculo en *Ma. paranensis*, *Ma. chilensis*, *An. anhinga* y *An. melanogaster*, es amplio en la parte media de la diáfisis y conforma una pared plana transversal a esta, en tanto que en *Ph. brasiliensis* es más reducido e inclinado respecto al plano transversal.

Discusión

Fisher (1946) y Owre (1967) concuerdan que las aves con músculos que abducen los dígitos de las patas bien desarrolladas, presentan una mejor base para el equilibrio del cuerpo durante el desplazamiento en tierra firme. En este sentido, los orígenes de ambos músculos en las anhingas fósiles, concordantes con las anhingas actuales, indican que estas podían realizar caminatas con cierta habilidad y estabilidad.

Músculos que aducen los dígitos

Musculus adductor digiti II

Este músculo realiza la aducción del dígito II (Owre, 1967). El origen en el tarsometatarso es delgado y extendido sobre el *sulcus flexorius*, que comienza sobre el margen lateral de la *crista medialis hypotarsi* y desde allí continua distalmente por la

mitad de la diáfisis hasta al nivel de la *fossa metatarsi* I. Se inserta sobre la superficie próximo-lateral de la falange I del dígito II.

El origen de este músculo en *Ma. paranensis* y *Ma. chilensis* es amplio y más profundo proximalmente respecto de *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis*.

Discusión

Owre (1967) correlacionó el mayor tamaño de origen en *An. anhinga* respecto de aquel en *Ph. brasiliensis*, con que esta ave tiene una mejor destreza en el desplazamiento arbóreo. Entre las aningas, en *Ma. paranensis* y *Ma. chilensis* la superficie en la cual se origina es más amplia y profunda respecto de las aningas actuales, lo que indicaría que las primeras habrían requerido sujetarse con más fuerza al moverse entre las ramas, producto de su mayor masa corporal.

Musculatura de la cola

Los mayores movimientos de la cola son controlados por músculos que conectan el sinsacro, cintura pélvica, fémur y vértebras caudales al esqueleto caudal y bulbos rectrices (Gatesy y Dial, 1993). Comparado con otros vertebrados, la musculatura de las colas de las aves está relativamente aislada de la del miembro posterior y resto del tronco; el único músculo que se sobrepone es el *m. caudofemoralis*, que conecta el pigostilo con el fémur (Gatesy y Dial, 1993). Según los hábitos locomotores predomina la musculatura dorsal o ventral, que desempeñan roles ya sea para frenar mientras descienden luego de volar o para ayudar a levantar vuelo, como tercer punto de apoyo mientras trepa verticalmente sobre objetos (*e.g.*, Picidae), o como balance o dirección del cuerpo principalmente en el aire o agua. Además, ambas porciones de la musculatura de la cola de alguna manera controlan los movimientos laterales, que entre otras funciones, direccionan el vuelo y permiten eficaces maniobras entre la vegetación. El hábito locomotor que desempeñen se refleja en el tipo de plumas rectrices que presenten, ya que por ejemplo, *An. anhinga* presenta una cola larga que le provee mayor superficie para maniobrar, alzar vuelo y para frenar al descender (Owre, 1967). Cuando las aves caminan, el *m. levator caudae* es el único músculo de la cola que tiene cierta actividad en la fase de zancada (al menos en palomas) (Gatesy y Dial, 1993).

Respecto del esqueleto asociado a esta musculatura en anhingas, la parte postacetabular de las primeras es considerablemente menor y más ancha comparada con la de los cormoranes; además en ambas familias el número de vértebras caudales libres varía de siete a seis, puesto que la primera o ultima pueden fusionarse con el sinsacro o pigóstilo respectivamente (Owre, 1967).

En las anhingas fósiles, pudieron ser reconstruidos tres músculos que actúan en la cola, exceptuando al *m. caudofemoralis* (incluido en miembro posterior). De estos, uno produce principalmente la contracción dorsal de la cola y dos producen su contracción ventral. Las figuras 91, 98-99 muestran los orígenes o inserciones de los músculos reconstruidos.

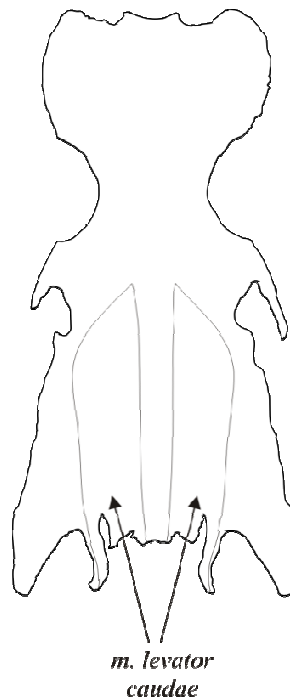


Figura 98. Orígenes e inserciones de los músculos de la cintura pélvica+sinsacro, en vista dorsal.

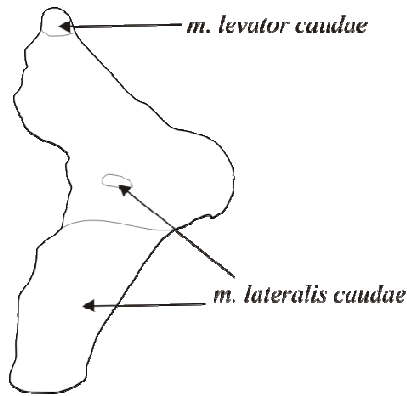


Figura 99. Ejemplo de orígenes e inserciones de los músculos de la cola, mediante la séptima vértebra cervical en vista lateral.

Contracción dorsal de la cola

***Musculus levator caudae* (=levator caudae+levator coccygis)**

Cuando las aves caminan este músculo actúa tanto en la fase de balance como de propulsión de las patas, pero cuando realiza enérgicos aleteos o aterriza, el músculo actúa principalmente en momentos previos a cuando el ala alcanza la más alta posición dorsal, aunque también en menor medida cuando logra la más baja posición ventral mientras asciende al suelo (Gatesy y Dial, 1993). Este músculo de la cola (Figura 100) está formado por una serie de fascículos que se originan en la región postacetabular del sinsacro en la superficie entre la *crista spinosa synsacri* y las *cristae dorsolateralis ilii*, apoyado sobre los *processi transversus* y alcanzando distalmente los procesos de las cuatro vértebras caudales anteriores. Estos fascículos se insertan sobre los *processus spinosus* de las vértebras caudales libres y del pigostilo.

Estas áreas de origen en *Ma. paranensis*, *Ma. kiyuensis* y SGO-PV 4001-B son más limitadas, puesto que estas crestas son más próximas entre sí y semiparalelas que en *An. anhinga* y *An. melanogaster*, pero mayor que en *Ph. brasiliensis*.

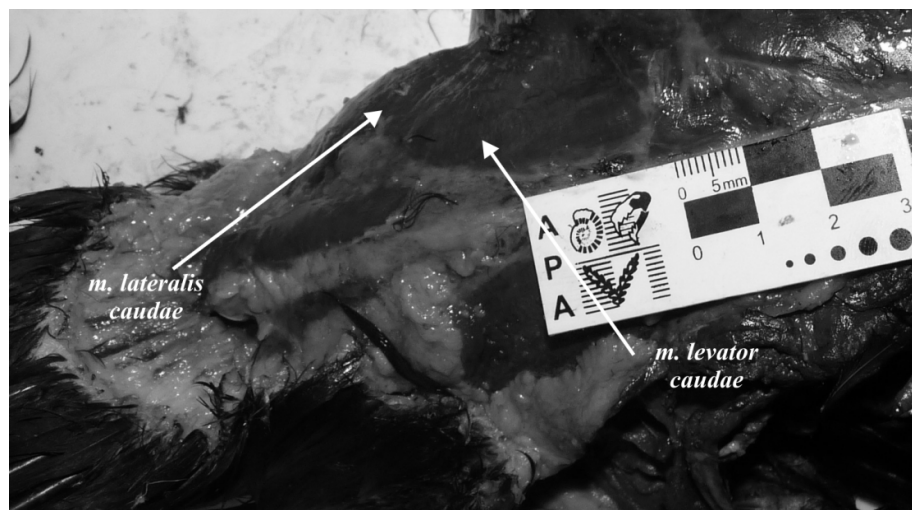


Figura 100. Musculatura de la cola de *Phalacrocorax brasilianus*.

Discusión

Los orígenes del *m. levator caudae* en *Ma. paranensis*, SGO-PV 4001-B y *Ma. kiyuensis* permiten proponer que poseerían menores capacidades de rotar y mover lateralmente las colas durante el planeo o al maniobrar entre la vegetación, comparadas con *An. anhinga* y *An. melanogaster*. A su vez, la especie a la cual pertenecería SGO-PV 4001-B tendría menor habilidad que *Ma. paranensis* y *Ma. kiyuensis*, si se tiene en cuenta que las *cristae dorsolateralis ilii* son más bajas. Estas anhingas fósiles tienen morfologías más aptas para ejecutar una elevación más direccionada, requerida para que su cuerpo pueda ser alzado. Lo propuesto para *Ma. paranensis*, fue también sugerido por Noriega (2001).

Contracción ventral de la cola

Musculus depressor caudae (=depressor coccygis+depressor caudae)

Este músculo no participa cuando el ave camina, mientras que al ascender actúa aproximadamente en los momentos más bajos y más altos del ala, pero más interviene mientras vuela cuando desciende el ala y al bajarla para aterrizar (Gatesy y Dial, 1993). Se origina entre el isquion y pubis sobre sus bordes posteriores y se inserta de forma carnosa sobre folículos de plumas rectrices y sobre la superficie ventral del *m. lateralis caudae*. En SGO-PV 4001-C solo puede conocerse parte de su origen, el cual no difiere de aquel de las de *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasilianus*.

***Musculus lateralis caudae* (=musculus lateralis coccygis+musculus lateralis caudae)**

Al igual que el *m. depressor caudae* queda excluido de actuar durante la caminata y solo interviene cuando el ave vuela (Gatesy y Dial, 1993). Además de ser un poderoso depresor, realiza una ligera contracción dorsal de la cola, abducción de las rectrices y ligera rotación y elevación de las plumas laterales (Owre, 1967). En las aningas y cormoranes este músculo de la cola (Figura 100) posee un origen carnoso desde los *processi transversus* de las últimas vértebras caudales fusionadas, la *spina dorsolateralis ilii* hasta los *corpus vertebrae*, partes ventrales de los *processi transversus* y *processus haemalis* de las más anteriores vértebras caudales libres. Se inserta de forma tendinosa en las últimas vértebras caudales libres sobre los *processus haemalis* y sus laterales, en la parte ventral del pigostilo y en los folículos de las plumas rectrices.

En lo que a su origen respecta, SGO-PV 4001-C, *An. anhinga* y *An. melanogaster* presentan las vértebras posteriores del sinsacro con *processi transversus* amplios y más desarrollados que en *Ph. brasiliensis*. A su vez su inserción en los *processus haemalis* de la séptima vértebra caudal libre en SGO-PV 4001-H, *An. anhinga* y *An. melanogaster* es mayor y más inclinada anteriormente, respecto de *Ph. brasiliensis*.

Discusión

Tanto el *m. depressor caudae* como el *m. lateralis caudae* cumplen en las aves planeadoras el importante rol de soporte de la cola frente a la fuerza ascendente ejercida sobre esta mientras planean; Fisher (1946) encontró que entre catártidos, la musculatura que baja la cola es más fuerte que la que la eleva; además este autor consideró que el desarrollo de estos músculos está íntimamente relacionado a la masa corporal de las aves, la longitud de las rectrices y la capacidad de vuelo.

El *m. depressor caudae* entre SGO-PV 4001-C, *An. anhinga*, *An. melanogaster* y *Ph. brasiliensis* no presentó diferencias significativas en los orígenes, por ende los roles funcionales serían similares entre estas especies; Fisher (1946) halló una situación similar entre catártidos.

Los orígenes y la inserción del *m. lateralis caudae* en el material fósil SGO-PV 4001-C se asemejan más a la condición de *An. anhinga* y *An. melanogaster*, por lo cual compartirían su funcionalidad. Así, la especie fósil a la cual pertenecería poseería un

músculo con capacidades de ejecutar una mayor fuerza lateral sobre las plumas rectrices de la cola, comparada con *Ph. brasiliensis*. La condición de esta anhueta fósil para ambos músculos, funcionalmente reflejaría que la cola de esta tendría buenas aptitudes para planear, y un buen desarrollo de las plumas rectrices proporcionales a las de la anhueta actual.

Conclusiones

La musculatura reconstruida para el cuello de las anhuetas fósiles indica que poseían una mayor fuerza para impulsar la cabeza y capturar presas de mayor tamaño que las que capturan las anhuetas actuales; coincidiendo con esto, la musculatura habría sido apta para soportar el peso de sus presas, antes de que sean tragadas o para contrarrestar la fuerza del agua durante progresiones en el buceo. Asimismo, como las anhuetas actuales, podrían dirigir con precisión sus arponeos.

La musculatura inferida para el miembro anterior mediante materiales de anhuetas fósiles (MLP-PV 88-IX-20-1, SGO-PV 22212b, MACN-PV 12736, MACN-PV 12747, FCP-V-A-006, SGO-PV 4001-K, MLP-PV 88-IX-20-4), evidencia que las especies que estos representan utilizarían el planeo como principal modo de desplazamiento aéreo. La musculatura era fuerte, capaz de sostener en el planeo una mayor masa corporal y de batir las alas con mayor fuerza en el despegue y elevación, y en momentos en que requería frenar el impulso previo al aterrizaje. Durante el planeo o alrededor de corrientes de aires ascendentes, poseerían una buena destreza para realizar delicados ajustes de la orientación del ala, y así prolongar el tiempo de vuelo. *Anhueta minuta*, sería un ave planeadora como las anhuetas actuales, aunque a diferencia de estas, habría necesitado batir sus alas más rápido durante el vuelo, producto de una menor área del ala (ver Capítulo VII, Paleobiología de Anhuetidae de América del Sur). Por otra parte, estas anhuetas fósiles poseían al igual que las anhuetas actuales, musculatura capaz de mantener las alas semiabiertas durante las excursiones bajo el agua o inclusive durante el planeo.

La musculatura posterior inferida para las anhuetas fósiles (*Ma. paranensis*, *Ma. ranzii*, *Ma. chilensis*, *Ma. kiyuensis*, *An. minuta* y la anhueta fósil representada por el material SGO-PV 4001-B), indica que tendrían hábitos locomotores semejantes a las actuales, solo que habría sido proporcionalmente más fuerte en las anhuetas con mayor masa corporal (e.g., *Ma. kiyuensis*, *Ma. ranzii*). Podrían desplazarse en tierra, sobre y

bajo el agua, trepar y moverse entre la vegetación como las aningas actuales; la patada al nadar o al bucear habría sido más rápida, pero menos fuerte que en los cormoranes; además, en *Ma. paranensis* y *Ma. chilensis* ciertos correlatos musculares (*e.g.*, *flexor hallucis brevis*, *m. flexor perforati digiti IV*, *m. flexor hallucis longus*) indicarían que sus dedos estuvieron cubiertos por menos membrana interdigital, que les permitió aferrarse mejor entre la vegetación.

Por último, las evidencias asociadas al desarrollo de la musculatura abocada mayormente a los movimientos de la cola en *Ma. paranensis* y las aningas fósiles representadas por los materiales SGO-PV 4001-B y SGO-PV 4001-C denotan que habrían tenido un vuelo planeado, pero con una menor capacidad para maniobrar que las aningas actuales. A su vez, *Ma. paranensis* tendría una leve mayor capacidad de planeo que la aninga representada por el material SGO-PV 4001-B.

Bibliografía citada

- Aceñolaza, F.G y Aceñolaza, G.F. 1996. Improntas foliares de una Lauraceae en la Formación Paraná (Mioceno superior), en Villa Urquiza, Entre Ríos. *Ameghiniana* 33: 155–159.
- Aceñolaza, F.G y Aceñolaza, G.F. 2000. Trazas fósiles del Terciario marino de Entre Ríos (Formación Paraná, Mioceno Medio), República Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 64: 209–233.
- Albert, J., Lovejoy, N. y Crampton, W. 2006. Miocene tectonism and the separation of cis-and trans-Andean rivers basins: evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 14–27.
- Alexander, R.M. 1985. The legs of Ostriches (Struthio) and Moas (Pachyornis). *Acta Biotheoretica* 34: 165–174.
- Alexander, R.M. 1989. *Dynamics of dinosaurs and other extinct giants*. Columbia University Press, New York, 167 p.
- Alexander, R. 1983. Allometry of the leg bones of moas (Dinornithes) and other birds. *Journal of Zoology of London* 200: 215–231.
- Alvarenga, H.M.F. 1995. A large and probably flightless anHINGA from the miocene of Chile. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 149–161.
- Alvarenga, H.M.F. y Guilherme, E. 2003. The anHINGAS (Aves: Pelecaniformes) from the Upper Tertiary (Miocene-Pliocene) of southwestern amazonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 614–621.
- Alvarenga, H.M.F. y Höfling, E. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). *Papeis Avulsos de Zoologia* 43: 55–91.
- Álvarez, R. 1977. A Pleistocene avifauna from Jalisco, Mexico. *Contributions from the Museum of Paleontology University Michigan* 24: 205–220.
- Amadon, D. 1947. An estimated weight of the largest known bird. *The Condor* 49: 159–164.
- Ameghino, F. 1883. Sobre una colección de mamíferos fósiles del piso mesopotámico de la formación patagónica recogidos por el Prof. Pedro Scalabrini. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 101–116.
- Ameghino, F. 1895. Sobre las aves fósiles de Patagonia. *Boletín del Instituto Geográfico de Argentina* 15: 501–602.
- Anderson, J.F., Hall-Martin, A. y Russell, D.A. 1985. Long bone circumference and weight in mammals, birds, and dinosaurs. *Journal of Zoology* 207: 53–61.

- Andrews, C.W. 1897. On some fossil remains of carinate birds from central Madagascar. *Ibis* 3: 343–359.
- Anis, K.B., Georgieff, S.M., Rizo, G.E. y Orfeo, O. 2005. Arquitectura de la Formación Ituzaingó (Plioceno), una comparación con los depósitos del río Paraná, Argentina. 16^a *Congreso Geológico Argentino* (La Plata) 3: 147–154.
- Anzótegui, L.M. 1990. Estudio Palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior) "Pozo Josefina", Provincia de Santa Fe, Argentina. II Parte: Paleocomunidades. *Facena* 9: 75–86.
- Anzótegui, L.M. y Aceñolaza, P.G. 2006. Macroflora en la Formación Paraná (Mioceno Medio), en la provincia de Entre Ríos (Argentina). 9^o *Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía* (Córdoba), *Resúmenes*: 29.
- Anzótegui, L.M. y Lutz, A.I. 1987. Paleocomunidades vegetales del Terciario superior (Formación Ituzaingó) de la Mesopotamia argentina. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 18: 131–144.
- Areta, J.I., Noriega J.I. y Agnolin, F. 2007. A giant darter (Pelecaniformes: Anhingidae) from the upper miocene of Argentina and weight calculation of fossil Anhingidae. *Neues Jahrbuch Fur Geologie Und Palaontologie Abhandlungen* 243: 343–350.
- Argañaraz, B. y Piña, C.I. 2000. Quelonios de la Formación Ituzaingó (Mioceno superior-Plioceno), Villa Urquiza, Entre Ríos, Argentina. *INSUGEO, Serie Correlación Geológica* 14: 239–244.
- Arratia, G. y Cione, A.L. 1996. The record of fossil fishes of Southern South America. *München Geowissenschaft Abhandlungen* 30: 9–72.
- Azpelicueta, M. y Rubilar, A. 1998. A Miocene *Nematogenys* (Teleostei: Siluriformes: Nematogenyidae) from south-central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 475–483.
- Ballmann, P. 1987. A fossil bird fauna from the Pliocene Sahabi formation of Libya. En: N.T. Boaz, A. El-Arnauti, A. W. Gaziry, J. Heinzelin de y D. D. Boaz, (Eds.) *Neogene paleontology and geology of Sahabi*. Alan R. Liss, Inc., New York, p. 113–118.
- Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F., Archuby, F.M., y Blanco, R.E. 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 601–610.
- Barreda, V., Anzótegui, L.M., Prieto, A.R., Aceñolaza, P., Bianchi, M.M., Borromei, A.M., Brea, M., Caccavari, M., Cuadrado, G.A., Garralla, S., Grill, S., Guerstein, G.R., Lutz,

- A.I., Mancini, M.V., Mautino, L.R., Ottone, E.G., Quattrocchio, M.E., Romero, E.J. Zamaloa, M.C. y Zucol, A. 2007. Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno en Argentina. En: S. Archangelsky, T. Sánchez y E.P. Tonni (Eds.), *Ameghiniana 50º aniversario. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 11*: 173–191.
- Barreda, V.D. y Palazzesi, L. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene–Early Neogene: origin of aridadapted floras. *The Botanical Review* 73: 31–50.
- Bartoli, G., Sarnthein, M., Weinelt, M., Erlenkeuser, H., Garbe-Schönberg, D. y Lea, D.W. 2005. Final closure of Panama and the onset of northern hemisphere glaciation. *Earth and Planetary Science Letters* 237: 33–44.
- Baumel, J.J. y Raikow, R.J. 1993. Arthrologia. En: J.J. Baumel, S.A. King, J.E. Breazile, H.E. Evans y J.C. Venden Berge (Eds.), *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*, 2ª edición. Publications of the Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts 23:133–188.
- Baumel, J.J. y Witmer, L.M. 1993. Osteologia. En: J.J. Baumel, S.A. King, J.E. Breazile, H.E. Evans y J.C. Venden Berge (Eds.), *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*, 2ª edición. Publications of the Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts 23: 45–132.
- Beaufrère, H. 2009. A review of biomechanic and aerodynamic considerations of the avian thoracic limb. *Journal of Avian Medicine and Surgery* 23: 173–185.
- Becker, J.J. 1986. Reidentification of "*Phalacrocorax*" *subvolans* Brodkorb as the earliest record of Anhingidae. *The Auk* 103: 804–808.
- Becker, J.J. 1987. Additional material of *Anhinga grandis* Martin and Mengel (Aves: Anhingidae) from the Late Miocene of Florida. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 100: 358–363.
- Beddard, F.E. 1892. Notes on the Anatomy and Osteology of the Indian Darter (*Plotus melanogaster*). *Proceedings of the Zoological Society of London* 60 : 291–296.
- Bennett, S.C. 1993. The ontogeny of *Pteranodon* and other pterosaurs. *Paleobiology* 19: 92–106.
- Benton, M.J. 2005. *Vertebrate Palaeontology*. 3ª edición. Wiley-Blackwell, Oxford. 455 p.
- Berner, R.A. 1991. A model for atmospheric CO₂ over Phanerozoic Time. *American Journal of Science* 291: 339–376.

- Bidegain, J.C. 1993. Primeros análisis paleomagnéticos en sedimentos del Cenozoico tardío en las márgenes del río Paraná. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 48: 247–256.
- Boles, W.E. 2010. A Revision of C. W. De Vis' Fossil Cormorants (Aves: Phalacrocoracidae). *Records of the Australian Museum* 62: 145–155.
- Bona, P., Riff, D. y Gasparini, Z. 2013. Los Alligatoridae del Mioceno tardío de Argentina: el registro más austral de cocodrilos neógenos en América del Sur. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 78–90.
- Bonaparte C.L. 1854. *Conspectus systematis ornithologiae. Annales des sciences naturelles/Zoologie*, 1: 105–152..
- Bossi, J., Ortiz, A. y Perea, D. 2009. Pliocene to middle Pleistocene in Uruguay: A model of climate evolution. *Quaternary International* 210: 37–43
- Bossi, J. y Navarro, R. 1988. Geología del Uruguay. *Universidad de la República*, *Publicaciones Montevideo* 2: 761–809.
- Bourdon, E., Bouya, B. y Iarochene, M. 2005. Earliest African neornithine bird: a new species of Prophaethontidae (Aves) from the Paleocene of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 157–170.
- Bown, T.M. y Fleagle, J.G. 1993. Systematics, biostratigraphy, and dental evolution of the Paleothentidae, late Oligocene to early–middle Miocene (Deseadan–Santacrucian) caenolestoid marsupials of South America. *Journal of Paleontology* 67: 11–76.
- Bown, T.M. y Larriestra, C.N. 1990. Sedimentary paleoenvironments of fossil platyrrhine localities, Miocene Pinturas Formation, Santa Cruz Province, Argentina. *Journal of Human Evolution* 19: 87–119.
- Brandoni, D. 2013. Los mamíferos continentales del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina. Diversidad, edad y paleobiogeografía. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina*, *Publicación Especial* 14: 179–191.
- Bravard, A. 1858. *Monografía de los terrenos marinos Terciarios de las cercanías del Paraná*. Imprenta del Congreso de la Nación (Versión facsimilar). Buenos Aires, 1995, V-XII + 1-107 pp.
- Brea, M. y Zucol, A.F. 2011. The Paraná-Paraguay Basin: Geology and Paleoenvironments. En: J. Albert y R. Reis (Eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Fresh Water Fishes*. University of California Press, Londres, p. 69–87.

- Brea, M., Aceñolaza, P.G. y Zucol, A.F. 2001. Estudio paleoxilológico en la Formación Paraná, Entre Ríos, Argentina.. X *Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* . Asociación Paleontológica Argentina, Publicación especial 8: 7–17.
- Brea, M., Zucol, A.F. y Franco, M.J. 2013. Paleoflora de la Formación Paraná (Mioceno Tardío), Cuenca Chaco-Paranaense, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 28–40.
- Bremer, K. 1990. Combinable component consensus. *Cladistics* 6: 369–372.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295–304.
- Brodkorb, P. 1956. Two new birds from the Miocene of Florida. *The Condor* 58: 367–370.
- Brodkorb, P. y Mourer-Chauviré, C. 1982. Fossil aningas (Aves: Anhingidae) from Early man sites of Hadar and Omo (Ethiopia) and Olduvai Gorge (Tanzania). *Geobios* 15: 505–515.
- Brunetto, E. Noriega J.I. y Brandoni, D. 2013. Sedimentología, estratigrafía y edad de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 13–27.
- Butler, P.J. 1991. Exercise in birds. *Journal Experimental Biology* 160: 233–262.
- Bybee P.J., Lee, A.H. y Lamm E-T. 2006. Sizing the Jurassic theropod dinosaur Allosaurus: assessing growth strategy and the evolution of ontogenetic scaling of limbs. *Journal of Morphology* 267: 347–359.
- Camin, J.H. y Sokal, R.R. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19: 311–326.
- Campbell Jr., K.E. 1996. A new species of giant aninga (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) from the upper Miocene (Huayquerian) of Amazonian Peru. *Natural History Museum of Los Angeles County,, Contributions in Science* 460: 1–9.
- Campbell Jr., K.E. y Frailey, C.D. 1984. Holocene flooding and species diversity in southwestern Amazonia. *Quaternary Research* 21: 369–375.
- Campbell Jr., K.E. y Frailey, C.D. 1985. Paleontological investigation in southeastern Peru. *Research Reports-National Geographic Society* 18: 189–199.
- Campbell Jr., K.E., Frailey, C.D y Romero-Pittman, L. 2006. The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. *Palaeogeography,, Palaeoclimatology,, Palaeoecology* 239: 166–219.

- Campbell Jr., K.E., Frailey, C.D. y Arellano-L., J., 1985. The geology of the Rio Beni: further evidence for Holocene flooding in Amazonia. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science* 364: 1–18.
- Campbell Jr., K.E., Heizler, M., Frailey, C.D., Romero-P., L. y Prothero, D.R., 2001. Upper Cenozoic chronostratigraphy of the southwestern Amazon Basin. *Geology* 29: 595–598.
- Campbell Jr., K.E., Prothero, D.R., Romero-Pittman, L., Hertel, F. y Rivera, N. 2010 Amazonian magnetostratigraphy: dating the first pulse of the Great American Faunal Interchange. *Journal of South American Earth Sciences* 29: 619–626.
- Campbell, K.E. y Marcus, L. 1992. The relationship of hindlimb bone dimensions to body weight in birds. En: K.E. Campbell (Ed.), *Papers in Avian Paleontology honoring Pierce Brodkorb. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series* 36: 395–412.
- Campbell, K.E. y Tonni, E. 1983. Size and locomotion in Teratorns (Aves: Teratornithidae). *The Auk* 100: 390–403.
- Candela, A.M. 2005. Los roedores del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío, Formación Ituzaingó) de la provincia de Entre Ríos (Argentina). *INSUGEO, Miscelánea* 14: 37–48.
- Candela, A.M., Bonini, R.A. y Noriega, J.I. 2012. First continental vertebrates from the marine Parana´ Formation (Late Miocene, Mesopotamia, Argentina): Chronology, biogeography, and paleoenvironments. *Geobios* 45: 515–526.
- Carlini A.A., Vizcaíno, S.F., Scillato-Yané, G.J. y Kay, R.F. 1997. Armored xenarthrans: a unique taxonomic and ecologic assemblage. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 213–226.
- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Noriega, J.I. y Aceñolaza, F. 2000. Perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada) del “Mesopotamiense” (Fm. Ituzaingó, Mioceno tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia* 36: 13–27.
- Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman and Co., New York, 698 p.
- Casadío, S., Feldmann, R.M. y Foland, K.A. 2000. Ar^{40}/Ar^{39} age and oxygen isotope temperature of the Centinela Formation, southwestern Argentina: an Eocene age for crustacean-rich 'Patagonian' beds. *Journal of South American Earth Sciences* 13: 123–132.

- Cenizo, M.M. y Agnolín, F.L. 2010. The southernmost records of Anhingidae and a new basal species of Anatidae (Aves) from the lower-middle miocene of Patagonia, Argentina. *Alcheringa* 34: 493–514.
- Chatterjee, S., Templin, R.J. y Campbell, K.E. Jr. 2007. The aerodynamics of *Argentavis*, the world's largest flying bird from the Miocene of Argentina. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 12398–12403.
- Chebli, G.A., Tófaló, O. y Turzzini, G. 1989. Mesopotamia. *INSUGEO, Serie Correlación Geológica* 6: 79–100.
- Cheneval, J., Ginsburg, L., Mourer-Chauvire, C. y Ratanasthien, B. 1991. The miocene avifauna of the li mae long locality, Thailand: Systematics and paleoecology. *Journal of Southeast Asian Earth Sciences* 6: 117–126.
- Christidis, L. y Boles, W.E. 2008. *Systematics and Taxonomy of Australian Birds.*, CSIRO Publishing, Collingwood, 277 p.
- Cifelli, R.L. y Guerrero, J. 1997. Litopterns. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 289–302.
- Cione, A.L. 1978. Aportes paleoictiológicos al conocimiento de la evolución de las paleotemperaturas en el área austral del América del Sur durante el Cenozoico. Aspectos zoogeográficos y ecológicos conexos. *Ameghiniana* 15: 183–208.
- Cione, A.L. 1988. [*Los peces de las formaciones marinas del Cenozoico de Argentina*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 588 p. No publicada].
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J., Cozzuol, M., De La Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J.I., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D.H y Vucetich, M.G. 2000. Miocene Vertebrates From Paraná, Eastern Argentina”. *INSUGEO, Serie Correlación Geológica* 14: 191–237.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Casciotta, J.R. y Dozo, M.T. 2005. Tropical freshwater teleosts form Miocene beds of eastern Patagonia, southern Argentina. *Geobios* 38: 29–42.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., Bargo, S., Bond, M., Candela, A.M., Carlini, A.A., Deschamps, C.M., Dozo, M.T., Esteban, G., Goin, F.J., Montalvo, C.I., Nasif, N., Noriega, J.I., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R., Prado, J.L., Reguero, M.A., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Verzi, D.H., Vieytes, E.C., Vizcaíno, S.F. y Vucetich, M.A. 2007. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en Argentina: cincuenta años de

- estudios. En: S. Archangelsky, T. Sánchez y E.P. Tonni (Eds.), *Ameghiniana 50º aniversario. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 11*,,: 257–278.
- Cione, A.L., Mennucci, J., Pérez, L. y Barla, M.J. 2008. *Megascylorhinus trelewensis* (Neoselachi) in the upper Miocene of Paraná, central-eastern Argentina. *INSUGEO, Miscelánea* 17: 41–48.
- Cione, A.L., Cabrera, D.A., Azpelicueta, M.M., Casciotta, J.R. y Barla, M.J. 2013. Peces del Mioceno marino y continental en Entre Ríos, oriente central de Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14*: 65–77.
- Clapperton, C. 1993. *Quaternary geology and geomorphology of South America*. Elsevier, 779 p.
- Clark, G.A., jr. 1979. Body weights of birds: a review. *The Condor* 81: 193–202.
- Coates, A.G., Collins, L.S., Aubry, M.P. y Berggren, W.A. 2004. The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *Geological Society of America Bulletin* 116: 1327–1344.
- Cozzuol, M.A. 1993. [*Mamíferos acuáticos del Mioceno medio y tardío de Argentina. Sistemática,, evolución y biogeografía*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, La Plata, Argentina, 169 p. No publicada].
- Cozzuol, M.A. 1996. The record of the aquatic mammals in southern South America. *Münchner Geowissenschaften Abhandlungen A* 30: 321–342.
- Cozzuol, M.A. 2001. A ‘northern’ seal from the Miocene of Argentina: implications for phocid phylogeny and biogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 415–421.
- Cozzuol, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: diversity, geography and time. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 185–203.
- Cracraft, J. 1981. Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (Class Aves). *The Auk* 98: 681–714.
- Cracraft, J. 1985. Monophyly and phylogenetic relationships of the Pelecaniformes: A numerical cladistic analysis. *The Auk* 102: 834–853.
- Croft, D., Radic, J., Zurita, E., Charrier, R., Flynn, J. y Wyss, A. 2003. A Miocene toxodontid (Mammalia: Notoungulata) from the sedimentary series of the Cura Mallín Formation, Lonquimay, Chile. *Revista Geológica de Chile* 30: 285–298.

- Cubo, J. y Casinos, A. 2000. Incidence and mechanical significance of pneumatization in the long bones of birds. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130: 499–510.
- Cuitiño, J.I. y Scasso, R.A. 2010. Sedimentología y paleoambientes del Patagoniano y su transición a la Formación Santa Cruz al sur del Lago Argentino, Patagonia Austral. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 66: 406–417.
- Czaplewski, N.J. 1997. Chiroptera. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 410–431.
- Dalsätt, J., Mörs, T. y Ericson, P.G.P. 2006. Fossil birds from the Miocene and Pliocene of Hambach (NW Germany). *Palaeontographica A* 277: 113–121.
- De Alba, E.L. 1953, Geología del alto Paraná en relación con los trabajos de derrocamiento entre Ituzaingó y Posadas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 8: 129–161.
- Degrange, F.J., Noriega, J.I. y Areta, J.I. 2012. Diversity and paleobiology of the santacrucian birds. En: S.F. Vizcaíno, R.F. Kay, y M.S. Bargo (Eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press. 138–155.
- De vis, C.W. 1888. A glimpse of the post-Tertiary avifauna of Queensland. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 3: 1277–1292.
- De vis, C.W. 1905. A contribution to the knowledge of the extinct fauna of Australia. *Annals Queensland Museum* 6: 3–25.
- Dial, K.P., Goslow, G.E. y Jenkins, F.A. 1991. The functional anatomy of the shoulder in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Morphology* 207: 327–344.
- Dial, K.P. 2003. Evolution of avian locomotion: correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development, and the origin of flapping flight. *The Auk* 120: 941–952.
- Dickison, M.R. 2007. [The allometry of giant flightless birds. Tesis Doctoral, Duke University, Durham, United State of America, 114 p. No publicada].
- Dickinson, E.C. 2003. *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. 3ª edición. Christopher Helm, London, 1039 p.
- Diederle, J.M. y Noriega, J.I. 2013. Las aves del Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14: 97–108.

- Diederle, J.M., Noriega, J.I. y Acosta Hospitaleche, C. 2012. Nuevos materiales de *Macranhinga paranensis* Noriega (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) del Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 15: 203–210.
- Doering, A. 1882. [Informe oficial de la Comisión Científica agregada al Estado Mayor General de la expedición al Río Negro. Geología. Buenos Aires, p. 299–530].
- Domning, D.P. 1997. Sirenia. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 383–391.
- Donato, M., Posadas, P., Miranda-Esquivel, D.R., Ortiz-Jaureguizar, E. y Cladera, G. 2003. Historical biogeography of the Andean subregion: evidence from Listroderina (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirinini) included in the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 339–352.
- Dostine, P.L. y Morton, S.R. 1989. Food of the Darter *Anhinga melanogaster* in the Alligator Rivers Region, Northern Territory. *Emu* 89: 53–54.
- Dumont, E.R. y Bown, T.M. 1997. New caenolestoid marsupials. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 207–212.
- Dunning Jr, J.B. 2007. *CRC handbook of avian body masses*, 2ª edición. CRC press. 642 p.
- Dyke, G.J. y Walker, C.A. 2008. New records of fossil ‘waterbirds’ from the Miocene of Kenya. *American Museum Novitates* 3610: 1–12.
- Edmund, G. y Theodor, J. 1997. A New Giant Pampatheriid Armadillo. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 227–232.
- Edwards, A.W. y Cavalli-Sforza, L.L. 1963. The reconstruction of evolution. *Annals of Human Genetics* 27: 104–105.
- Emslie, S.D. 1998. Avian Community, Climate, and Sea Level Changes in the Plio-Pleistocene of the Florida Peninsula. *Ornithological Monographs* 50: 1–113.
- Ericson, P.G., Anderson, C.L., Britton, T., Elzanowski, A., Johansson, U.S., Källersjö, M., ... y Mayr, G. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology Letters* 2: 543–547.
- Fain, M.G. y Houde, P. 2004. Parallel radiations in the primary clades of birds. *Evolution* 58: 2558–2573.

- Fajardo, R, Hernández E. y O'Connor, P. 2007. Postcranial skeletal pneumaticity: a case study in the use of quantification microCT to assess vertebral structure in birds. *Journal of Anatomy* 211: 138–147.
- Filí, M.F. 2001. Síntesis Geológica e Hidrogeológica del noroeste de la provincia de Entre Ríos -República Argentina. *Boletín Geológico y Minero* 112: 25–36.
- Fisher, H.I. 1946. Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World vultures. *American Midland Naturalist* 35: 545–727.
- Fleagle, J.G., Bown, T.M., Swisher, C. y Buckley, G. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz formations. *6º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Resumen: 129–135.
- Fleagle, J.G., Kay, R.F. y Anthony, M.R.L. 1997. Fossil New World monkeys. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 473–495.
- Flynn, J.J., Guerrero, J. y Swisher, C.A. 1997. Geochronology of the Honda Group, En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 44–66.
- Frailey, C.D. 1986. Late Miocene and Holocene mammals, exclusive of the Notoungulata, of the Rio Acre region, western Amazonia. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science* 374: 1–46.
- Francis, J.C. y Mones, A. 1965. Nota adicional al estudio de las Formaciones Kiyú y San José, Departamento San José, República Oriental del Uruguay. *Revista Facultad Humanidades y Ciencias* 22: 147–153.
- Franco, M.J. 2009. Leños fósiles de Anacardiaceae en la Formación Ituzaingó (Plioceno), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 46: 587–604.
- Franco, M.J. 2010. *Soroceaxylon entrerriensis* gen. et sp. nov. (Moraceae) de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Cuenca del Río Paraná, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27: 508–519.
- Franco, M.J. y Brea, M. 2008. Leños fósiles de la Formación Paraná (Mioceno Medio), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina: registro de bosques estacionales mixtos. *Ameghiniana* 45: 699–718.

- Franco, M.J. y Brea, M. 2009. Primer registro de leños fósiles de Moraceae y Rutaceae de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Toma Vieja, Paraná, Argentina. 4º Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología (La Plata), Resúmenes: 413.
- Franco, M.J. y Brea, M. 2010. *Microlobiusxylon paranaensis* gen. nov. et sp. nov. (Fabaceae-Mimosoideae) from the Pliocene-Pleistocene of Ituzaingó Formation, Paraná Basin, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología* 13: 103–114.
- Franco, M.J., Brea, M., Orfeo, O. y Zucol, A.F. 2013. La paleoflora de la Formación Ituzaingó, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 35–49.
- Frenguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55–256.
- Furque, G. 1973. Descripción geológica de la Hoja 58b, Lago Argentino, provincia de Santa Cruz. *Servicio Nacional Minero Geológico,, Boletín* 140: 1–51.
- Furque, G. y Camacho, H.H., 1972. El Cretácico Superior y Terciario de la región austral del Lago Argentino (provincia de Santa Cruz). 4ª Jornadas Geológicas Argentinas (Mendoza), ,Actas 3: 61–75.
- Gadow, H. 1902. The wings and the skeleton of *Phalacrocorax harrisi*. *Novitates Zoologicae* 9: 169–176.
- Garrod, H. 1876. Notes on the anatomy of *Plotus anhinga*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1876: 335–345.
- Gatesy, S.M. y Dial, K.P. 1993. Tail muscle activity patterns in walking and flying pigeons (*Columba livia*). *Journal Experimental Biology* 176: 55–76.
- Gatesy, S.M. 1991. Hind limb scaling in birds and other theropods: implications for terrestrial locomotion. *Journal of Morphology* 209: 83–96.
- Gatesy, S.M. y Dial, K.P. 1996. Locomotor modules and the evolution of avian flight. *Evolution* 50: 331–340.
- George, J.C. y Berger, A.J. 1966. *Avian Myology*. Academic Press, New York, 500 p.
- Gill F. y Donsker, D. (Eds). 2014. IOC World Bird List (v 4.4).
- Gingras, M.K., Räsänen, M.E., Pemberton, G. y Romero, L.P. 2002. Ichnology and sedimentology reveal depositional characteristics of bay-margin parasequences in the Miocene Amazonian foreland basin. *Journal of Sedimentary Research* 72: 871–883.

- Goloboff, P.A., Farris, J.S. y Nixon, K.C. 2003. T. N. T. Tree Analysis Using New Technology. Version 1.1. Program and Documentation available from the authors, and at www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt.
- González, O. y Vergara, M. 1962. Reconocimiento geológico de la Cordillera de los Andes entre los paralelos 35° y 38° latitud sur. *Universidad de Chile,, Instituto de Geología*, Publicación 24, 119 p.
- Goso, H. 1965. *El Cenoico en el Uruguay*. Instituto Geológico de Uruguay. Ed. Mimeogr., Montevideo, 36 p.
- Goin, F.J. 1997. New clues for understanding Neogene Marsupial radiations. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 187–206.
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M. y Ogg, G. 2012. *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier Science Ltd, 1176 p.
- Greenewalt, C. 1975. The flight of birds. *Transactions of the American Philosophical Society*, n.s. 65: 1–67.
- Guerrero, J. 1997. Stratigraphy, sedimentary environments, and the Miocene uplift of the Colombian Andes. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 15–43.
- Gutzwiller, S.C., Su, A. y O'Connor, P.M. 2013. Postcranial Pneumaticity and Bone Structure in Two Clades of Neognath Birds. *The Anatomical Record* 296: 867–876. Hackett, S.J., Kimball, R.T., Reddy, S., Bowie, R.C., Braun, E.L., Braun, M.J., Chojnowski, J.L., Cox, W.A., Han, K.L., Harshman, J., Huddleston, C.J., Marks, B.D., Miglia, K.J., Moore, W.S., Sheldon, F.H., Steadman, D.W., Witt, C.C. y Yuri, T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320: 1763–1768.
- Hammer, O., Harper, D.A.T y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9.
- Harrison, C.J.O. 1978. Osteological differences in the leg bones of two forms of aninga. *Emu* 78: 230–231.
- Harrison, C.J.O. y Walker, C.A. 1982. Fossil birds from the Upper Miocene of northern Pakistan. *Tertiary Research* 4: 53–69.

- Harvey P.H. y Pagel M.D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, 239 p.
- Hay, W.W., Flögel, S. y Sfding, E. 2005. Is the initiation of glaciations on Antarctica related to a change in the structure of the ocean?. *Global and Planetary Change* 45: 23–33.
- Hecht, M.K. y LaDuke, T.C. 1997. Limbless Tetrapods. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 95–99.
- Herbst, R. 1971. Esquema estratigráfico de la provincia de Corrientes, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26: 221–243.
- Herbst, R., Santa Cruz, J.N. y Zabert, L.L. 1976. Avances en el conocimiento de la estratigrafía de la Mesopotamia Argentina, con especial referencia a la provincia de Corrientes. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 7: 101–121.
- Herbst, R. y Santa Cruz, J.N. 1985. Mapa litoestratigráfico de la provincia de Corrientes. *D'Orbignyana* 2: 1–69.
- Herbst, R. y Zabert, L.L. 1987. Microfauna de la Formación Paraná (Mioceno Superior) de la cuenca Chaco-Paranaense (Argentina). *Facena* 7: 165–206.
- Herbst, R. 2000. La Formación Ituzaingó (Plioceno). Estratigrafía y distribución. *INSUGEO, Serie de Correlación Geológica* 14: 181–243.
- Hernández, R.M., Jordan, T.E., Dalenz Farjata, A., Echavarría, L., Idleman B.D. y Reynolds, J.H. 2005. Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of the Paranaense and Caribbean marine transgressions in southern Bolivia and Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 19: 495–512.
- Hertel, F. y Campbell, K.E. Jr. 2007. The antitrochanter of birds: form and function in balance. *The Auk* 124: 789–805.
- Hoffstetter, R. 1971. Los vertebrados cenozoicos de Colombia: yacimientos, faunas, problemas planteados. *Geología Colombiana* 8: 37–62.
- Horner J.R. y Padian, K. 2004. Age and growth dynamics of *Tyrannosaurus rex*. *Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 271: 1875–1880.
- Hudson, G.E. 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds. *American Midland Naturalist* 18: 1–108.

- Hughes, J., Kennedy, M., Johnson, K.P., Palma, R.L. y Page, R.D.M. 2007. Multiple cophylogenetic analyses reveal frequent cospeciation between peleciform birds and *Pectinopygus* lice. *Systematic Biology* 56: 232–251.
- Hulbert, R.C., Jr. 2001. *The Fossil Vertebrates of Florida*. University Press of Florida, Gainesville, 350 p.
- Iriondo, M.H. 1973. Análisis ambiental de la Formación Paraná en su área tipo. *Boletín de la Asociación Geológica de Córdoba* 2: 19–24.
- Jalín, G.A. 1988, Formación Ituzaingó (Plio-Pleistoceno) en Empedrado, provincia de Corrientes: un paleorío arenoso entrelazado tipo Platte. 2° *Reunión Argentina de Sedimentología*, (Capital Federal), Actas: 130–134.
- Jenkins, F.A. 1993. The evolution of the avian shoulder joint. *American Journal of Science* 293: 253–267.
- Johnsgard, P.A. 1993. *Cormorants, Darters and Pelicans of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington, 445 p.
- Johnson, S.C. y Madden, R.H. 1997. Uruguaytheriine Astrapotheres of Tropical South America. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 355–382.
- Kay, R.F. y Madden, R.H. 1997. Paleogeography and Paleoecology. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 520–550.
- Kay, R.F. y Meldrum, D.J. 1997. A new small platyrrhine from the Miocene of Colombia and the phyletic position of Callitrichinae. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 435–458.
- Kennedy, M. y Spencer, H.G. 2004. Phylogenies of the frigatebirds (Fregatidae) and tropicbirds (Phaethonidae), two divergent groups of the traditional order Pelecaniformes, inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 31–38.
- Kennedy, M., Spencer, H.G. y Gray, R.D. 1996. Hop, step and gape: do the social displays of the Pelecaniformes reflect phylogeny?. *Animal Behavior* 51: 273–291

- Kennedy, M., Holland, B.R., Gray, R.D. y Spencer, H.G. 2005. Untangling long branches: Identifying conflicting phylogenetic signals using spectral analysis, neighbor-net, and consensus networks. *Systematic Biology* 54: 620–633.
- Kirby, M.X., Jones, D.S. y MacFadden, B.J. 2008 Lower Miocene Stratigraphy along the Panama Canal and Its Bearing on the Central American Peninsula. *PLoS ONE* 3: e2791.
- Kluge, A.G. y Farris, J.S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Biology* 18: 1–32.
- Kramarz, A.G. y Bellosi, E.S. 2005. Hystricognath rodents from the Pinturas formation, Early-Middle Miocene of Patagonia, biostratigraphic and paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 18: 199–212.
- Kummel, B. 1948. Geological Reconnaissance of the Contamana Region, Peru. *Geological Society of America Bulletin* 69: 1217–1266.
- LaBarbera, M. 1986. The evolution and ecology of body size. Raup, D.M. y Jablonski, D. (Eds.), En: *Patterns and Processes in the History of Life.*, Springer-, Berlin, p. 69–98.
- Lambrecht, K. 1931. *Protoplotus beauforti* ein schlangenhalsvogel aus dem tertiär von W. sumatra. *Dienst Van Den Mijnbouw in Nederlandsch-Indie Wetenschappelijke Mededeelingen* 17: 15–24.
- Lambrecht, K. 1933. *Handbuch Der Palaeornithologie*. Gebruder Borntraeger, Berlin, 1024 p.
- Landolt, R. y Zweers, G. 1985. Anatomy of the muscle-bone apparatus of the cervical system in the mallard (*Anas platyrhynchos* L.). *Netherlands Journal of Zoology* 35: 611–670.
- Langston, W. jr. y Gasparini, Z. 1997. Crocodilians, Gryposuchus, and the South American gavials. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 113–154.
- Lanham, U.N. 1947. Notes on the phylogeny of the pelecaniformes. *The Auk* 64: 65–70.
- Latrubesse, E.M., Bocquentin, J., Santos, J.C.R. y Ramonell, C.G. 1997. Paleoenvironmental model for the Late Cenozoic of Southwestern Amazonia: paleontology and geology. *Acta Amazonica* 27: 103–118.
- Latrubesse, E.M., Cozzuol, M.A., Silva, S.A.F., Rigsby, C.A., Absy, M.L. y Jaramillo, C. 2010. The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth-Science Reviews* 99: 99–124.
- Latrubesse, E.M., Silva, S.A.F., Cozzuol, M.A. y Absy, M.L. 2007. Late Miocene continental sedimentation in southwestern Amazonia and its regional significance: Biotic and geological evidence. *Journal of South American Earth Sciences* 23: 61–80.

- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Laurentii Salvii, Stockholm, p. 824.
- Livezey, B.C. 1989. Morphometric patterns in Recent and fossil penguins (Aves, Sphenisciformes). *Journal of Zoology* 219: 269–307.
- Livezey, B.C. y Zusi, R.L. 2001. Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy. *Netherlands Journal of Zoology* 51: 179–205.
- Livezey, B.C. y Zusi, R.L. 2006. Higher-order phylogeny of modern birds (theropoda, aves: Neornithes) based on comparative anatomy. I. methods and characters. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 37: 1–544.
- Livezey, B.C. y Zusi, R.L. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 1–95.
- Louchart, A. 2008. Fossil birds of the Kibish Formation. *Journal of Human Evolution* 55: 513–520.
- Louchart, A., Mourer-Chauvire, C., Mackaye, H. T., Likius, A., Vignaud, P. y Brunet, M. 2004. Les oiseaux du Pliocene inferieur du Djourab, Tchad, Afrique centrale. *Bulletin de la Société géologique de France* 175: 413–422.
- Louchart, A., Vignaud, P., Haile-Selassie, Y., Likius, A. y Brunet, M. 2008. Fossil birds from the late miocene of Chad and Ethiopia and zoogeographical implications. *Oryctos* 7: 147–167.
- Lovejoy, N.R., Albert, J.S. y Crampton, W.G.R. 2006. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 5–13.
- Lucífora, L.O., Cione, A.L., Menni, R.C. y Escalante, A.H. 2003. Tooth row counts, vicariance, and the distribution of the sand tiger shark, *Carcharias taurus*. *Ecography* 26: 567–572.
- Lundberg, J.G. 1997. Freshwater Fishes and Their Paleobiotic Implications. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 67–91.

- MacFadden, B.J. 2001. Three-toed browsing horse *Anchitherium clarencei* from the Early Miocene (Hemingfordian) Thomas Farm, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 43: 79–109.
- Mackness, B. 1995. *Anhinga malagurala*, a new pygmy darter from the early pliocene bluff downs local fauna, north-eastern Queensland. *Emu* 95: 265–271.
- Mackness, B.S. y Van Tets, G.F. 1995. Status of the late Pleistocene fossil darter *Anhinga laticeps* (De Vis, 1906). *Memoirs of the Queensland Museum* 38: 611–614.
- Madden, R.H. 1997. A New Toxodontid Notoungulate. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 335–354.
- Maia, R.G., Godoy, H.K., Yamaguti, H.S., Moura, P.A.F. de, Costa, S. da, Holanda, M.A. de, Costa, J., 1977. Projeto Carvão no Alto Solimões. Relatório Final. Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais-Departamento Nacional da Produção Mineral. 142 p.
- Maloiy, G.M.O., McNeill R., Alexander, R. Njau y Jayes, A.S. 1979. Allometry in the legs of running birds. *Journal of Zoology* 187: 161–167.
- Marengo, H. 2000. Rasgos micropaleontológicos de los depósitos de la transgresión Entrerriense-Paranense en la Cuenca Chaco-paranense y Noroeste Argentino, República Argentina. *INSUGEO, Serie Correlación Geológica* 14: 29–45
- Markgraf, V., Romero, E. y Villagrán, C. 1996. History and paleoecology of South American Nothofagus forests. En: T. Veblen, R.S. Hill, y J. Read (Eds.), *The Ecology and Biogeography of Nothofagus forests*. Yale University, p. 354–386.
- Marshall, L.G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O.A., Bombín, M. y Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata,, Mémoire Extraordinaire* 76 p.
- Martin, L.D. y Mengel, R.M. 1975. A new species of *Anhinga* (Anhingidae) from the Upper Pliocene of Nebraska. *The Auk* 92: 137–140.
- Martínez, S.A. y del Río, C.J. 2005. Las ingresiones marinas del Neógeno en el sur de Entre Ríos (Argentina) y Litoral Oeste de Uruguay y su contenido malacológico. *INSUGEO, Miscelánea* 14: 13–26.
- Martínez-Pardo, R. 1990. Major Neogene events of Southeastern Pacific: the Chilean and Peruvian record. *Palaeogeography,, Palaeoclimatology,, Palaeoecology* 77: 263–278.

- Martínez-Vilalta, A. y Motis, A. 1992. Family Ardeidae (herons). En: J. del Hoyo, A. Elliott, y J. Sartagal, (Eds.), *Handbook of the Birds of the World*, vol. 1, *Ostrich to Ducks*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 376–429.
- Matheos, S.D. y Raigemborn, M.S. 2012. Sedimentology and paleoenvironment of the Santa Cruz Formation. En: S.F. Vizcaíno, R.F. Kay y M.S. Bargo (Eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, p. 59–82.
- Matheu, A. y del Hoyo, J. 1992. Family Threskiornithidae. En: J del Hoyo, A Elliott y J Sargatal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World* Vol. 1. Lynx Edicions, Barcelona, p. 472–506.
- Mayr, E. y Cottrell, G.W. 1979. Check-list of birds of the world. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge..
- Mayr, G. 2001. A cormorant from the late Oligocene of Enspel, Germany (Aves, Pelecaniformes, Phalacrocoracidae). *Senckenbergiana Lethaea* 81: 329–333.
- Mayr, G. 2005. Tertiary plotopterids (Aves, Plotopteridae) and a novel hypothesis on the phylogenetic relationships of penguins (Spheniscidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 10: 1–11.
- Mayr, G. 2007. A small representative of the Phalacrocoracoidea (cormorants and anhingas) from the late Oligocene of Germany. *The Condor* 109: 929–942.
- Mayr, G. 2009. A dwarf species of the Phalacrocoracoidea (cormorants and anhingas) from the early Miocene of Germany. *Ibis* 151: 392–395.
- McCoy, J.J. 1963. The fossil avifauna of Itchtucknee River, Florida. *The Auk* 80: 335–351.
- McCune, B. y Grace, J.B. 2002. Analysis of ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR,US.
- McDonald, H.G. 1997. Xenarthrans: Pilosans. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 233–245.
- McElwain, J.C. 1998. Do fossil plants signal palaeo-atmospheric CO₂ concentration in the geological past?. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 353: 1–15.
- McNamara, G.C. 1990. The Wyandotte Local Fauna: a new, dated Pleistocene vertebrate fauna from northern Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 28: 285–297.

- Mertz, D.F., Renne, P.R., Wuttke, M. y Mödden, C. 2007. A numerically calibrated reference level (MP28) for the terrestrial mammal-based biozonation of the European Upper Oligocene. *International Journal of Earth Sciences* 96: 353–361.
- Miller, A.H. 1966. An evaluation of the fossil aningas of Australia. *The Condor* 68: 315–320.
- Miller, K.G., Feigenson, M.D., Wright, J.D. y Clement, B.M. 1991. Miocene isotope reference section, Deep Sea Drilling Project Site 608: an evaluation of isotope and biostratigraphic resolution. *Paleoceanography* 6: 33–52.
- Mlíkovský, J. 1991. Late miocene birds of Götzendorf/Leitha, Austria. *Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien A* 92: 97–100.
- Mones, A. y Rinderknecht, A. 2004. The first south american Homotheriini (Mammalia: Carnivora: Felidae). *Comunicaciones Paleontológicas Museo Nacional de Historia Natural y Antropología* 35: 201–212.
- Mones, A. 1988. Notas paleontológicas uruguayas, IV. Nuevos registros de mamíferos fósiles de la Formación San José (Plioceno-Pleistoceno inferior?) (Mammalia: Xenarthra; Artiodactyla; Rodentia). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 1(: 255–277.
- Morton, L.S. 2004. Moluscos fósiles de agua dulce de la Formación Ituzaingó, Plioceno de Corrientes, Argentina. *INSUGEO,, Miscelánea* 12: 45–48 .
- Mudelsee, M. y Raymo, M.E. 2005. Slow dynamics of the Northern Hemisphere glaciation. *Paleoceanography* 20:PA4022.
- Muizon, C. y Bond, M. 1982. Les Phocidae (Mammalia) miocènes de la Formation Paraná (Entre Ríos, Argentine). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 4: 165–207.
- Muravchik, M., Griffin, M. y Pérez, L.M. 2004. Bryozoans from the Paraná Formation (Miocene), in Entre Ríos province, Argentina. *Ameghiniana* 41: 3–12.
- Negri, F.R. 2004. [*Os Tardigrada (Mammalia,, Xenarthra) do Neógeno,, Amazônia Sul-Occidental,, Brasil*. Tesis Doctoral, Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil, 156 p. No publicada].
- Negri, F.R., Bocquetin-Villanueva, J., Ferigolo, J. y Antoine, P.O. 2010. A review of Tertiary mammal faunas and birds from western Amazonia. En: C. Hoorn, y F.P. Wesselingh, (Eds.), *Amazonia,, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell, Oxford, p. 245–258.
- Neil, W.T., Gutt, H.J. y Brodkorb, P. 1956. Animal remains from four preceramic sites in Florida. *American Antiquity* 21: 383–395.

- Niemeyer, H. y Muñoz, J. 1983. Hoja Laguna de la Laja. En: Carta Geológica de Chile 57, Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago, Chile.
- Norberg, U.M. 1985. Flying, gliding, and soaring. En: M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem y D.B. Wake (Eds), *Functional vertebrate morphology*. Harvard University Press, Cambridge, p. 129–158.
- Norberg, U. 1996. Energetics of Flight. En: C. Carey (Ed.), *Avian Energetics and Nutritional Ecology*. International Thomson Publishing, New York, p. 250–279.
- Noriega, J.I. 1992. Un nuevo género de Anhingidae (Aves: Pelecaniformes) de la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior) de Argentina. *Notas del Museo de La Plata, Paleontología* 21: 217–223.
- Noriega, J.I. 1994. [Las Aves del "Mesopotamiense" de la provincia de Entre Ríos, Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 162 p. No publicada]
- Noriega, J.I. 1995. The avifauna from the "Mesopotamian" (Ituzaingo Formation; upper miocene) of Entre Rios province, Argentina. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 141–148.
- Noriega, J.I. 2001. Body mass estimation and locomotion of the Miocene pelecaniform bird *Macranhinga*. *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 115–128.
- Noriega, J.I. 2002. Additional material of *Macranhinga paranensis* Noriega 1992 (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) from the "Mesopotamian" (Ituzaingó Formation; upper miocene) of Entre Ríos province, Argentina. *Proceeding 5^a International Meeting Society of Avian Paleontology and Evolution*: 51–61.
- Noriega, J.I. 2010. Las Aves del "Mesopotamiense" (Mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina: paleoambientes y vinculaciones paleobiogeográficas. *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología* (La Plata), resumen: 104
- Noriega, J. I. y H. M. F. Alvarenga. 2002. Phylogeny of the tertiary giant anhingas (Pelecaniformes: Anhingidae) from South America. *Proceeding 5^a International Meeting Society of Avian Paleontology and Evolution*: 41–49
- Noriega, J.I. y Agnolin, F.L. 2008. El registro paleontológico de las aves del 'Mesopotamiense' (Formación Ituzaingó, Mioceno tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *INSUGEO, Miscelánea* 17: 271–290.

- Noriega, J.I. y Piña, C.I. 2004. Nuevo material de *Macranhinga paranensis* Noriega, 1992 (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) del Mioceno Superior de la Formación Ituzaingó, provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 41: 115–118.
- Nudds, R.L. 2007. Wing-bone length allometry in birds. *Journal Avian Biology* 38: 515–519.
- O'Connor, P.M. 2004. Pulmonary pneumaticity in the postcranial skeleton of extant aves: a case study examining Anseriformes. *Journal of Morphology* 261: 141–161.
- Olmos, M., Casínos, A. y Cubo, J. 1996. Limb allometry in birds. *Annales des Sciences Naturelles. Zoologie et biologie animale* 17: 39–49.
- Olson, S.L. 1975. An evaluation of the supposed anhinga of Mauritius. *The Auk* 92: 374–376.
- Olson, S.L. 1985. The fossil record of birds. En: D.S. Farner, J.R. King, y K.C. Parkes, (Eds), *Avian biology*, vol. 8. Academic Press, New York, p 79–256.
- Olson, S.L. y Hasegawa, Y. 1996: A new genus and two new species of gigantic Plotopteridae from Japan (Aves: Plotopteridae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 742–751.
- ONERN, 1977. Inventário, evaluación e integración de los recursos naturales de la Zona Iberia-Iñapari. Oficina Nacional de Evaluación Evaluación de Recursos Naturales (ONERN), República del Perú, Lima, Perú. 334 p.
- Ono, K. 1980. Comparative osteology of three species of Japanese cormorants of the genus *Phalacrocorax* (Aves, Pelecaniformes). *Bulletin of the National Science Museum Japan. Serie C (Geology y Paleontology)* 6: 129–151.
- Oppenheim, V. 1946. Geological reconnaissance in southeastern Peru. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists* 30: 254–264.
- Orta, J. 1992. Family Anhingidae (darters). En: J. Hoyo, A. Elliott y J. Sartagal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World*, vol. 1. Lynx Edicions, Barcelona, pp. 354–361.
- Ortiz, A. 2002. Estudio sobre el Miembro San Bautista de la Formación Raigón. *2ª Jornadas Uruguayas del Cenozoico* (Montevideo): 69–74.
- Owre, O.T. 1967. Adaptations for locomotion and feeding in the anhinga and the double-crested cormorant. *Ornithological Monographs* 6: 1–138.
- Palma-Heldt, S. 1983. Estudio palinológico del Terciario sedimentario de Lonquimay, provincia de Malleco, Chile. *Revista Geológica de Chile* 18: 55–75.
- Pascual, R. y Ortiz-Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23–60.
- Pascual, R., Carlini, A.A., Bond, M. y Goin, F.J. 2002. Mamíferos cenozoicos. En: Haller, M.J. (Ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz,, Relatorio del XV Congreso Geológico Argentino*. Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires, p. 533–544.

- Pascual, R., Ortiz-Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1996. Land mammals: paradigm of Cenozoic South American geobiotic evolution. En: G. Arratia (Ed.), *Contribution of Southern South America to Vertebrate Paleontology. Muncher Geowissenschaftliche Abhandlungen* (A) 30: 265–319.
- Pennycuik, C.J. 1989. *Bird Flight Performance: A Practical Calculation Manual*. University Press, Oxford, 153 p.
- Pennycuik, C.J. 2008. *Modelling the flying bird*. Elsevier, New York 496 p
- Perea, D., Rinderknecht, A., Ubilla, M., Bostelmann, E. y Martínez, S. 2013. Mamíferos y estratigrafía del Neógeno de Uruguay. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14,,: 192–206.
- Perea, D., Ubilla, M. y Rinderknecht, A. 2011. La fauna continental durante el Terciario: el auge de los mamíferos. En: Perea, D. (Ed.), *Fósiles de Uruguay*. DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, p. 249–264.
- Pérez, L.M. 2013. Nuevo aporte al conocimiento de la edad de la Formación Paraná, Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14,,: 7–12.
- Pérez, L.M., Genta Iturrería, S.F. y Griffin, M. 2010. Paleoecological and paleobiogeographic significance of two new species of bivalves in the Paraná Formation (late Miocene) of Entre Ríos province, Argentina. *Malacologia* 53: 61–76.
- Pérez, L.M., Griffin, M. y Genta Iturrería, S.F. 2011. Pectínidos de la Formación Paraná (Mioceno) Entre Ríos, Argentina. *INSUGEO, Serie Correlación Geológica* 27: 77–101.
- Pérez, L.M., Griffin, M. y Manceñido, M. 2013. Los macroinvertebrados de la Formación Paraná: historia y diversidad de la fauna bentónica del Mioceno marino de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14,,: 56–70.
- Perkins, M.E., Fleagle, J.G., Heizler, M.T., Nash, B., Bown, T.M., Tauber, A. y Dozo, M.T. 2012. Tephrochronology of the Miocene Santa Cruz and Pinturas Formations, Argentina. En: S.F. Vizcaíno, R.F. Kay y M.S. Bargo (Eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press. 23–40.
- Peters, J.L. 1931. *Check-list of Birds of the World*, vol. 1. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 354 p

- Prange, H.D., Anderson, J.F. y Rahn, H. 1979. Scaling of skeletal mass in birds and mammals. *American Naturalist* 113: 103–122.
- Rabassa, J., Coronato, A.M. y Salemme, M. 2005. Chronology of the Late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 81–103.
- Radic, J.P., Rojas, L., Carpinelli, A. y Zurita, E. 2002. Evolución tectónica de la cuenca terciaria de Cura-Mallín, región cordillerana chileno argentina (36°30′-39°00′S). 15° *Congreso Geológico Argentino* (Calafate), Actas 3: 233–237.
- Raikow, R.J. 1994. Climbing adaptations in the hindlimb musculature of the woodcreepers (Dendrocolaptinae). *The Condor* 96: 1103–1106.
- Raikow, R.J., Bicanovsky, L. y Bledsoe, A.H. 1988. Forelimb joint mobility and the evolution of wing-propelled diving in birds. *The Auk* 105: 446–451.
- Räsänen, M.E., Linna, A.M., Santos, J.C.R. y Negri, F.R. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269: 386–390.
- Rasmussen, D.T. 1997. Birds. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 171–183
- Rasmussen, D.T. y Kay, R.F. 1992. A Miocene anhinga from Colombia, and comments on the zoogeographic relationships of South America's Tertiary avifauna., *Natural History Museum of Los Angeles, Science Series* 36: 225–230.
- Rayner, J.M.V. 1985. Linear relations in biomechanics: the statistics of scaling functions. *Journal of Zoology*, London (A) 206: 415–439.
- Rayner, J.M.V. 1988. The evolution of vertebrate flight. Biological. *Journal of the Linnean Society* 34: 269–287.
- Rayner, J.M.V., Viscardi, P.W., Ward, S. y Speakman, J.R. 2001. Aerodynamics and energetics of intermittent flight in birds. *American Zoology* 41: 188–204.
- Rebata, L.A. Hernani, Räsänen, M.E., Gingras, M.K., Vieira, V. Jr., Barberi, M. y Irion, G. 2006. Sedimentology and ichnology of tide-influenced Late Miocene successions in western Amazonia: the gradational transition between the Pebas and Nauta formations. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 96–119.
- Remsen, J.V., Cadena C.D. Jr., Jaramillo, A., Nores, M., Pacheco, J.F., Pérez-Emán, J., Robbins, M.B., Stiles, F.G., Stotz, D.F. y Zimmer, K.J. 2013. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>

- Remsen, Jr., J.V., Cadena, C.D., Jaramillo, A., Nores, M., Pacheco, J.F., Robbins, M.B., Schulenberg, T.S., Stiles, F.G., Stotz, D.F., Zimmer, K.J., 2008. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. [Online] Available at www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html
- Ribeiro, A.M., Madden, R.H., Negri, F.R., Kerber L., Schmaltz Hsiou, A. y Rodrigues, K.A.. 2013. Mamíferos fósiles y biocronología en el suroeste de la Amazonia, Brasil. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 207–221.
- Rich, P.V. 1972. A fossil avifauna from the Upper Miocene Beglia Formation of Tunisia. *Service Geologique di Tunisie, Travaux de Geologie, Tunisienne* 5: 29–66.
- Rich, P.V. 1974. Significance of the Tertiary avifaunas from Africa (with emphasis on a mid to late Miocene avifauna from southern Tunisia). *Annals of the Geological Survey of Egypt* 4: 167–210.
- Rinderknecht, A. y Blanco, R.E. 2008. The largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 275: 923–928.
- Rinderknecht, A. y Noriega, J.I. 2002. Un nuevo género de Anhingidae (Aves: Pelecaniformes) de la Formación San José (Plioceno-Pleistoceno) del Uruguay. *Ameghiniana* 39: 183–192.
- Ritchie, T.L. 1980. Two mid-Pleistocene avifaunas from Coleman, Florida. *Bulletin of the Florida State Museum Biological Sciences* 26: 1–36.
- Rodríguez, G. 1997. Trichodactylid Crabs. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 63–66.
- Rohlf, J., 2010. TpsDig Version 2.16, TpsRelwVersion 1.49 y TpsUtil. Version 1.46. Ecology & Evolution, SUNY at Stony Brook, NY.
- Rubilar, A. 1994. Diversidad ictiológica en depósitos continentales miocenos de la Formación Cura-Mallín, Chile (37-39°S): implicancias paleogeográficas. *Revista Geológica de Chile*, 21: 3–29.
- Sander, P.M. y Klein, N. 2005. Developmental plasticity in the life history of a prosauropod dinosaur. *Science* 310: 1800–1802.
- Savile, D.B.O. 1957. Adaptive evolution in the avian wing. *Evolution* 11: 212–224.
- Senar, J.E. y Pascual, J. 1997. Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea* 85: 269–274.

- Sibley, C.G. y Ahlquist, J.E. 1990. *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. Yale University Press, New Haven, p.1080.
- Sibley, C.G., Ahlquist, J.E. y Monroe, B.L. Jr. 1988. A classification of the living birds of the world based on DNA–DNA hybridization studies. *The Auk* 105: 409–423.
- Siegel-Causey, D. 1988. Phylogeny of the Phalacrocoracidae. *The Condor* 90: 885–905.
- Simons, E.L., Hieronymus, T.L. y O'Connor, P.M. 2011. Cross sectional geometry of the forelimb skeleton and flight mode in pelecaniform birds. *Journal of Morphology* 272: 958–971.
- Simpson, G.G. 1941. Range as a zoological character. *American Journal of Science* 239: 785–804.
- Simpson, G.G. 1943. Criteria for genera, species, and subspecies in zoology and paleozoology. *Annals of the New York Academy of Sciences* 44: 145–178.
- Simpson, G.G. 1976. *Penguins. Past and present,, here and there*. Yale University press, New Haven, p 150.
- Smith, N.D. 2010. Phylogenetic analysis of Pelecaniformes (Aves) based on osteological data: Implications for waterbird phylogeny and fossil calibration studies. *PLoS ONE* 5: e13354.
- Soibelzon, L.H. y Bond, M. 2013. Revisión de los carnívoros (Carnivora, Mammalia) acuáticos y continentales del Mioceno de la Mesopotamia argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 170–178.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman y Co. , New York, 887 p.
- Soto-Acuña, S., Alarcón, J., Yury-Yáñez, R.E., Otero, R.A. y Sallaberry, M. 2013. Nuevos materiales de *Meganhinga chilensis* (Suliformes, Anhingidae) del Mioceno temprano de Lonquimay, Región de la Araucanía de Chile Central. *Ameghiniana, Suplemento resúmenes* 50: R 29.
- Spoturno, J. y Oyhançabal, P. 2004. Mapas geológicos y de recursos minerales del departamento de Montevideo a escala 1/50.000 y de Canelones y San José a escala 1/100.000. Ministerio de Educación y Cultura – CONICyT, Montevideo, 66 p.
- Stewart, J.R. y Beech, M. 2006. The Miocene birds of Abu Dhabi (United Arab Emirates) with a discussion of the age of modern species and genera. *Historical Biology* 18: 103–113.

- Stidham, T.A., Holroyd, P.A., Gunnell, G.F., Ciochon, R.L. y Tsubamoto, T. 2005. A new ibis-like bird (Aves: cf. Threskiornithidae) from the late middle Eocene of Myanmar. *Contributions Museum Paleontology University Michigan* 31: 179–184.
- Stonehouse, B. 1967. Feeding behaviour and diving rhythms of some New Zealand shags. *Phalacrocoracidae. Ibis* 109: 600–605.
- Suárez, M. y Emparán, C. 1995. The stratigraphy, geochronology and paleophysiography of a Miocene freshwater interarc basin, Southern Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 8: 17–31.
- Suárez, M. y Emparán, C. 1997. Hoja Curacautín, Regiones de la Araucanía y del Biobío. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile 71: 105 p., 1 mapa 1:250.000.
- Suárez, M., Emparán, C., Wall, R., Salinas, P., Marshall, L.G. y Rubilar, A. 1990. Estratigrafía y vertebrados fósiles del Mioceno del Alto Biobío, Chile central (38°-39°S). 2° *Simposio sobre el Terciario de Chile* (Concepción), „Actas,, 1: 311–324.
- Tambussi, C.P. y Degrange, F.J. 2013. *South American and Antarctic Continental Cenozoic Birds. Paleobiogeographic Affinities and Disparities*. Springer, Heidelberg, p. 113.
- Tambussi, C., Ubilla, M. y Perea, D. 1999. The youngest large carnassial bird (Phorusrhacidae, Phorusrhacinae) from South America (Pliocene–Early Pleistocene of Uruguay). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 404–406.
- Tauber, A.A. 1997a. Bioestratigrafía de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana* 34: 413–426.
- Tauber, A.A. 1997b. Paleoecología de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana* 34: 517–529.
- Tedford, R.H., Skinner, M.S., Fields, R.S., Rensberger, J.M., Whistler, D.P., Galusha, T., Taylor, B.E., MacDonald, J.R. y Webb, S.D. 1987. Faunal succession and biochronology of the Arikarean through Hemphillian (late Oligocene through earliest Pliocene epochs) in North America. En: Woodburne, M.O. (Ed.), *Cenozoic Mammals of North America*. University of California Press, Berkeley, p. 153–210.
- Tófaló, O.R. y Morrás, H.J.M. 2009. Evidencias paleoclimáticas en duricostras, paleosuelos y sedimentitas silicoclásticas del Cenozoico de Uruguay. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 65: 674–686.
- Tófaló, O.R., Morrás, H., Sánchez, L., Peccoits, E., Aubet, N., Zech, W. y Moretti, L. 2006. Litofacies y Paleosuelos de las Fms. Raigón (Plioceno Tardío-Pleistoceno Medio) y

- Libertad (Pleistoceno Inferior-Medio?), Uruguay. *3º Congreso Argentino del Cuaternario y Geomorfología* (Córdoba), Actas 1: 807–816.
- Tófalo, O.R., Orgeira, M.J., Morrás, H., Vásquez, C., Sánchez, L., Peccoits, E., Aubet, N., Sánchez, G., Zech, W. y Moretti, L. 2009. Geological, pedological and paleomagnetic study of the late Cenozoic sedimentary sequence in southwest Uruguay, South America. *Quaternary International* 210: 6–17.
- Tumarkin-Deratzian, A.R., Vann, D.R. y Dodson, P. 2006. Bone surface texture as an ontogenetic indicator in long bones of the Canada goose *Branta canadensis* (Anseriformes: Anatidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 148: 133–168.
- Tumarkin-Deratzian, A.R., Vann, D.R. y Dodson, P. 2007. Growth and textural ageing in long bones of the American alligator *Alligator mississippiensis* (Crocodylia: Alligatoridae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 150: 1–39.
- Urbina, M. y Stucchi, M. 2005. Los cormoranes (Aves: Phalacrocoracidae) del Mio-Plioceno de la Formación Pisco, Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 99: 41–49
- Utgé, S., Folguera, A., Litvak, V. y Ramos, V.A. 2009. Geología del sector norte de la cuenca de cura mallín en las lagunas de Epulauquen, Neuquén. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64: 231–248.
- van Tets, G.F. 1965. A comparative study of some social communication patterns in the Pelecaniformes. *Ornithological Monographs* 2: 1–88.
- van Tets, G.F., Rich, P.V. y Marino-Hadiwardoyo, H.R. 1989. A reappraisal of *Protoplotus beauforti* from the early Tertiary of Sumatra and the basis of a new pelecaniform family. *Buletin Geology Research Development Cental Paleontology Series* 5: 57–75.
- van Tuinen, M., Butvill, D.B., Kirsch, J.A.W. y Hedges, S.B. 2001. Convergence and divergence in the evolution of aquatic birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 268: 1345–1350.
- Vanden Berge, J.C. y Zweers, G.A. 1993. Myologia. En: J.J. Baumel, S.A. King, J.E. Breazile, H.E. Evans y J.C. Venden Berge (Eds.), *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*, 2ª edición. Publications of the Nuttal Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts 23: 189–247.
- Vaurie, C. 1965. *The birds of the Palearctic fauna: a systematic reference*, Non-Passeriformes (Vol. 2). H.F. y G. Witherby (Eds.). HF y G. Witherby limited, London, 763 p.
- Vélez-Juarbe, J., Noriega, J.I. y Ferrero, B.S. 2012. Fossil Dugongidae (Mammalia, Sirenia) from the Paraná Formation (Late Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina. *Ameghiniana* 49: 585–593.

- Veroslavsky, G. y Montaña, J. 2004. Sedimentología y estratigrafía de la Formación Salto (Pleistoceno). En: G. Veroslavsky, , M. Ubilla y S. Martínez (Eds.). *Cuencas sedimentarias de Uruguay: geología, paleontología y recursos naturales*, DIRAC-Facultad de Ciencias, Cenozoico, Montevideo, p. 147–166.
- Vestjens, W.J.M. 1975. Breeding behaviour of the Darter at Lake Cowal, NSW. *Emu* 75: 121–31.
- Vezzosi, R.I. 2012. Tamaño y estimación de la masa corporal en *Procariama simplex* Rovereto, 1914 (Aves: Phorusrhacidae: Psilopterinae). *Ameghiniana* 49: 120–129.
- Videler, J.J. 2005. *Avian flight*. Oxford Ornithology Series, Oxford, p. 258.
- Vucetich, M.G. 1986. Historia de los roedores y primates en Argentina: su aporte al conocimiento de los cambios ambientales durante el Cenozoico. *4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza), *Actas* 2: 157–165.
- Wall, R., Alvarenga, H.M.F., Marshall, L.G. y Salinas, P. 1991. Hallazgo del primer ave fósil del Terciario de Chile: un ánade (Pelecaniformes; Anhingidae), preservado en un ambiente deltaico-fluvial del Mioceno del Lonquimay, Región de la Araucanía, Chile. *6º Congreso Geológico Chileno* (Viña del Mar),, „*Actas* 6, : 394–405.
- Walton, A.H. 1997. Rodents. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 392–409.
- Warham, J. 1977. Wing loadings, wing shapes, and flight capabilities of Procellariiformes. *New Zealand Journal of Zoology* 4: 73–83.
- Warheit, K. 1992. The Role of morphometrics and cladistics in the taxonomy of fossils: a paleornithological example. *Systematic Biology* 41 : 345–369.
- Watanabe, J. y Matsuoka, H. 2013. Ontogenetic change of morphology and surface texture of long bones in the Gray Heron (*Ardea cinerea*, Ardeidae). *Proceeding 8th International Meeting Society of Avian Paleontology and Evolution*: 279–306.
- Webb, S.D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. En: F. Stheli, . y S.D. Webb, (Eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York, p. 357–386.
- Wellman, S.S. 1970. Stratigraphy and petrology of the nonmarine Honda Group (Miocene), upper Magdalena valley, Colombia. *Geological Society of America Bulletin* 81: 2353–2374.

- Wetmore, A. 1930. A systematic classification for the birds of the world. *Proceedings of the United States National Museum* 76: 1–8.
- Wetmore, A. 1951. A revised classification for the birds of the world. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 117: 1–22.
- Winkler, R.F. 1985. Pneumatization of bone. B. Campbell y E. Lack, (Eds.). *A Dictionary of Birds*. Buteo Books, Vermillion, p. 474–475.
- Witmer, L.M. 1995. The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. En: J.J. Thomason (Ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 19–33.
- Wood, R.C. 1997. Turtles. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 155–170.
- Woodburne, M.O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal Mammalian Evolution* 17: 245–264.
- Woolfenden, G.E. 1959. A Pleistocene Avifauna from Rock Spring, Florida. *The Wilson Bulletin* 71: 183–187.
- Worthy, T.H. 2011. Descriptions and phylogenetic relationships of a new genus and two new species of oligo-miocene cormorants (Aves: Phalacrocoracidae) from Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 277–314.
- Worthy, T.H. 2012. A new species of Oligo-Miocene darter (Aves: Anhingidae) from Australia. *The Auk* 129: 96–104.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. 2001a. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686–693.
- Zachos, J., Shackleton, N.J., Revenaugh, J.S., Pälike, H. y Flower, B.P. 2001b Climate response to orbital forcing across the oligocene-miocene. *Science* 292: 274–278.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D. y Fink, W.L. 2004. *Geometric Morphometrics for biologists : A Primer*. Elsevier Academic Press, New York y London, 437 p.
- Zucol, A.F. y Brea, M. 2000. Análisis fitolítico de la Formación Paraná en la Provincia de Entre Ríos. . *INSUGEO, Serie de Correlación Geológica* 14: 67–76.
- Zusi, R.L. y Storer, R.W. 1969. Osteology and myology of the head and neck of the pied-billed grebes (*Podilymbus*). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University Michigan* 139: 1–49.

Apéndice 1. Medidas utilizadas (en mm) en los análisis de componentes principales

MATERIALES	MEDIDAS			
	COL	COL M	COAV	COLS
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>				
CPRV 1	62,5	57,2	24,0	18,1
<i>Pelecanus onocrotalus</i>				
MHNT 1979	137,7	122,2	59,6	43,2
<i>Heliornis fulica</i>				
MHNT 353	24,0	22,5	9,0	7,0
<i>Fregata magnificens</i>				
MHNT 780	88,0	79,0	33,0	32,9
<i>Gavia stellata</i>				
MHNT 228	55,8	47,0	30,0	24,1
<i>Morus bassanus</i>				
MHNT 24	67,8	58,0	34,0	17,1
<i>Sula leucogaster</i>				
MHNT 10156	54,0	48,7	23,5	12,7
<i>Branta canadensis</i>				
MHNT 10069	87,1	69,4	37,1	33,9
<i>Ramphastos toco</i>				
CICYTTP-ZV-API-92	54,3	52,5	14,8	11,2
<i>Pygoscelis adeliae</i>				
CICYTTP-ZV-ASPHE-106	81,0	x	x	x
<i>Columba picazuro</i>				
CICYTTP-ZV-ACO-56	41,0	39,5	15,9	11,0
<i>Athene cunicularia</i>				
CICYTTP-ZV-AST-86	30	28,9	9,5	8,2
<i>Rollandia rolland</i>				
CICYTTP-ZV-APOD-110	24,2	24,0	12,8	8,2
<i>Sterna hirundinacea</i>				
MACN 54661	27,0	26,0	12,2	9,0
<i>Larus dominicanus</i>				
MACN 54838	53,5	51,0	21,9	15,9
<i>Tringa flavipes</i>				
MACN 67218	24,6	23,0	11,5	8,0
<i>Stercorarius skua</i>				
MACN 54420	53,1	50,6	25,1	18,4
<i>Penelope purpurascens</i>				
MACN 54506	66,2	62,5	18,2	13,8
<i>Rhynchotus rufescens</i>				
MACN 68095	39,9	38,6	15,0	9,0
<i>Nothoprocta cinerascens</i>				
MACN 68062	34,5	33,1	13,1	8,8
<i>Oxyura jamaicensis</i>				
MACN 54478	41,5	39,5	18,9	15,5
<i>Tachyeres leucocephalus</i>				
MACN 52863	70,6	62,8	34,6	30,5
<i>Podiceps major</i>				
MACN 68750	45,3	40,5	21,9	17,0
<i>Podiceps cristatus</i>				
MACN 54708	41,9	39,0	16,0	14,6
<i>Aechmophorus occipitalis</i>				
MACN 54460	48,2	46,0	17,6	14,0

Abreviaturas: **COL**, longitud máxima del coracoides medida entre el extremo proximal del *processus acrocoracoideus* y el extremo distal, entre la *facies articularis sternalis* y el *processus lateralis*; **COLM**, longitud medial del coracoides medida entre *angulus medialis* y el extremo dorsal del *processus acrocoracoideus*; **COAV**, ancho ventral del coracoides medido desde el *processus lateralis* hasta el *angulus medialis*; **COLS**, longitud máxima de la *facies articularis sternalis*.

MATERIALES	MEDIDAS			
HÚMERO	HL	HAC	HPC	HAD
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>				
CPRV	121,0	7,0	6,4	13,1
<i>Pelecanus onocrotalus</i>				
MHNT 1979	297,5	20,0	17,5	45,5
<i>Heliornis fulica</i>				
MHNT 353	34,5	3,0	2,8	7,2
<i>Fregata magnificens</i>				
MHNT 780	20,8	12,8	10,4	30,9
<i>Gavia stellata</i>				
MHNT 228	142,0	7,1	7,0	14,5
<i>Morus bassanus</i>				
MHNT 24	216,5	9,5	10,8	23,9
<i>Sula leucogaster</i>				
MHNT 10156	152,5	8,4	7,5	18,9
<i>Branta canadensis</i>				
MHNT 10069	202,5	13,8	13,3	28,0
<i>Ramphastos toco</i>				
CICYTTP-ZV-API-92	64,1	6,1	5,3	16,5
<i>Pygoscelis adeliae</i>				
CICYTTP-ZV-ASPHE-106	71,0	14,1	5,8	14,5
<i>Columba picazuro</i>				
CICYTTP-ZV-ACO-56	53,5	6,2	5,0	12,0
<i>Athene cunicularia</i>				
CICYTTP-ZV-AST-86	59,0	4,3	3,9	10,0
<i>Rollandia rolland</i>				
CICYTTP-ZV-APOD-110	54,2	2,8	3,0	5,2
<i>Sterna hirundinacea</i>				
MACN 54661	62,9	3,9	3,6	9,2
<i>Larus dominicanus</i>				
MACN 54838	134,9	7,9	6,2	17,3
<i>Tringa flavipes</i>				
MACN 67218	53,0	4,0	3,9	8,5
<i>Stercorarius skua</i>				
MACN 54420	131,1	8,1	7,9	18,0
<i>Penelope purpurascens</i>				
MACN 54506	96,0	8,9	7,8	22,5
<i>Rhynchotus rufescens</i>				
MACN 68095	72,8	6,5	4,9	12,9
<i>Nothoprocta cinerascens</i>				
MACN 68062	58,5	5,1	4,0	11,5
<i>Oxyura jamaicensis</i>				
MACN 54478	70,0	4,9	3,9	8,5
<i>Tachyeres leucocephalus</i>				
MACN 52863	115,0	9,5	7,7	16,5
<i>Cygnus olor</i>				
MACN 68033	298,0	17,8	14,0	35,8
<i>Chloephaga picta</i>				
MACN 68581	143,0	10,0	8,2	21,1

<i>Phalacrocorax auritus</i>				
MACN 54466	136,0	7,5	6,5	13,9
<i>Podiceps major</i>				
MACN 68750	118,2	6,5	5,5	11,5
<i>Podiceps cristatus</i>				
MACN 54708	108,0	5,0	4,5	10,5
<i>Aechmophorus occipitalis</i>				
MACN 54460	118,8	5,0	5,1	9,9

Abreviaturas: **HL**, largo del húmero tomado desde el *caput humeri* hasta la parte más distal del *condylus lateralis*; **HAC**, ancho mínimo del *corpus humeri* latero-medialmente; **HPC**, profundidad mínima del *corpus humeri*, tomada antero-posteriormente; **HAD**, ancho distal del húmero medido desde el *epicondylus ventralis* trazando una línea perpendicular al eje próximo-distal hasta el *epicondylus dorsalis*.

MATERIALES	MEDIDAS					
CARPOMETACARPO	CL	CAP	CAT	CAC	CPC	CAD
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>						
CPRV 1	60,5	12,0	6,0	4,0	4,7	6,9
<i>Pelecanus onocrotalus</i>						
MHNT 1979	142,5	34,5	15,5	10,0	11,5	17,5
<i>Heliornis fulica</i>						
MHNT 353	22,9	6,0	3,5	2,2	2,4	3,2
<i>Fregata magnificens</i>						
MHNT 780	129	30,0	11,0	8,5	7,0	14,0
<i>Gavia stellata</i>						
MHNT 228	80,0	12,5	7,0	5,4	5,5	7,5
<i>Morus bassanus</i>						
MHNT 24	89,1	19,3	10,0	7,0	7,5	11,0
<i>Sula leucogaster</i>						
MHNT 10156	71,0	16,0	7,9	5,0	6,6	8,5
<i>Branta canadensis</i>						
MHNT 10069	107,0	27,7	11,2	6,9	8,7	12
<i>Ramphastos toco</i>						
CICYTTP-ZV-API-92	34,9	11,2	5,9	3,1	4,0	7,5
<i>Pygoscelis adeliae</i>						
CICYTTP-ZV-ASPHE-106	40,0	14,3	5,8	10,0	3,9	9,5
<i>Columba picazuro</i>						
CICYTTP-ZV-ACO-56	36,7	10,8	5,7	3,3	4,1	6,6
<i>Athene cunicularia</i>						
CICYTTP-ZV-AST-86	32,9	7,9	4,0	2,8	3,0	5,1
<i>Rollandia rolland</i>						
CICYTTP-ZV-APOD-110	25,2	5,8	2,7	2,2	2,1	3,0
<i>Sterna hirundinacea</i>						
MACN 54661	38,1	8,9	4,7	3,9	3,6	5,3
<i>Larus dominicanus</i>						
MACN 54838	77,6	15,7	7,0	4,1	5,9	8,2
<i>Tringa flavipes</i>						
MACN 67218	34,1	8,5	4,0	2,0	3,0	4,1
<i>Stercorarius skua</i>						
MACN 54420	68,3	15,9	7,1	4,6	5,5	8,0
<i>Penelope purpurascens</i>						

MACN 54506	50,0	17,0	8,6	5,0	5,9	9,9
<i>Rhynchotus rufescens</i>						
MACN 68095	41,0	11,0	5,1	3,5	4,8	7,0
<i>Nothoprocta cinerascens</i>						
MACN 68062	31,9	9,0	4,6	3,3	3,5	6,6
<i>Oxyura jamaicensis</i>						
MACN 54478	35,0	8,0	4,0	2,8	2,9	4,5
<i>Tachyeres leucocephalus</i>						
MACN 52863	61,8	18,1	8,5	5,5	6,9	8,5
<i>Cygnus olor</i>						
MACN 68033	138,9	30,0	13,1	8,0	10,0	15,0
<i>Chloephaga picta</i>						
MACN 68581	82,8	20,1	8,9	5,5	6,5	9,5
<i>Phalacrocorax auritus</i>						
MACN 54466	63,1	13,5	6,6	4,0	4,9	7,1
<i>Podiceps major</i>						
MACN 68750	53,0	10,0	5,0	4,0	3,1	5,0
<i>Podiceps cristatus</i>						
MACN 54708	45,0	9,0	5,0	3,0	3,1	4,9
<i>Aechmophorus occipitalis</i>						
MACN 54460	51,2	9,9	5,0	2,9	3,0	5,1

Abreviaturas: **CL**, longitud del carpometacarpo, tomado entre la superficie articular más proximal de la *trochlea carpalis* hasta la *facies articularis* del *os metacarpale majus*; **CAP**, ancho proximal del carpometacarpo, medido desde el borde posterior de la *trochlea carpalis* hasta el extremo del *processus extensorius*; **CAT**, ancho de la *trochlea carpalis* medido ventro-dorsalmente; **CAC**, ancho mínimo del *corpus os metacarpale majus* antero-posteriormente; **CPC**, profundidad mínima del *corpus os metacarpale majus* ventro-dorsalmente; **CAD**, ancho distal del carpometacarpo, trazando una línea perpendicular al eje próximo-distal desde el borde posterior de la *facies articularis* del *os metacarpale minus* hasta el borde anterior del *os metacarpale majus*.

MATERIALES	MEDIDAS			
FEMUR	FL	FAP	FPC	FAC
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>				
CPRV 1	49,8	12,1	7,0	5,9
<i>Pelecanus onocrotalus</i>				
MHNT 1979	117,9	26,0	15,0	14,0
<i>Heliornis fulica</i>				
MHNT 353	26,1	6,1	3,0	2,7
<i>Fregata magnificens</i>				
MHNT 780	59,0	14,0	7,5	7,9
<i>Gavia stellata</i>				
MHNT 228	38,5	15,0	8,0	6,0
<i>Morus bassanus</i>				
MHNT 24	68,1	14,8	8,0	7,3
<i>Sula leucogaster</i>				
MHNT 10156	49,0	11,0	6,2	6,2
<i>Branta canadensis</i>				
MHNT 10069	90,2	15,5	10,2	9,0
<i>Ramphastos toco</i>				

CICYTTP-ZV-API-92	53,9	11,5	4,1	5,3
<i>Pygoscelis adeliae</i>				
CICYTTP-ZV-ASPHE-106	84,0	17,9	9,0	8,9
<i>Columba picazuro</i>				
CICYTTP-ZV-ACO-56	45,6	8,4	4,0	4,0
<i>Athene cunicularia</i>				
CICYTTP-ZV-AST-86	41,0	8,0	3,8	3,9
<i>Rollandia rolland</i>				
CICYTTP-ZV-APOD-1100	30,8	7,9	3,5	3,0
<i>Sterna hirundinacea</i>				
MACN 54661	29,9	6,9	2,8	2,9
<i>Larus dominicanus</i>				
MACN 54838	61,5	11,0	5,0	5,1
<i>Tringa flavipes</i>				
MACN 67218	35,5	6,8	3,1	3,1
<i>Stercorarius skua</i>				
MACN 54420	61,5	11,5	5,5	5,2
<i>Penelope purpurascens</i>				
MACN 54506	102,0	17,0	8,1	7,5
<i>Rhynchotus rufescens</i>				
MACN 68095	74,1	11,5	5,0	5,1
<i>Nothoprocta cinerascens</i>				
MACN 68062	57,0	9,9	4,9	4,6
<i>Oxyura jamaicensis</i>				
MACN 54478	41,3	9,9	4,8	3,8
<i>Tachyeres leucocephalus</i>				
MACN 52863	75,8	15,0	8,5	6,9
<i>Cygnus olor</i>				
MACN 68033	107,9	20,8	12,0	10,0
<i>Chloephaga picta</i>				
MACN 68581	78,3	15,4	8,5	6,7
<i>Phalacrocorax auritus</i>				
MACN 54466	53,0	14,0	7,5	6,5
<i>Podiceps major</i>				
MACN 68750	48,1	16,0	6,8	6,5
<i>Podiceps cristatus</i>				
MACN 54708	41,5	12,2	5,5	5,0
<i>Aechmophorus occipitalis</i>				
MACN 54460	44,2	13,5	6,5	5,1

Abreviaturas: **FL**, longitud del fémur tomado desde la *crista trochanteris* hasta el *condylus lateralis*; **FAP**, ancho proximal del fémur, medido latero-medialmente entre el *caput femoris* y el borde lateral al *trochanter femoris*; **FPC**, profundidad mínima del *corpus femoris*, tomada antero-posteriormente; **FAC**, ancho mínimo del *corpus femoris* latero-medialmente, al nivel del FPC.

MATERIALES	MEDIDAS				
TIBIOTARSO	TBL	TBAP	TBPC	TBAC	TBAD
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>					
CPRV 1	83,5	10,0	5,0	6,3	10,9
<i>Pelecanus onocrotalus</i>					
MHNT 1979	187,0	26,9	13,7	15,0	24,0
<i>Heliornis fulica</i>					
MHNT 353	38,2	6,0	2,0	3,1	5,3
<i>Fregata magnificens</i>					

MHNT 780	74,9	11,0	4,9	5,0	10,9
<i>Gavia stellata</i>					
MHNT 228	119,9	11,4	6,1	7,0	12,0
<i>Morus bassanus</i>					
MHNT 24	98,5	11,1	5,8	8,0	13,1
<i>Sula leucogaster</i>					
MHNT 10156	73,5	10,0	5,0	6,0	10,8
<i>Branta canadensis</i>					
MHNT 10069	159,0	18,0	10,0	8,2	18,3
<i>Ramphastos toco</i>					
CICYTTP-ZV-API-92	82,2	9,9	4,1	5,1	9,0
<i>Pygoscelis adeliae</i>					
CICYTTP-ZV-ASPHE-106	18,5	13,2	7,8	7,6	14,0
<i>Columba picazuro</i>					
CICYTTP-ZV-ACO-56	62,8	7,5	3,5	3,7	6,9
<i>Athene cunicularia</i>					
CICYTTP-ZV-AST-86	70,8	7,5	3,8	3,8	7,9
<i>Rollandia rolland</i>					
CICYTTP-ZV-APOD-110	56,2	6,2	2,7	3,5	5,9
<i>Sterna hirundinacea</i>					
MACN 54661	45,6	5,0	2,1	2,2	4,9
<i>Larus dominicanus</i>					
MACN 54838	116,5	10,6	4,8	5,4	9,9
<i>Tringa flavipes</i>					
MACN 67218	80,0	6,1	2,6	3,1	5,6
<i>Stercorarius skua</i>					
MACN 54420	98,9	10,9	4,8	4,9	10,5
<i>Penelope purpurascens</i>					
MACN 54506	136,0	16,2	7,9	10,0	14,5
<i>Rhynchotus rufescens</i>					
MACN 68095	97,1	10,5	4,9	5,5	9,6
<i>Nothoprocta cinerascens</i>					
MACN 68062	74,0	9,0	3,8	4,0	7,5
<i>Oxyura jamaicensis</i>					
MACN 54478	62,8	7,9	3,1	4,0	8,5
<i>Tachyeres leucocephalus</i>					
MACN 52863	117,6	15,2	5,2	7,0	15,5
<i>Cygnus olor</i>					
MACN 68033	205,0	22,1	12,1	15,0	24,2
<i>Chloephaga picta</i>					
MACN 68581	133,6	16,3	7,1	9,5	13,9
<i>Phalacrocorax auritus</i>					
MACN 54466	94,0	11,1	5,5	6,9	11,2
<i>Podiceps major</i>					
MACN 68750	123,5	11,5	5,1	6,8	12,1
<i>Podiceps cristatus</i>					
MACN 54708	105,5	10,1	4,1	5,5	9,9
<i>Aechmophorus occipitalis</i>					
MACN 54460	116,5	11,0	4,0	6,1	10,5

Abreviaturas: **TBL**, longitud del tibiotarso, obtenido desde el *area interarticularis* y hasta el *condylus medialis*; **TBAP**, ancho proximal del tibiotarso, tomado entre los bordes de las *facies articularis*; **TBPC**, profundidad mínima del *corpus tibiotarsi*, medida antero-posteriormente; **TBAC**, ancho mínimo del *corpus tibiotarsi*, tomado latero-medialmente; **TBAD**, ancho distal del tibiotarso, medido latero-medialmente entre los *epicondyli*.

