



Naturalis

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

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Cayaoa bruneti Tonni (Aves, Anseriformes) de la Formación Gaiman (Mioceno temprano, Chubut, Argentina) : Paleoautoecología y relaciones filogenéticas

De Mendoza, Ricardo Santiago

Doctor en Ciencias Naturales

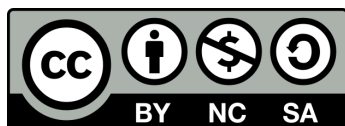
Dirección: Tambussi, Claudia Patricia

Co-dirección: Gelfo, Javier N.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2017

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20180614001589>



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



Naturalis

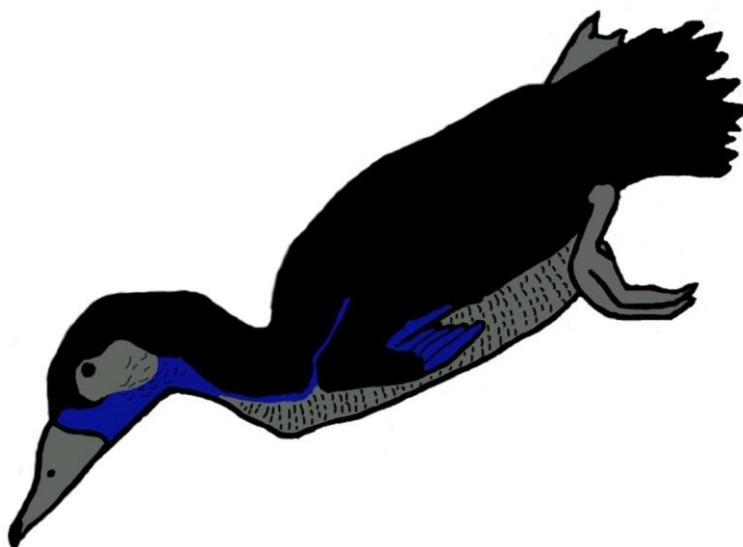
Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

2017

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

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

***CAYAOA BRUNETI* TONNI (AVES, ANSERIFORMES) DE LA
FORMACIÓN GAIMAN (MIOCENO TEMPRANO, CHUBUT,
ARGENTINA): PALEOAUTOECOLOGÍA y RELACIONES
FILOGENÉTICAS**



**UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA**

Doctorando: Lic. Ricardo Santiago De Mendoza

Directora: Dra. Claudia Patricia Tambussi

Director: Dr. Javier N. Gelfo

A mi abuela Beatriz

Agradecimientos

En primera instancia quiero agradecer a mis padres, Susana Castez y Ricardo De Mendoza Cabot, por haberme acompañado desde el principio de mi carrera, haberme estimulado a esforzarme y haberme ayudado en todo sentido y de manera absolutamente incondicional. También quiero agradecer a mi novia Nadia Urrutia por su compañía durante estos años, por soportarme todo este tiempo y en particular los fatídicos últimos días de escritura del presente volumen, y por siempre nutrirme sentimental e intelectualmente.

Quiero agradecer también a mis directores Claudia Tambussi y Javier Gelfo, no debo ser el tesista más fácil de dirigir, así que les agradezco su paciencia y su compañía, sus consejos y correcciones. A Claudia por haberme aceptado desde antes de recibirme y haberme ayudado desde mis primeros pasos en la investigación y a Javier por haberme aceptado como becario y haberme ayudado incluso por fuera de lo académico.

También quiero agradecer al personal de la Secretaría de Posgrado de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo por su buena disposición y por realizar la parte burocrática con celeridad.

Quiero agradecer a los doctores Ignacio Cerda, Sara Bertelli y Eduardo Tonni cuyas críticas constructivas mejoraron en gran medida el manuscrito original.

A mis amigos, los de la facultad, en particular los integrantes de la "paleobanda" a quienes siento conocer de toda la vida; y a mis amigos de la primaria, la "logia", con quienes crecí desde la infancia.

A mis compañeros de laboratorio de ayer y hoy, Mariana Picasso, Clelia Mosto, Federico Degrange y Julieta Carril, cada uno desde su lugar, por invitarme o acompañarme con trabajos, por los mates y las charlas circunstanciales, y por los consejos sobre mi carrera.

A Federico Agnolín, Nadia Haidr, Junya Watanabe y Carolina Acosta Hospitaleche por generosamente haberme acercado material que consideraron que sería interesante para mí.

A Raul Gómez por sus consejos sobre la aplicación de los métodos comparativos filogenéticos.

A mis compañeros de las cátedras de Zooarqueología y Anatomía Comparada por haberme ayudado a desarrollarme en la labor docente.

Quiero agradecer a Marcelo Reguero y Diego Montalti del Museo de La Plata; Darío Lijtmaer, Yolanda Davies, y Martín Ezcurra, del Museo Argentino de Ciencias Naturales; Eduardo Ruigómez del Museo Egidio Feruglio; y Sergio Bogan de la Fundación de Historia Natural Félix de Azara, por garantizarme el acceso a las distintas colecciones que pude visitar.

A CONICET por el otorgamiento de la Beca Doctoral que me permitió cubrir mis necesidades durante este período y por subsidios que ayudaron a concretar el presente trabajo de tesis. La participación en proyectos subsidiados por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y la Universidad Nacional de La Plata brindaron apoyo para solventar parcialmente cursos, congresos, insumos y equipamiento.

Índice

Resumen.....	12
Abstract.....	16
Capítulo 1: Introducción.....	19
1.1. Anatidae.....	20
1.1.1. Grupos según hábito y morfología.....	21
1.1.2. Patos buceadores.....	21
1.1.3. Pérdida de vuelo en Anatidae.....	23
1.2. Objetivos de la tesis.....	24
1.2.1. Objetivo general.....	25
1.2.2. Objetivos específicos.....	25
1.3. Hipótesis de trabajo.....	25
1.4. Desarrollo de la tesis.....	26
Capítulo 2: Antecedentes y marco teórico.....	28
2.1. <i>Cayaoa bruneti</i> , descripción y redesccripción, propuesta de ubicación sistemática.....	28
2.2. Filogenia de Anatidae.....	32
2.2.1. Caracteres morfológicos y clasificaciones tradicionales.....	32
2.2.2. Caracteres moleculares.....	35
2.2.3. Posición sistemática de <i>Cayaoa bruneti</i> dentro de Anatidae.....	37
2.3. El hábito buceador en aves y en Anatidae.....	37
2.4. La formación Gaiman. Geología, edad y ubicación geográfica.....	39
2.5. Marco teórico.....	41

2.5.1. Clasificación y parentesco.....	41
2.5.2. Paleoautoecología.....	42
2.5.2.1. Morfología funcional.....	43
2.5.2.2. Ecomorfología.....	43
2.5.2.3. Biomecánica.....	44
2.5.2.4. Adaptación.....	44
2.5.2.5. Biomorfodinámica.....	46
2.5.2.6. Convergencia.....	47
2.5.2.7. El método comparativo filogenético.....	48
 Capítulo 3: Materiales.....	51
3.1. Abreviaturas institucionales.....	51
3.2. Material estudiado.....	51
 Capítulo 4: Descripción osteológica.....	55
4.1. Nomenclatura anatómica.....	55
4.2. Descripción.....	55
4.2.1. Húmero.....	55
4.2.2. Carpometacarpo.....	58
4.2.3. Fémur.....	59
4.2.4. Tibiotarso.....	60
4.2.5. Tarsometatarso.....	62
4.2.6. Coracoides.....	64

Capítulo 5: Microanatomía del fémur.....	66
5.1. Introducción.....	66
5.2. Metodología.....	67
5.2.1. Taxa utilizados.....	67
5.2.2. Escaneo por tomografía computada.....	67
5.2.3. Análisis de sección transversal y toma de medidas.....	67
5.3. Resultados.....	68
5.3.1. Osteosclerosis.....	68
5.3.2. Comparación entre Compactación y Espesor Óseo Relativo.....	73
5.4. Discusión.....	73
5.5. Conclusión.....	75
 Capítulo 6: Revisión de la asignación de los restos referidos a <i>Cayaoa bruneti</i>	77
6.1. Introducción.....	77
6.2. Metodología.....	78
6.3. Resultados.....	79
6.3.1. Medidas del tarsometatarso.....	79
6.3.2. Medidas de epífisis de huesos del miembro posterior.....	82
6.3.3. Largo de los huesos del miembro anterior.....	86
6.4. Discusión.....	88
6.5. Nuevos restos de Anatidae asignables a la especie.....	90
6.5.1. Húmero MPEF-PV-1993.....	90
6.5.2. Tarsometatarso MPEF-PV-10888.....	91

6.6. Conclusiones.....	92
Capítulo 7. Relaciones filogenéticas de <i>Cayaoa bruneti</i>	93
7.1. Introducción.....	93
7.2. Metodología.....	95
7.2.1. Caracteres.....	95
7.2.1.1. Lista de caracteres.....	95
7.2.2. Análisis filogenético.....	130
7.3. Resultados.....	134
7.3.1. Análisis con todos los caracteres y sin monofilia forzada.....	134
7.3.2. Análisis sin los caracteres propios de los buceadores.....	139
7.3.3. Análisis con monofilia forzada.....	143
7.3.4. Análisis de las particiones.....	144
7.3.5. Análisis con los caracteres del holotipo de <i>Cayaoa bruneti</i>	157
7.4. Discusión.....	158
7.4.1. Posición filogenética de <i>Cayaoa bruneti</i>	158
7.4.2. Diferentes resoluciones según los distintos conjuntos de caracteres....	159
7.4.3. Relaciones filogenéticas dentro de Anserinae.....	160
7.4.4. Posición filogenética de <i>Tachyeres</i>	161
7.4.5. Evolución de la región naso-lacrimonal en Anatidae.....	161
7.4.6. El surco de la <i>trochlea metatarsi</i> II en Anatidae.....	162
7.5. Conclusiones.....	162
Diagnosis emendada.....	163

Capítulo 8. Masa corporal y carga alar.....	164
8.1. Masa corporal.....	164
8.1.1. Introducción.....	164
8.1.2. Métodos.....	166
8.1.3. Resultados.....	167
8.1.4. Discusión.....	169
8.2. Postura corporal.....	170
8.3. Vuelo: superficie y cargas alares.....	172
8.3.1. Introducción.....	172
8.3.2. Métodos.....	173
8.3.3. Resultados.....	173
8.3.3.1. Superficie alar.....	173
8.3.3.2. Carga alar.....	174
8.3.4. Discusión.....	176
Capítulo 9: Morfología funcional.....	178
9.1. Introducción.....	178
9.2. Metodología.....	179
9.3. Resultados.....	179
9.3.1. Fémur en aves buceadoras.....	179
9.3.2. Tibiotarso en aves buceadoras.....	182
9.3.3. Tarsometatarso en aves buceadoras.....	182
9.3.4. Miembros anteriores.....	182
9.4. Discusión.....	183

9.4.1. Fisonomía de los buceadores propulsados por los miembros posteriores.....	184
9.4.1.1. Aythynización: el hábito buceador en Anatidae.....	186
Capítulo 10: Biomecánica.....	188
10.1. Introducción.....	188
10.2. Metodología.....	188
10.3. Resultados.....	190
10.4. Discusión.....	192
Capítulo 11: Morfometría y ecomorfología.....	193
11.1. Introducción general.....	193
11.1.1. Morfometría tradicional, introducción.....	193
11.1.2. Metodología.....	194
11.1.3. Resultados.....	198
11.2. Morfometría geométrica, introducción.....	200
11.2.1. Metodología.....	201
11.2.2. Resultados.....	203
11.2.2.1. Fémur.....	203
11.2.2.2. Húmero.....	207
11.2.2.3. Tarsometatarso.....	212
11.3. Discusión.....	216
Capítulo 12: Tafonomía.....	218
12.1. Introducción.....	218

12.2. Sesgo tafonómico en la representación de restos de <i>Cayaoa bruneti</i>	218
12.2.1. Introducción.....	218
12.2.2. Resultados y discusión.....	219
12.3. Meteorización en restos de <i>Cayaoa bruneti</i>	220
12.3.1. Introducción.....	220
12.3.2. Resultados.....	220
12.4. Transporte.....	221
12.5. Depredación.....	223
12.5.1. Introducción.....	223
12.5.2. Material y métodos.....	224
12.5.3. Resultados.....	224
12.5.4. Discusión.....	227
12.6. Otras marcas tafonómicas presentes en ejemplares de <i>Cayaoa bruneti</i>	228
12.6.1. Líquenes.....	228
12.6.2. Nódulos de manganeso.....	229
12.7. Historia tafonómica de los restos de <i>Cayaoa bruneti</i>	230
Capítulo 13: Discusión y conclusiones finales.....	231
13.1. Status taxonómico de la especie, revisión y caracterización de los materiales asignados.....	231
13.2. Posición filogenética de la especie y relaciones filogenéticas de Anatidae.....	232
13.3. Masa corporal, carga alar y evolución de la fisonomía en Anatidae.....	233
13.4. Buceo en <i>Cayaoa</i> y Anatidae.....	235
13.5. Pérdida de vuelo en <i>Cayaoa</i> y Anatidae.....	236
13.6. Paleoambiente y tafonomía.....	237

Contraste de hipótesis.....	238
Perspectivas a futuro	239
Bibliografía.....	240

Resumen

Anseriformes es un clado de Aves que pertenece a Galloanserae, la radiación más basal de Neornithes y agrupa a patos, cisnes, gansos (familia Anatidae), al ganso urraca de Australia (Anseranatidae) y a los chajáes de América del Sur (Anhimidae). El registro fósil de Anseriformes comienza en el Cretácico Tardío con *Vegavis iai* de Antártida. Los Anatidae están mayormente asociados a cuerpos de agua, sin embargo, dentro de esta familia existen géneros con distintos hábitos, desde los más terrestres (*Anser*, *Branta*) hasta los más buceadores (*Oxyura*, *Mergus*, *Somateria*, *Biziura*). Asimismo, existen varias especies de Anatidae que han perdido la capacidad de vuelo a lo largo de su evolución, como *Anas aucklandica* y *A. nesiotis* de Oceanía y *Tachyeres brachypterus*, *T. leucocephalus* y *T. pteneres* del Sur de América del Sur. *Cayaoa bruneti*, descrito por Eduardo P. Tonni en 1979 y proveniente del Mioceno temprano de Formación Gaiman (Chubut, Argentina), es interpretado como uno de los ejemplos más antiguos de buceo y el ejemplo más antiguo de pérdida de vuelo entre los Anseriformes.

En la presente Tesis Doctoral se redescubrieron los restos asignados a la especie *Cayaoa bruneti*, así como otros restos de aves provenientes de la Formación Gaiman. Se analizó de manera cuantitativa y comparativa la compactación de los fémures asignados a la especie. Se analizó críticamente la asignación de los restos a la especie, de manera cualitativa y cuantitativa. Se realizó una filogenia de Anatidae, incluyendo a *Cayaoa bruneti*, mediante la metodología de parsimonia y utilizando caracteres definidos por otros autores, así como caracteres redefinidos o definidos en la presente tesis. Se realizó el cálculo de la masa corporal de *Cayaoa bruneti* a través de la circunferencia del fémur y se trazó la evolución de la masa corporal dentro de Anatidae. Se calculó la envergadura de la especie en base a una comparación con datos publicados de especies actuales. La masa corporal y la envergadura fueron utilizadas para calcular la carga alar, medida que establece un límite empírico entre especies voladoras y no voladoras. Se analizó cualitativamente la morfología funcional de los elementos óseos asignados a *Cayaoa bruneti*, haciendo uso de análogos biológicos y mecánicos. Se analizó biomecánicamente la capacidad propulsora del tarsometatarso de manera comparativa mediante la modificación de un índice que estima la capacidad cavadora en mamíferos. Mediante morfometría tradicional se analizaron las proporciones del miembro posterior de *Cayaoa bruneti* y otros Anseriformes, se plotearon en un morfoespacio y se analizó la distribución de las especies en dicho

morfoespacio según el hábito y las relaciones filogenéticas. Mediante morfometría geométrica se analizaron el húmero, el fémur y el tarsometatarso de *Cayaoa bruneti* y otros Anatidae, considerando cuánto de su distribución en un morfoespacio es explicable según su hábito locomotor. Además, se analizó si el comportamiento de las dos epífisis corresponde al de módulos independientes y se trazó la evolución de su forma. Finalmente se analizó la tafonomía de los restos asociados a *Cayaoa bruneti*, se analizó la meteorización de los restos, la selección según el ambiente, la presencia de marcas de depredación y otras marcas.

La asignación de materiales fósiles realizada previamente por otros autores a *Cayaoa bruneti* fue ratificada en los análisis realizados en la presente Tesis. La variación de tamaño del tarsometatarso se encuentra dentro de la variación observada en el mismo elemento de otros Anatidae y las diferencias entre epífisis contiguas del miembro posterior también está dentro de los márgenes esperados. Las diferencias entre los distintos elementos del miembro anterior, así como entre el miembro anterior y el miembro posterior son mayores a las típicas de Anatidae, sin embargo, esto es coincidente con la hipótesis de ausencia de la capacidad de vuelo en la especie.

Se observó que la compactación del fémur es mayor en Aves buceadoras y no voladoras que en aquellas que son buceadoras y voladoras, y a su vez en éstas la compactación es mayor que en las especies no buceadoras. En el caso de *Cayaoa bruneti*, la compactación del fémur es mucho mayor que en las demás especies de Anseriformes, y coincidente con la observada en pingüinos actuales, así como con la de las aves buceadoras extinguidas *Hesperornis* y *Polarornis* obtenidas de la literatura.

El análisis filogenético utilizando todos los caracteres y sin considerar la información aportada por análisis moleculares, coloca a *Cayaoa bruneti* como parte de una única radiación de patos buceadores ubicada dentro del clado Tadorninae-Anatinae. Realizando particiones de la matriz según los distintos elementos óseos, se observa que este resultado refleja principalmente el comportamiento de los caracteres del húmero y del fémur, mientras que los caracteres craneanos generan agrupaciones más cercanas a las observadas en caracteres moleculares. Si se utiliza la información de datos moleculares para estructurar las relaciones filogenéticas de los grupos mayores, *Cayaoa bruneti* surge como una rama basal dentro de los Oxyurinae buceadores, subfamilia que aparece en una posición basal dentro de la topología de los Anatidae.

La masa corporal de *Cayaoa bruneti* fue calculada en 3,8 kilogramos, similar a la de *Tachyeres pteneres* y *T. leucocephalus*, mayor a la de *Somateria mollissima* y

Biziura lobata, los patos buceadores de mayor tamaño. En la evolución de la masa corporal dentro de Anatidae registra un aumento en la evolución de *Cayaoa*, de *Coscoroba*, *Cygnus* y de *Tachyeres*, dentro de una tendencia general a la disminución general en el clado, acentuándose en Tadorninae-Anatinae y por otro lado en *Nomonyx* y *Oxyura* dentro de Oxyurinae. La carga alar de *Cayaoa bruneti* fue de 9,73 gramos sobre centímetro cuadrado, es decir ampliamente superior a 2,5 gramos sobre centímetro cuadrado, el límite superior de carga alar en las especies voladoras, por lo que según este parámetro sería una especie no voladora.

La forma de los elementos óseos del miembro posterior en *Cayaoa bruneti* coincide claramente con la de las especies buceadoras, inclusive por fuera del clado Anatidae. El fémur está curvado y con la diáfisis ligeramente elíptica con su eje mayor, el tibiotarso tiene la cresta cnemial extendida y el tarsometatarso está rotado. Los elementos del miembro anterior son cortos y robustos, coincidente con la forma esperada en especies con pérdida de vuelo. La reducción del tamaño alar en Anatidae buceadores habría evolucionado en paralelo en las distintas subfamilias debido a exigencias del medio acuático (reducción de la flotabilidad y el arrastre) y la alta velocidad de vuelo en patos buceadores sería consecuencia lateral de esto, así como los casos de pérdida de vuelo, como *Cayaoa bruneti*.

Según las proporciones de los tres elementos del miembro posterior, los Anseriformes más basales ocupan un lugar donde relativamente predomina el tarsometatarso respecto a lo que sucede en los demás Anseriformes. Los buceadores ocupan el lugar opuesto del morfoespacio, los voladores ocupan un lugar donde predomina relativamente el fémur mientras que los no voladores ocupan la región donde predomina el tibiotarso. En este último caso se observa una convergencia entre buceadores voladores y no voladores de las subfamilias Oxyurinae y Merginae. En el caso de la morfometría geométrica, en el fémur y el tarsometatarso la distribución de las especies en el morfoespacio refleja principalmente su hábito locomotor, quedando discriminados los buceadores de los caminadores y los chapoteadores. El húmero refleja principalmente las relaciones filogenéticas. Las epífisis proximal y distal tanto del húmero como del tarsometatarso se comportan como módulos diferenciados.

Los distintos restos asignables a *Cayaoa bruneti* comparten trayectorias tafonómicas similares. Luego de la muerte muchos restos pueden haber sido sometidos al carroñeo, tanto de aves como de mamíferos. El ascenso del nivel eustático seleccionó los restos por su resistencia y en algunos casos, los fracturó o erosionó. Durante su

petrificación en muchos casos se produjo el depósito de manganeso en forma de nódulos. Al quedar expuestos nuevamente al aire fueron el sustrato de líquenes.

La ejecución de esta tesis implica la utilización de herramientas de la paleontología, la cladística y la ecomorfología para descifrar las relaciones filogenéticas y el modo de vida de *Cayaoa buneti*, una enigmática especie que podría ser el ejemplo más antiguo de hábito buceador y pérdida de vuelo en Anatidae.

Abstract

Anseriformes is a clade of Aves belonging to Galloanserae, the basalmost radiation of Neornithes, and that nests ducks, swans and geese (Anatidae), the Australian Magpie Goose (Anseranatidae) and the screamers from South America (Anhimidae). The fossil record of Anseriformes starts in the Late Cretaceous with *Vegavis iaai* from Antarctica. The Anatidae are mostly related to body waterbodies, nevertheless within the family there are genera with different habits, from the most land dwellers (*Anser*, *Branta*) to the divers (*Oxyura*, *Mergus*, *Somateria*, *Biziura*). Likewise, there are many species of Anatidae which has lost the ability of flight through their evolution, like *Anas nesiotis* and *A. aucklandica* from Oceania and *Tachyeres brachypterus*, *T. leucocephalus* and *T. pteneres* from South America. *Cayaoa bruneti*, presented by Eduardo P. Tonni in 1979 and coming from the early Miocene of Gaiman Formation (Chubut, Argentina) is interpreted as one of the earliest examples of diving behavior and the earliest example of flight loss within Anseriformes.

In the present Doctoral Thesis, the material assigned to *Cayaoa bruneti* were redescribed and other avian remains from Gaiman Formation were described by the first time. The compactness of the femora was analyzed quantitatively and compared. The previous assignation of material to the species was critically analyzed in a quantitative and qualitative way. There were made a phylogeny of the Anatidae with *Cayaoa bruneti* by the methodology of parsimony and by using characters previously defined by other authors, redefined in the present thesis as well as new characters. A body mass calculation of *Cayaoa bruneti* was made by using the femoral mid shaft contour and the evolution of body mass through Anatidae was traced. The wingspan of the species was calculated by using published values of extant species. The wing loading, a value that establishes an empirical boundary between flighted and flightless species, was calculated with the body mass and the wingspan. The functional morphology of the elements associated to *Cayaoa bruneti* was analyzed by means of biological and mechanical analogues. The propelling capability of *Cayaoa bruneti* was analyzed in a comparative way by using a modified version of an index that estimates the fossoriality in mammals. The proportions of the hindlimb of *Cayaoa bruneti* and other Anseriformes were analyzed with linear morphometrics, the distribution of those species in a morphospace was evaluated comparing with their locomotory habit and their phylogenetic affinities. The humerus, femur and tarsometatarsus of *Cayaoa bruneti* and other Anatidae was analyzed with geometric morphometrics, considering if the

distribution of their shapes in a morphospace may be explainable by their locomotor habit. Also, the evolution of their shapes was traced, and the hypothesis that both epiphysis of the long bones behaved like different modules was evaluated. Finally it was analyzed the taphonomy of the material assigned to *Cayaoa bruneti*: the meteorization of the material, the sorting, and the presence of predation and other marks.

The assignation of fossil material to *Cayaoa bruneti* made by previous authors was ratified in the present thesis. The size variation of the tarsometatarsus can be found within the observed size variation of Anatidae, and the differences between contiguous epiphyses are also within the expected margins. The differences between the elements of the fore and hindlimbs are bigger than in other Anatidae, nevertheless this is explainable with the hypothesis of the flight loss in the species.

The observed compactness in the femur of diving and flightless Aves is bigger than in diving and flighted birds, which is in turn bigger than in non diving birds. In *Cayaoa bruneti* the compactness is far bigger than in other Anseriformes, and agrees with that of extant penguins, as also agrees with the compactness of *Hesperornis* and *Polarornis* present in the literature.

The phylogenetic analysis using all the characters and without considering the information contributed by previous analyses using molecular characters puts *Cayaoa bruneti* as part of a single radiation of diving ducks within Tadorninae-Anatinae. Analyzing the different bones as different partitions, it can be seen that the result in the analysis with all characters is due mostly to the influence of the humerus and femur, while the skull characters make groupings closer to those seen in molecular characters. If the molecular characters are used as a backbone for the topology in the phylogenetic analysis with all the characters, *Cayaoa bruneti* arises as a basal branch within the diving Oxyurinae, which in turn is a basal branch within Anatidae.

The body mass of *Cayaoa bruneti* was calculated as 3,8 Kg, like that of *Tachyeres leucocephalus* and *T. pteneres*, bigger than *Somateria mollissima* and *Biziura lobata*, the larger diving ducks. The evolution of body mass within Anatidae records an increment in the evolution of *Cayaoa*, *Coscoroba*, *Cygnus*, and *Tachyeres* within a general tendency to the reduction within the clade, accentuated in Tadorninae-Anatinae and on the other hand in *Nomonyx* and *Oxyura* within Oxyurinae. The wing loading was of 9,73 g/cm², so far bigger to 2,5 g/cm², the empirical upper limit to the flight capability, so *Cayaoa* was a flightless species.

The shape of the elements of the hindlimb of *Cayaoa bruneti* clearly agrees with that of diving species, even outside Anatidae. The femur is curved and with a lightly elliptical transversal shape of the shaft, the tibiotarsus has an extended *crista cnemialis cranialis* and the tarsometatarsus is rotated through its shaft. The bones of the forelimb are short and stout, which is expected given the flight lost in the species. The reduction of the wing size in diving Anatidae evolved in a convergent way due to the exigencies of the aquatic environment (reduction of the drag and buoyancy), and the fast flight speed in diving ducks could be a lateral consequence of this, just like the flight loss in *Cayaoa* and other Anatidae.

Given the proportions of the three main elements of the hindlimb, the basalmost Anseriformes occupy a part of the morphospace where the tarsometatarsus predominates compared with other Anseriformes. Divers are in the opposite position of the morphospace, within them the flightless species occupy a place where predominates the tibiotarsus and the flighted species occupy a place where predominates the femur. In this last case there is a convergence within the flightless species within Merginae and Oxyurinae and on the other hand there is a convergence within the flighted species within Merginae and Oxyurinae. In the case of the geometric morphometrics analysis in the femur and tarsometatarsus, the distribution of the species in the morphospace reflects mainly their locomotory behavior, segregating the divers from the walkers and the dabblers. The shape of the humerus reflects mainly the phylogenetic affinities. The proximal and distal epiphyses in the humerus and tarsometatarsus behave as different modules.

All the different materials assigned to *Cayaoa bruneti* share similar taphonomic trajectories. After the death the specimens could have been subjected to predation from mammals and birds. The increment of the eustatic level sorted the materials for their resistance and in some cases fractured and eroded them. During its petrification in many cases there was a manganese deposition in the form of nodules. Being exposed to the aerial condition, it was the substrate for lichens.

The execution of this thesis implies the using of tools from paleontology, cladistics and functional morphology to decipher the phylogenetic affinities and the way of life of *Cayaoa bruneti*, an enigmatic species that could be the earliest example of diving behavior and flight loss in Anatidae.

Capítulo 1. Introducción

Un conjunto creciente de pruebas independientes indica que los Galliformes y Anseriformes son taxones hermanos en el clado Galloanserae, y representan la primera radiación de las Aves Neognathae. El clado Galloanserae es entonces el grupo hermano de todas las Neognatas restantes, las Neoaves (Cracraft y Clarke 2001).

Los Anseriformes son aves relacionadas en mayor o menor medida a ambientes acuáticos, actualmente representados por tres familias. La más basal es la familia Anhimidae, de distribución estrictamente sudamericana, que comprende a los chajás (géneros *Anhima* y *Chauna*). Le sigue la familia actualmente monoespecífica Anseranatidae con el ganso urraca *Anseranas semipalmata*, de distribución australiana. Anseranatidae es el grupo hermano de Anatidae, familia de distribución mundial que comprende patos, gansos y cisnes con aproximadamente 146 especies y 40 géneros (Johnsgard 2010).

El registro fósil de Anseriformes comienza en el Cretácico Tardío con *Vegavis iai* (Clarke *et al.* 2005) de la Cuenca de James Ross en el continente Antártico y con representantes de familias completamente extintas, como Presbyornithidae (Wetmore 1926) y Brontornithidae (Moreno y Mercerat 1891, Agnolín 2007). Los Presbyornithidae (Cretácico Tardío/Paleoceno-Mioceno temprano) (De Pietri *et al.* 2016) están mayormente representados en el Hemisferio Norte. Eran aves muy relacionadas a cuerpos de agua, pero a diferencia del resto de los Anseriformes, se infiere que presentaban un hábito predominantemente vadeador, con largos cuellos y tarsometatarsos, y cuyo pico presenta un ángulo, como ocurre en flamencos, aunque con flexión dorsal. Fueron inicialmente clasificados como Charadriiformes (Feduccia 1976), pero actualmente se considera un clado basal dentro de Anseriformes (Livezey 1996).

Por otra parte, *Brontornis burmeisteri* (Moreno y Mercerat 1891) era un ave gigante, no voladora y terrestre del Mioceno medio de América del Sur. Fue en primera instancia clasificada junto con otros géneros de aves gigantes dentro de la subfamilia Brontornithinae entre los Phorusrhacidae, sin embargo fue reclasificado dentro de los Anseriformes (Moreno y Mercerat 1891, Tambussi 1989, Agnolín 2007, Degrange 2012). Muy recientemente, Worthy *et al.* (2017) analizaron la posición filogenética de los galloanseres gigantes excluyendo a *Vegavis iai* y a *Brontornis burmeisteri* de los Anseriformes ubicándolos como taxón basal de los Galloanseres y como una Neoaves

grupo hermano de los Cariamiformes respectivamente. La familia Dromornithidae (Oligoceno-Pleistoceno) de aves gigantes y no voladoras de Australia es según algunos análisis filogenéticos clasificados dentro de Anseriformes (Murray y Vickers-Rich 2004) mientras que otros análisis recuperan a la familia como más cercana a Galliformes (Worthy *et al.* 2016). Dada la heterogeneidad de sus representantes fósiles, se ha postulado que los miembros del clado ocupaban una mayor variedad de nichos en el pasado.

Entre los Anatidae, muchas formas extintas a su vez presentaban modos de vida distintos respecto de sus representantes actuales, incluyendo varios casos en donde se evidencia la pérdida de la capacidad de vuelo. Entre ellos, aves de gran tamaño y de hábitat terrestre, como los Moa-Nalo de Hawái (géneros *Tambetothen*, *Ptaiochen* y *Chelychelynechen*) y el ganso de Nueva Zelanda (género *Cnemiornis*) extintos en tiempos históricos (Olson y James 1991). También Holoceno y de Hawái el pato topo *Talpanas lippa* (Iwaniuk *et al.* 2009), caracterizado por ser ciego además de no volador, y de hábitos probablemente similares a los del Kiwi. Entre las aves no voladoras de hábito buceador se puede mencionar a *Chendytes* (Miller 1925) del Pleistoceno-Holoceno de la costa Oeste de América del Norte y *Shiriyanea* del Pleistoceno del Noreste de Japón (Watanabe y Matsuoka 2015), ambas de ambiente marino. Dentro de las aves buceadoras y no voladoras de ambiente marino se encuentra *Cayoa bruneti* (Tonni 1980), del Mioceno temprano de Patagonia que, hasta donde se conoce, sería la evidencia más antigua de la pérdida de la capacidad de vuelo registrado para los Anseriformes. Por este motivo constituye un importante caso de estudio respecto a la evolución del buceo en los Anseriformes basales.

1.1. Anatidae

La familia Anatidae, de distribución cosmopolita, está compuesta por aves de tamaño mediano relacionadas a ambientes acuáticos, ligadas a la superficie del agua y a la natación, en algunos casos con capacidad de bucear al menos a poca profundidad. Se entiende como buceo a una forma de natación donde el cuerpo entero se sumerge en el agua, mientras que en el chapoteo el animal nada con los miembros posteriores flotando sobre el agua, y al alimentarse sumerge parcialmente el pico o toda la parte anterior del cuerpo, dejando la parte posterior hacia arriba.

Comúnmente y también en la literatura científica (e.g. Del Hoyo 2010, Worthy *et al.* 2016) se divide a los Anatidae en tres grandes grupos, patos, gansos y cisnes. Entre las características más reconocibles, aunque no exclusivas de los Anatidae, están un pico ancho y en mayor o menor medida, espatulado y las patas con una palma que abarca los dedos dos, tres y cuatro, estando el dedo 1 separado y elevando en la caña.

1.1.1. Grupos según hábito y morfología

Más allá de existir géneros y especies que no se ajustan bien a cada categoría (e.g. *Nettapus*, *Chloephaga*, *Plectropterus*), las tres categorías mencionadas -patos, gansos y cisnes- describen de manera sencilla la diversidad ecológica y morfológica dentro de Anatidae y en esta tesis se aplican estos términos:

-Los patos (por ejemplo, géneros *Anas*, *Aythya*, *Tachyeres*) suelen ser altamente acuáticos, más pequeños que cisnes y gansos y con mayores capacidades buceadoras. Algunos están altamente especializados para este hábito, obteniendo mediante el buceo la mayor parte de su alimento, ya sean moluscos del bentos como en el caso de *Somateria mollissima*, como peces en el caso de *Mergus serrator*.

-Los gansos (e.g. *Branta*, *Anser*) son más terrestres que los patos y de mayor tamaño. Su alimentación es principalmente herbívora, y se constituye de hojas de plantas terrestres.

-Los cisnes (i.e. *Cygnus*) son altamente acuáticos como los patos aunque no presentan hábitos buceadores. Son los Anatidae de mayor tamaño, y tienen los cuellos proporcionalmente más largos y con mayor número de vértebras de todas las aves. Su alimentación se basa en plantas acuáticas y ocasionalmente en anfibios, moluscos, insectos y gusanos.

1.1.2. Patos buceadores

Muchos miembros de la familia Anatidae tienen capacidades buceadoras, siendo los Anserinae (gansos y cisnes) los menos buceadores, y los miembros de las subfamilias Merginae, Aythinae, Oxyurinae y el género *Thalassornis* los que ocupan el

extremo de mayor capacidad buceadora. Sin embargo, dentro de las subfamilias de más buceadores hay géneros más o menos buceadores, y dentro de las mismas especies hay individuos más o menos buceadores (Furilla y Jones 1987). Por lo tanto, la categoría de pato buceador no tiene límites estrictos, sino que tiende a abarcar especies de patos donde la mayor parte de sus individuos realizan incursiones subacuáticas frecuentes y profundas, en particular para alimentarse. Entre éstos podemos mencionar a algunos de cuerpos de agua continentales, como *Oxyura*, y otros estrictamente marinos, como *Somateria*, y muchos otros habitan tanto cuerpos de aguas continentales como el mar abierto, entre ellos *Mergus*, *Aythya* y *Biziura*. Todos los patos buceadores actuales se impulsan mayor o exclusivamente con los miembros posteriores, *Somateria* utiliza también las alas para su propulsión, mientras que otros como *Mergus* y *Oxyura* mantienen las alas estrictamente pegadas al cuerpo durante el buceo (Humphrey y Livezey 1982). Los Anatidae más buceadores presentan en general características osteológicas en común, entre ellas la presencia de un fémur muy curvado en dirección dorsoventral, un tibiotarso aproximadamente el doble de largo que el fémur y con una *crista cnemialis cranialis* elongada en dirección proximal, características que a su vez son comunes en otras aves buceadoras, como los cormoranes (Phalacrocoracidae), macaes (Podicipedidae) y gávidos (Gaviidae). Patos buceadores que no presentan dichas características son los del género *Tachyeres*, de las costas Pacífica y Atlántica del Sur de América del Sur, en los que se produce una discrepancia entre la morfología osteológica de los miembros posteriores y su comportamiento buceador. El pato buceador de menor tamaño es *Nomonyx dominicus*, pesando en promedio 0,36 kg (Dunning 2008), que se distribuye en aguas continentales de América Central y del Sur. Los de mayor tamaño son los del género *Tachyeres*, con *Tachyeres pteneres* llegando a pesar más de 6 Kg (Dunning 2008) mientras que la especie más pequeña, *Tachyeres patachonicus*, promedia los 2,8 kg. Entre aquellas especies que presentan claras características morfológicas respecto a su adaptación al buceo (a diferencia de *Tachyeres*), las de mayor tamaño son *Biziura lobata* (1,97 Kg) y *Somateria mollissima* (2,06 kg) (Dunning 2008).

Por el gran tamaño de sus elementos esqueléticos, *Cayaoa bruneti* se encontraría próximo al límite superior de tamaño conocido para Anatidae buceadores, sin embargo no se conoce aún ninguna estimación de su masa corporal.

1.1.3. Pérdida de vuelo en Anatidae

Aunque la mayor parte de los Anatidae son aves que vuelan grandes distancias, todas tienen al menos un momento del año donde carecen de la capacidad de volar debido a la muda total de sus plumas (del Hoyo 2010). Además, varias especies actuales son no voladoras o tienen una gran cantidad de individuos no voladores. Dentro del género de grandes patos marinos y buceadores *Tachyeres*, el pato vapor volador *Tachyeres patachonicus*, presenta un 25 % de sus individuos macho no voladores (Livezey y Humphrey 1982, 1986), a su vez un porcentaje similar de las hembras de *Tachyeres leucocephalus* son los únicos individuos voladores de dicha especie (Livezey y Humphrey 1986). La especie de las Islas Malvinas, *Tachyeres brachypterus*, presenta una población voladora que habita los lagos internos de las islas y una población no voladora que habita sus costas (Fulton *et al.* 2012). Por el contrario la especie restante, *Tachyeres pteneres*, de la costa pacífica chilena y Tierra del Fuego, es completamente no voladora. En el género *Anas*, dos especies de patos pequeños de Oceanía, *Anas aucklandica* y *Anas nesiotis* (0,466 kg y 0,426 kg respectivamente, Dunning 2008) son no voladoras.

Entre las especies extintas puede mencionarse a *Anas marecula* (Olson y Jouventin 1996), un pequeño pato de la isla de Ámsterdam en el Océano Índico, que fue presumiblemente extinguida en tiempos históricos por especies introducidas, y se conoce solo por sus huesos. Los Moa Nalos (*Chelychelynechen quassus*, *Thambetochen xanion*, *T. chauliodous*, y *Ptaiochen pau*, Olson y Wetmore 1976, Olson y James 1991), aves no voladoras, terrestres y herbívoras de gran tamaño de Hawái. También de Hawái se conocen el pato topo *Talpanas* y el ganso nēnē-nui (*Branta hylobadistes*), todos correspondientes a formas no voladoras y extintas durante el Holoceno. Endémico de Nueva Zelanda está el ganso extinto *Cnemiornis* (Oliver 1955, Woolfenden 1961, Howard 1964, Worthy 1997, Livezey 1989). Entre los patos buceadores, *Chendytes lawi*, un buceador de gran tamaño (Miller 1925, Livezey 1993), de biocrón Pleistoceno-Holoceno, conocido exclusivamente por huesos, habitó la costa Pacífica de Estados Unidos. Del Pleistoceno, también con hábito buceador y un tamaño similar al de *Tachyeres patachonicus*, está *Shiriyannetta hasegawai* (Watanabe y Matsuoka 2015), de la costa Noreste de Japón. El cisne maltés *Cygnus falconeri* (Parker 1865, 1869), un cisne de gran tamaño (16 kg, Northcote 1982) del Pleistoceno de Malta, también habría sido no volador o con muy escasas capacidades de vuelo (Northcote 1982). *Bambolinetta lignitifila* (Portis 1884, Mayr y Pavia 2014), fue interpretada como

una especie buceadora propulsada por las alas (como los pingüinos) y no voladora, proviene del Mioceno tardío de Italia. Del Mioceno medio de la costa Pacífica de Estados Unidos, *Megalodytes morejohni* (Howard 1992, Louchart *et al.* 2005), que según la morfología del húmero sería no volador (Matsuoka *et al.* 2001).

Las relaciones de parentesco de las especies no voladoras extintas es controversial. Por ejemplo, los moa nales estarían más cercanamente emparentados a Anas que a los gansos, aunque su morfología y hábitos supuestos los asemeja más a éstos últimos. *Shiriyanea hasegawaii* y *Chendytes lawi* pertenecerían a la subfamilia Merginae (Livezey 1993, Watanabe y Matsuoka 2015). Según Mayr y Pavia (2014) *Bambolinetta lignitifila* estaría relacionada a las tres tribus más derivadas de Anatinae (Anatini, Mergini y Aythini) pero no incluido en ninguna de ellas. *Megalodytes morejohni* (Howard 1992) fue originalmente descrito como un cisne aunque posteriormente excluido de dicha tribu (Louchart *et al.* 2005) y relacionado con los patos buceadores (Aythini). Las relaciones filogenéticas de *Talpanas* y *Cayaoa bruneti* son desconocidas.

Finalmente, el ejemplo más temprano de la pérdida de vuelo en los Anatidae (Watanabe y Matsuoka 2015, Noriega *et al.* 2008) sería el caso aquí estudiado de *Cayaoa bruneti*, del Mioceno temprano de Formación Gaiman, Chubut, Argentina, una forma buceadora y de tamaño similar a *Tachyeres* o *Chendytes lawi*, pero temporalmente muy anterior a estos géneros. Esta tesis tiene como eje vertebrador el estudio sistemático, filogenético y funcional de *Cayaoa bruneti*.

1.2. Objetivos de la tesis

La ejecución de esta tesis representa una integración entre estudios de anatomía descriptiva, sistemática filogenética y ecomorfología en el estudio de un ave fósil de la Costa Atlántica Argentina, y un miembro muy particular de la familia Anatidae, *Cayaoa bruneti*. Esta especie representa el ejemplo más antiguo de pérdida de vuelo y uno de los ejemplos más antiguos de hábito buceador, sin embargo sus relaciones filogenéticas permanecen desconocidas.

1.2.1. Objetivo general

Establecer patrones evolutivos y de diversidad ecológica de los Anseriformes durante el Cenozoico y contribuir al conocimiento de las modificaciones osteomorfológicas que caracterizan los hábitos buceadores en tetrápodos actuales y fósiles.

1.2.2. Objetivos específicos

-Determinar las relaciones filogenéticas de *Cayaoa bruneti*.

-Realizar inferencias paleobiológicas, evaluando particularmente las capacidades buceadoras de *Cayaoa bruneti* mediante estudios de anatomía comparada, biomecánica y morfología funcional.

Además de los objetivos específicos antes mencionados, en el marco de la presente tesis se analizaron aspectos tafonómicos de los restos de *Cayaoa bruneti* con el fin de hacer inferencias sobre su trayectoria tafonómica y aspectos paleoambientales.

1.3. Hipótesis de trabajo

1. *Cayaoa bruneti* es más afín a los Tachyerini que a los Anatini buceadores.

2. La propulsión de *Cayaoa bruneti* durante el buceo se genera exclusivamente a partir del miembro posterior.

1.4. Desarrollo de la tesis

La presente tesis se desarrolla en 13 capítulos. En el segundo se mencionan los antecedentes éditos sobre *Cayaoa bruneti*, su morfología funcional y la sistemática de Anatidae. Además se describe en extenso el marco teórico de la presente tesis, tanto en los aspectos sistemáticos como en los estudios morfológicos funcionales.

En el capítulo tres se enumeran los materiales estudiados y las colecciones donde se hallan depositados.

En el capítulo cuatro se describe la osteología de los materiales asignados a *Cayaoa bruneti*.

En el capítulo cinco se analiza la compactación del fémur de manera comparativa.

En el capítulo seis se discuten las asignaciones previas de materiales a la especie *Cayaoa bruneti*.

En el capítulo siete se exploran las relaciones filogenéticas de la especie.

En el capítulo ocho se infiere la masa corporal y la carga alar, esta última como medida biomecánica de la capacidad de vuelo.

El capítulo nueve se dedica a la morfología funcional de los miembros anteriores, posteriores y de todo el cuerpo.

En el capítulo diez se analizan aspectos biomecánicos de la propulsión de *Cayaoa bruneti*.

En el capítulo once se realizan análisis exploratorios de morfometría tradicional y geométrica y análisis ecomorfológicos con morfometría geométrica.

En el capítulo doce se analizan aspectos tafonómicos de los restos de *Cayaoa bruneti* así como la reconstrucción ambiental de Formación Gaiman.

Los capítulos cinco al doce presentan conclusiones parciales y/o una discusión de resultados previos. En el capítulo trece se presentan la discusión y las conclusiones finales de la presente tesis.

El capítulo trece incluye un apartado con perspectivas a futuro respecto de la investigación realizada en el presente trabajo de tesis y la bibliografía citada en la misma.

Capítulo 2. Antecedentes y marco teórico

2.1. *Cayaoa bruneti*, descripción y redesccripción, propuesta de ubicación sistemática

Eduardo P. Tonni (1979) presentó a *Cayaoa bruneti* en un artículo de la publicación El Hornero titulado “Un nuevo Anseriforme de sedimentos marinos terciarios de Chubut, Argentina”. La etimología de *Cayaoa bruneti* deriva de: “cayaoa”, “pato” en lengua Puelche (Tonni 1979) y de Rodolfo Brunet, técnico hematólogo, biólogo, paleontólogo y antropólogo autodidacta, radicado hasta su muerte en Puerto Madryn, provincia del Chubut, donde era la cara visible de la “Sociedad Científica de Puerto Madryn”. Además de publicaciones científicas, Rodolfo fue responsable del descubrimiento del holotipo de la especie, y otros importantes especímenes, la difusión científica y el resguardo del patrimonio.

En ese artículo (Tonni 1979), Tonni nomina como *Cayaoa bruneti* a un tarsometatarso proveniente de sedimentos marinos del Patagónico (Mioceno temprano) del margen Sur del Río Chubut, entre Gaiman y Trelew. El material había sido descubierto por Rodolfo Brunet y entregado a los Dres. Eduardo Tonni y Alberto Cione en 1977. Se trata de un tarsometatarso con la tróclea IV ausente (MLP 77-XII-22-1) (figura 2.1). Tonni (1979) presenta en la misma publicación dos materiales que refiere a *Cayaoa* sp., encontrados 60 Km al NO de Puerto Madryn, también dos fragmentos de tarsometatarso (MLP 77-XII-22-2, mitad proximal de tarsometatarso izquierdo y MLP 77-XII-22-3, extremo distal de tarsometatarso derecho), también provenientes de sedimentos marinos del Patagónico. Tonni (1979) distingue a estos restos respecto de MLP 77-XII-22-1 por las siguientes características: (1) tamaño mayor de los restos respecto al portador del nombre *Cayaoa bruneti*, (2) la prominencia intercotilar en MLP 77-XII-22-2 es proporcionalmente más robusta y (3) también en este ejemplar la *crista hypotarsalis lateralis* está más inclinada lateralmente. Dadas estas diferencias y la naturaleza fragmentaria de los restos, Tonni restringe la asignación a nivel genérico. El rasgo morfológico más sobresaliente de MLP 77-XII-22-1 es su tamaño, similar al de *Tachyeres brachypterus* así como sus proporciones (Tonni 1979).



Figura 2.1. Holotipo de *Cayaoa bruneti*, tarsometatarso derecho sin la tróclea IV, MLP 77-XII-22-1. Escala 1 cm.

Casi tres décadas más tarde, Jorge Noriega, Claudia Tambussi y Mario Cozzuol describen un conjunto importante de nuevos materiales (figura 2.2) que asignan a la especie *Cayaoa bruneti* (Noriega *et al.* 2008). Estos materiales provienen de los alrededores de la localidad de Gaiman, Formación Gaiman, sedimentos marinos del Patagoniano, cercanos a donde fue encontrado el holotipo MLP 77-XII-22-1. Todos los materiales corresponden a elementos de los miembros. De los miembros anteriores están representados dos carpometacarpos: MPEF-PV-3104 y 3105 y cuatro húmeros parciales: MPEF-PV-3100 a 3103. De los miembros posteriores, Noriega *et al.* (2008) presentaron 12 fémures parciales: MPEF-PV-3106 a 3114, MLP 69-III-29-13, MLP 69-III-29-15 y MLP 71-IIV-14-7, un tibiotarso izquierdo casi completo MPEF-PV-3115, seis tibiotarsos parciales MLP 69-III-29-10, MPEF-PV-3116 a 3120 y un tibiotarso juvenil derecho MPEF-PV-3121, dos tarsometatarsos izquierdos: MPEF-PV-3122 y 3123, fragmentos distales de tarsometatarsos derechos: MPEF-PV-3124 a 3126 y un fragmento proximal de tarsometatarso derecho: MPEF-PV-3127. Estos autores a su vez refieren los materiales que Tonni (1979) había clasificado como *Cayaoa* sp. a la especie *Cayaoa bruneti*, designándolos como paratipos. El rasgo más significativo de esta

asociación de elementos es que los correspondientes a los miembros anteriores son muy pequeños en proporción con los correspondientes a los miembros posteriores (Noriega *et al.* 2008). A su vez, el carpometacarpo es desproporcionadamente pequeño en relación al húmero, y el húmero es particularmente robusto (Noriega *et al.* 2008), características que llevaron a Noriega y colaboradores a determinar que la especie carecía de la capacidad de volar. Características del miembro posterior, como el fémur fuertemente curvado en dirección dorsoventral y el tibiotarso aplanado cranealmente y con una crista cnemialis cranealis elongada en dirección proximal, permitió que estos mismos autores (Noriega *et al.* 2008) infirieran un hábito buceador para esta especie.

La especie fue asignada como un Anatidae por Tonni (1979) dadas las siguientes tres características: *fossa metatarsalis* I no prominente, *crista hypotarsalis medialis* no tan grande como en Anseranatidae, ala de la *trochlea metatarsalis* II no desarrollada.

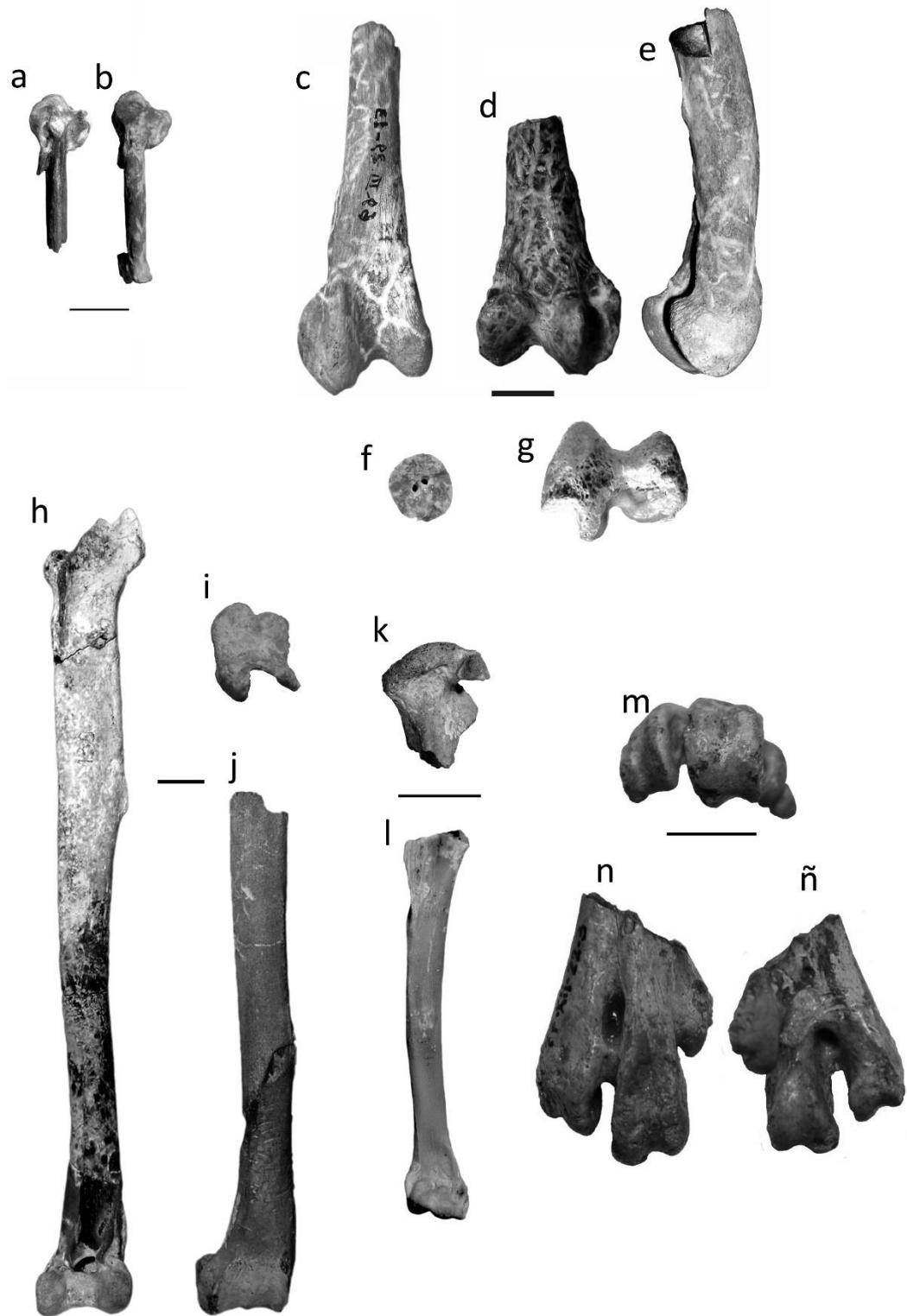


Figura 2.2. Materiales asignados por Noriega *et al.* 2008 a la especie *Cayaoa bruneti*. **a**, **b** carpometacarpos; **c-g** fémures; **h-j** tibia-tarsos; **k**, **l** húmeros; **m-ñ** tarsometatarsos.

2.2. Filogenia de Anatidae

2.2.1. Clasificaciones no cladísticas y clasificaciones cladísticas con caracteres morfológicos

Las primeras clasificaciones de los Anatidae que han intentado reconstruir sus relaciones de parentesco han sido realizadas previamente a la aceptación general del método sistemático filogenético. En estos casos, la clasificación se realizaba mediante la comparación del plumaje y el comportamiento de los distintos Anatidae considerando cuáles caracteres serían primitivos y cuáles derivados. Un ejemplo de esto es la clasificación de relaciones entre géneros basado en comportamiento de Johnsgard (1961), (figura 2.3) con *Dendrocygna* y los Anserini en la posición más basal (como subfamilia Anserinae), y dentro de la subfamilia Anatinae un conjunto de taxa asignados a Tadornini, los *Tachyeres* en su propia tribu cercana a Tadornini y finalmente un gran conjunto de taxa con hábito buceador.

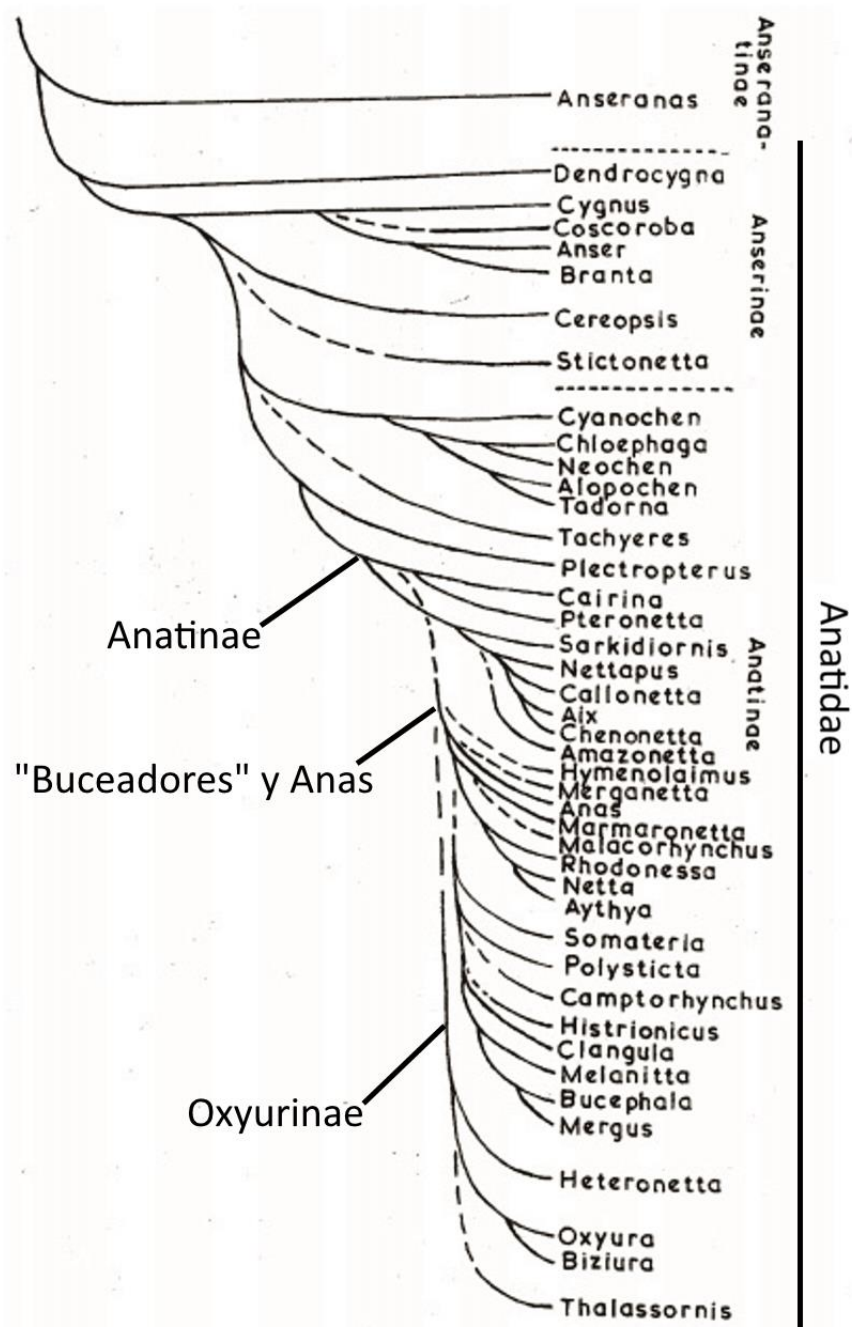


Figura 2.3. Clasificación de parentesco de Johnsgard (1961). Modificado de Johnsgard (1961, figura 9).

Los primeros análisis filogenéticos han sido utilizando datos morfológicos. En el caso de Anseriformes, Livezey (1986) realizó un análisis filogenético con caracteres esqueléticos e integumentarios de todos los géneros actuales de Anseriformes, utilizando un ancestro hipotético y siguiendo el método de parsimonia (figura 2.4). Diversos análisis realizados por el mismo autor dedicados a subgrupos o incluyendo taxa fósiles le siguieron a ese trabajo pionero: sobre Anseriformes subfósiles de Nueva

Zelanda (Livezey 1989 a), sobre las relaciones filogenéticas del pato subfósil con pérdida de vuelo incipiente *Mergus australis* (Livezey 1989 b), sobre el pato no volador *Anas aucklandica* (Livezey 1990), sobre el pato no volador fósil *Chendytes* (Livezey 1993), sobre la tribu Anatini (Livezey 1991), sobre Dendrocygnae (Livezey 1995 a), Oxyurini (Livezey 1995 b), Anserinae (Livezey 1996 a), sobre la divergencia entre Tadorninae y Anatinae (Livezey 1996 b), sobre Aythini (Livezey 1996 c), incluyendo especies fósiles selectas (Livezey 1997 a), sobre la tribu Tadornini (Livezey 1997 b), sobre *Presbyornis* y otros anseriformes basales (Livezey 1997 c), y junto con L.D. Martin (Livezey y Martin 1998) sobre la posición sistemática de *Mionetta blanchardi*.

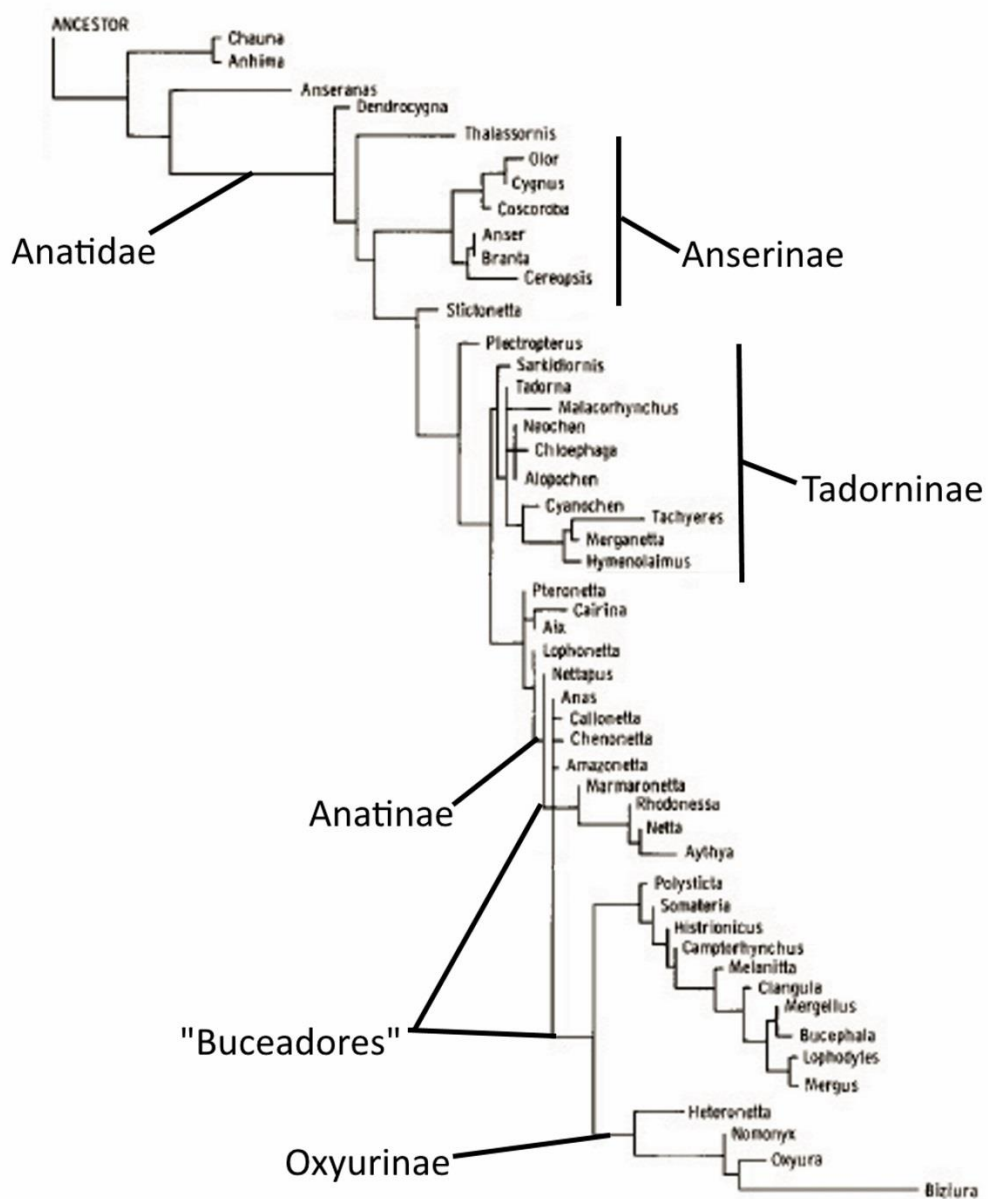


Figura 2.4. Análisis filogenético con caracteres morfológicos de Livezey 1986, modificado de Livezey (1986, figura 1)

Estos dos grupos de análisis, los tradicionales no-cladísticos y los cladísticos basados en caracteres morfológicos han coincidido ampliamente en sus resultados (figura 2.3 y figura 2.4), en particular en la posición de los taxa buceadores. La amplitud de coincidencias no necesariamente indica el haber arribado a relaciones de parentesco similares desde dos líneas de evidencia independiente, ya que buena parte de los caracteres morfológicos pueden estar reflejando características comportamentales, como es el caso del hábito locomotor, es decir que estas dos fuentes de evidencia pueden covariar por fuera de sus relaciones filogenéticas.

2.2.2. Caracteres moleculares

A partir del desarrollo de técnicas de aplicación de las secuencias de ácidos nucleicos (ADN y ARN) a la sistemática, se han ido generando clasificaciones basadas parcial o exclusivamente en estos datos moleculares para distintos grupos de organismos. Desde los primeros intentos de clasificar a los Anseriformes mediante caracteres moleculares (e.g. Madsen *et al.* 1988), las relaciones obtenidas han sido diferentes a las no cladísticas y a las obtenidas mediante análisis cladísticos basados en caracteres morfológicos. En el dendrograma obtenido mediante hibridación ADN-ADN de Madsen *et al.* (1988), Anhimidae y Anseranatidae son las ramas más basales de Anseriformes, y dentro de Anatidae, *Dendrocygna* es el grupo hermano del resto de los Anatidae, clado cuyo género más basal es *Oxyura*, que saliendo de su posición como un Anatinae derivado queda más basal que Anserinae, siendo esta la diferencia más grande respecto a clasificaciones previas. Análisis subsiguientes (Eo *et al.* 2009, Huang *et al.* 2014) (figura 2.5) han confirmado esta posición basal de Oxyurinae (Anatinae 1 en figura 2.5).

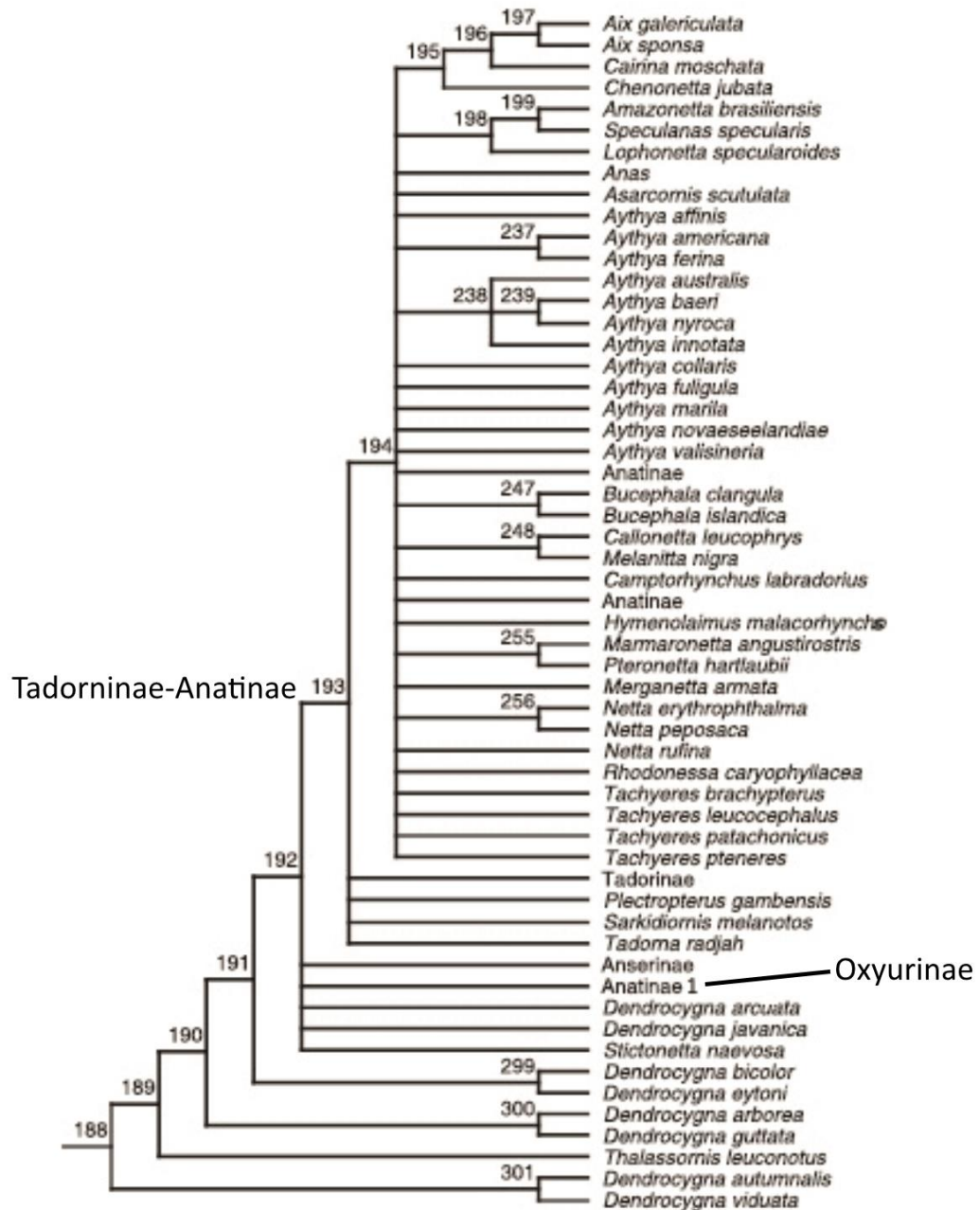


Figura 2.5. Análisis filogenético basado en datos moleculares obtenido por Eo *et al.* (2008). Modificado de Eo *et al.* (2008, figura 3B).

Esta incongruencia entre los conjuntos de datos moleculares y morfológicos en la filogenia de Anseriformes ha sido estudiada en detalle por McCracken *et al.* (1999) entre otros autores. McCracken *et al.* (1999) concluyeron que la inclusión de caracteres morfológicos, al ser particularmente susceptible a homoplasias, puede oscurecer las relaciones filogenéticas establecidas mediante datos moleculares. Sin embargo, una crítica al uso de los caracteres moleculares es que los estudios moleculares tienen importantes restricciones a la hora de definir las homologías y utilizar modelos

vinculados con parsimonia, e incluso asumen tasas de mutación constantes en sus modelos.

Hasta el momento, no se ha llegado a resultados similares desde estas dos grandes líneas de investigación, por lo que el problema de la ubicación sistemática de los patos buceadores carece de un consenso que satisfaga a la mayor parte de los investigadores. Una posible solución, a la hora de conocer las relaciones filogenéticas de ejemplares fósiles, es la llevada a cabo por Worthy y Lee (2008) y Worthy (2009), al realizar los análisis filogenéticos mediante datos morfológicos, pero restringiendo las relaciones posibles entre las especies y géneros actuales según las obtenidas mediante datos moleculares. Se volverá a este aspecto más adelante en el Capítulo siete.

2.2.3. Posición sistemática de *Cayaoa bruneti* dentro de Anatidae

En cuanto a las relaciones filogenéticas de *Cayaoa bruneti*, hasta el momento ninguna hipótesis resultante de un análisis filogenético llegó a ser publicada. Tonni (1979) afirma que el tarsometatarso de *Cayaoa* presenta características afines a las de distintos géneros y clados dentro de Anatidae, aunque por proporciones, tamaño y características generales se parece en mayor medida al de *Tachyeres*, salvo por la menor extensión en *Cayaoa* del surco en la *trochlea metatarsi II*. Noriega *et al.* (2008) no hacen mención de las relaciones de parentesco de *Cayaoa bruneti*.

2.3. El hábito buceador en aves y en Anatidae

Aunque las aves interactúan por distintos motivos con los cuerpos de agua (e.g. higiene, escape de depredadores, movimientos migratorios) el motivo más frecuente por el cual las aves se sumergen en el agua es la alimentación. Existen cinco grandes estrategias que las aves utilizan a la hora de coleccionar ítems alimenticios en un cuerpo de agua (modificado de Ashmole 1971, Hinić-Frlog y Montani 2010):

1- Capturando presas de la superficie del agua desde el aire (gaviotas, petreles, gaviotines) o desde la costa (varios Charadriiformes, Gruiformes, Threskiornithidae, Phoenicopteriformes, Ardeiformes, e incluso Anseranatidae). En estos casos, el cuerpo del animal no tiene una interacción total con el cuerpo de agua durante la locomoción.

2- Sumergiendo parte del cuerpo en el agua quedando el ave sustentada por el cuerpo de agua (patos, gaviotas, petreles).

3- Penetrando en la columna de agua mediante la gravedad (pelícanos, gaviotas, skúas, gaviotines, martín pescadores).

4- Sumergiendo enteramente el cuerpo para acceder a ítems arraigados en el sustrato (patos buceadores, cormoranes).

5- Con el cuerpo enteramente sumergido en el agua, persiguiendo activamente ítems alimenticios de manera activa (patos buceadores del género *Mergus*, cormoranes, macáes, gávidos, pingüinos).

Las aves buceadoras son aquellas que utilizan las estrategias 4 y 5, es decir que utilizan frecuentemente la sumersión corporal total en el cuerpo de agua para alimentarse (además de eventualmente para otros comportamientos).

El buceo puede estar propulsado por los miembros posteriores (patos, cormoranes, macáes, gávidos), por las alas (alcas, petreles buceadores *Pelecanoididae*, pingüinos) o por ambos miembros (patos del género *Somateria* y *Melanitta* –Humphrey 1957, Livezey y Humphrey 1984, Tome y Wrubleski 1988). El buceo como estrategia está presente en aves tanto marinas como acuáticas continentales, de ambientes lóticos y lénticos y hasta las aves más dependientes del medio acuático pasan un tiempo en tierra.

El buceo propulsado por los miembros posteriores fue estudiado por Raikow (1972) donde comparó a tres géneros de la tribu Oxyurini, todos con capacidades buceadoras (*Heteronetta*, *Oxyura* y *Biziura*) con *Anas platyrhynchos* como representante del stock ancestral no buceador del que habrían evolucionado los Oxyurini (su clasificación seguía la propuesta tradicional de Johnsgard 1968, figura 2.3). *Anas*, *Heteronetta*, *Oxyura* y *Biziura* representarían un gradiente en cuanto a su adaptación al buceo. *Anas* tan sólo bucea al escapar de un persecutor aéreo, siendo un buen caminador en tierra (aunque mucho menos que un *Anser*) y un excelente nadador de superficie (Raikow 1972). *Heteronetta*, el pato de cabeza negra de América del Sur, es menos terrestre que *Anas* y poco caminador, se alimenta principalmente en la superficie del agua, aunque es un hábil buceador que se sumerge de manera abrupta mediante un salto. Como en *Anas* y a diferencia de lo que ocurre en la mayor parte de los patos buceadores, el hallux o dedo I no está lobado (Raikow 1972). *Oxyura* es un caminador muy torpe en tierra y un excelente buceador, debido en gran medida a que sus miembros posteriores ocupan una posición muy cercana a la cola, mucho más que

en *Anas* o *Heteronetta*. Se sumerge en el agua tanto por un salto como por un descenso gradual y tranquilo, bucea con los miembros posteriores enteramente abducidos y las alas aducidas, remando con ambos pies al unísono (Raikow 1972). *Biziura* no frecuenta el ambiente terrestre y cuando lo hace, recurre al pico y al vientre para trasladarse (Frith 1967), aunque es un excelente buceador, que se sumerge de manera gradual.

En cuanto a la forma de la cola, *Anas* y *Heteronetta* tienen la menor cantidad de vértebras libres, y el caso opuesto es el de *Biziura*. En la pelvis, se observa una progresión desde *Anas*, *Heteronetta*, *Oxyura*, y *Biziura* en la reducción craneocaudal de tamaño de la porción preacetabular en relación a la postacetabular y un adelgazamiento lateral de la porción ilíaca (Raikow 1972). Raikow no menciona las características típicas del fémur de las aves buceadoras propulsadas por las patas, reconocidas por Worthy y Lee (2008), como un trocánter muy bajo, que la crista fibularis es tan grande como la crista tibiofibularis en la trochlea lateralis y una profunda curvatura dorsoventral (Pycraft 1906). En *Anas*, *Heteronetta* y *Biziura* se observa un incremento relativo del tamaño del tibiotarso y un desarrollo proximal mayor de la *crista cnemialis cranialis*. *Oxyura* en cambio, no entra en esta tendencia y su tibiotarso es menor en proporción al resto de los elementos del miembro pélvico que lo que ocurre en *Heteronetta*. En *Anas*, *Heteronetta*, *Oxyura* y *Biziura* se observa una reducción relativa del tamaño del tarsometatarso en relación al resto de los elementos del miembro posterior (Raikow 1972). Estas modificaciones hacen que los pies queden en una posición más posterior en el cuerpo, que incrementa la eficiencia de los movimientos natatorios ya que el cuerpo no interfiere en el movimiento convergente de los pies (Raikow 1972). Un tarsometatarso más corto reduce el arco que forma el pie al nadar resultando ventajoso en términos mecánicos (Raikow 1972). Los dedos de los pies son más largos en *Oxyura* que en *Anas*, mientras que son de longitud intermedia en *Heteronetta* (Raikow 1972).

2.4. Formación Gaiman. Geología, edad y ubicación geográfica

La Formación Gaiman (figura 2.6) aflora al Noreste de la provincia del Chubut, en los alrededores de Trelew y Gaiman, así como entre la ciudad de Rawson y la

localidad de Cañadón Iglesias (Tonni 1979, Scasso y Castro 1999, Noriega *et al.* 2008, Cione *et al.* 2010).

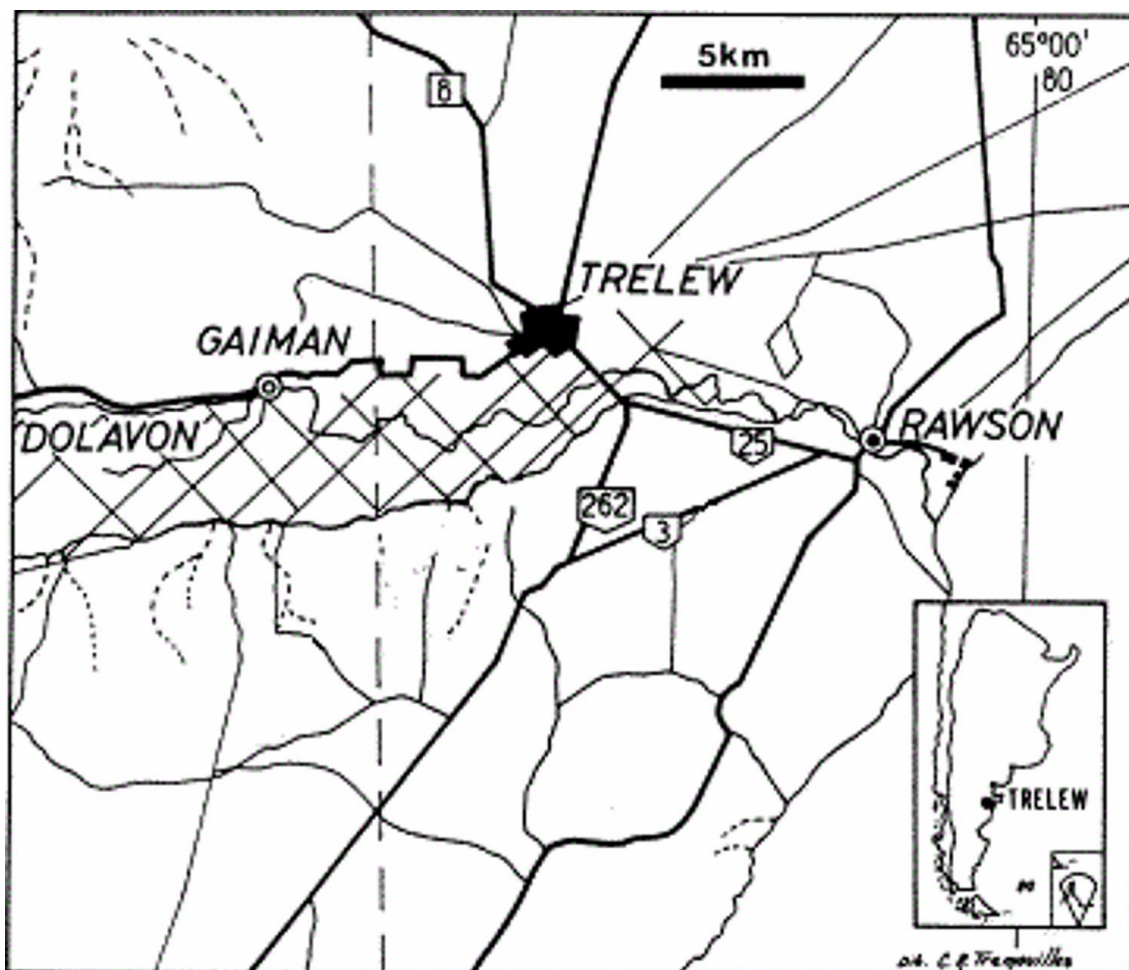


Figura 2.6. Ubicación de los depósitos aflorantes de la Formación Gaiman (en rayas cruzadas). Modificado de Cione *et al.* (2010).

Suprayace de manera discordante al miembro Trelew de la Formación Sarmiento, compuesto de tobas con fósiles de mamíferos y lagartos (Albino 2008, Pérez *et al.* 2010). La Formación Gaiman subyace en conformidad a la Formación Puerto Madryn, de areniscas de estratificación cruzada, tobáceas, con eventual presencia de fauna marina. A la Formación Puerto Madryn le suprayace en discordancia la grava de origen fluvio-glacial conocida como “Rodados Patagónicos” (Scasso y Castro 1999).

El estrato basal de la Formación Gaiman es un conglomerado o coquina fosfática estratificada que va gradando hacia una toba donde se hallan dientes de condriktios y de donde surgen la mayor cantidad de huesos de vertebrados, entre ellos de Sphenisciformes (*Palaeosphenicus patagonicus*, *P. biloculatus* y *P. bergi*) y de *Cayaoa bruneti*. Por encima hay lutitas tobaceas blancas con bioturbación y ocasionales estratos

delgados con *Ostrea*, dicho estrato presenta abundante vidrio volcánico, restos de diatomeas y espículas de Hexactinélida (Porífera) (Scasso y Castro 1999). La parte superior de la unidad es un estrato de gran espesor de lutitas blanquecinas a grisáceas, más oscuras que las infrayacentes, intercaladas con estratos de areniscas tobáceas con estratificación paralela y entrecruzada, y con intercalaciones de delgados estratos de coquinas y conglomerados fosfáticos (Scasso y Castro 1999).

Los depósitos de la Formación Gaiman son resultado de la más antigua de las dos mayores transgresiones marinas que cubrieron parte de la Patagonia durante el Mioceno. Más precisamente, sus sedimentos volumétricamente escasos se corresponden con el Mioceno temprano (Cuitiño *et al.* 2017). Se interpreta a la Formación Gaiman como el registro de un avance progresivo del nivel eustático del mar, donde la costa era una zona de crías de pingüinos y de depredación por parte de aves y mamíferos marsupiales (Cione *et al.* 2010). Los niveles basales constituyen depósitos de zona intertidal a subtidal donde los restos son fragmentados, retrabajados y seleccionados, y los niveles superiores representan depósitos de transgresión marina donde los especímenes quedarían expuestos siendo sustrato de otros organismos hasta ser enterrados por el aporte del agente sedimentario (Cione *et al.* 2010).

Los niveles inferiores de Formación Gaiman, que presentan pingüinos y restos de *Cayoa*, corresponden a la parte más superior del Aquitaniano (~21 Ma), mientras que los niveles superiores corresponden al Burdigaliano (~17-20 Ma). Ambos pisos/edades dentro del Mioceno inferior.

2.5. Marco teórico

2.5.1. Clasificación y parentesco

El humano a lo largo de toda su historia ha intentado distinguir a los organismos vivos, al igual que otros posibles recursos o posibles peligros. Sin embargo, se reconoce como los inicios de la taxonomía a la obra del filósofo clásico Aristóteles, mientras que Carl Von Linné, o Carolus Linnaeus, en su *Systema Naturae* (Linné 1758), estableció el sistema de clasificaciones que es la base del que se usa en la actualidad. Después de que la evolución fuera firmemente establecida como hecho dentro de la comunidad

académica por Darwin (1859), del redescubrimiento de las leyes de Mendel en el 1900 y del establecimiento de la Teoría Sintética en la primera mitad del siglo XX, buena parte de las taxonomías intentaron ser un reflejo de la historia evolutiva de las especies. Sin embargo, la elección de qué características serían clave para agrupar a los seres vivos dependía enteramente del arbitrio del investigador, lo cual afectaba enormemente la repetibilidad de las investigaciones.

En 1950, el entomólogo alemán Emil Hans Willi Hennig realizó su principal contribución a la sistemática, “Lineamiento básico de una teoría de sistemática filogenética” en el cual presentó una metodología (la cladística) según la cual se levantan de las especies a estudiar un conjunto de caracteres homólogos que están o no en distintos estados dentro de una serie de transformaciones. Los distintos agrupamientos que generan los distintos estados de los caracteres se comparan según el principio de parsimonia, es decir que el agrupamiento que requiera una menor cantidad de transformaciones será considerado la mejor hipótesis de clasificación. Las transformaciones adquieren una polaridad mediante la comparación con un grupo externo (Outgroup).

Entre los 50's y 70's se establecieron las bases de la clasificación filogenética mediante caracteres moleculares. El método dominante durante mucho tiempo fue el de hibridación ADN-ADN (e.g. en aves Sibley y Ahlquist 1990). Las metodologías moleculares han entrado en gran medida en conflicto con clasificaciones anteriores a la cladística y con clasificaciones cladísticas basadas en caracteres morfológicos, y aunque han adquirido progresivamente mucha popularidad, quienes trabajan con organismos fósiles en general disponen exclusivamente de información sobre su forma.

En el análisis filogenético de Anatidae de la presente tesis se utilizará la metodología cladística con varios grupos externos, los caracteres utilizados serán morfológicos, se utilizarán pesos equivalentes y algunos caracteres multiestado han sido considerados como ordenados (ver capítulo 7).

2.5.2. Paleoautoecología

Uno de los objetivos de la paleoecología es la determinación de las características ecológicas de las especies del pasado, o paleoautoecología (Mendoza 2005). La caracterización paleoautoecológica puede ser abordada desde un conjunto

variado de perspectivas, entre ellas la caracterización biogeoquímica mediante el contenido isotópico de los elementos óseos, la caracterización tafonómica y la caracterización mediante morfología funcional. Las perspectivas que se utilizarán para la caracterización paleoautoecológica de *Cayaoa bruneti* en la presente tesis se detallan en los siguientes apartados.

2.5.2.1. Morfología funcional

La morfología funcional es una aproximación causal, comparativa e inferencial al estudio de la interface entre forma y función (Vizcaíno *et al.* 2016). Por lo tanto, estudia las relaciones entre la morfología de una estructura biológica y el conjunto de funciones que ésta puede realizar, con especial énfasis en la comparación entre las formas actuales y las formas extintas, permitiendo descubrir las similitudes y diferencias entre las formas de órganos o elementos de animales actuales que pueden realizar distintas funciones y comparándolas con la forma de organismos extintos con el objetivo de inferir la función en estos últimos. Considerando tal fin, comparte muchas de sus metodologías con la biomecánica y la ecomorfología, diferenciándose de estas disciplinas principalmente por su aproximación mayormente cualitativa (Vizcaíno *et al.* 2016).

El método del paradigma (Rudwick 1964) es una metodología de la morfología funcional donde se plantean múltiples hipótesis sobre la función de una parte de un organismo. En base a dichas hipótesis y descartando al organismo general se construyen “paradigmas” o morfologías ideales para cada una de las funciones basadas en análogos mecánicos. Posteriormente se comparan los paradigmas con la forma del organismo, y se descartan los paradigmas cuya forma es menos similar a la original.

En la presente tesis se comparará la morfología de *Cayaoa bruneti* con la de otras especies buceadoras, así como con análogos mecánicos.

2.5.2.2. Ecomorfología

La ecomorfología transita por las líneas conceptuales delimitadas por Bock y von Wahlert (1965), sin embargo, se pregunta principalmente por el rol biológico de un

organismo (Leisler y Winker 2015). En paleontología, esta clase de estudios se basa en el conocimiento de organismos variados que puedan agruparse según qué recursos utilizan y cómo los utilizan, es decir según sus gremios (Root 1967). La forma de estos organismos es cuantificada y comparada con la de organismos fósiles problemáticos mediante estadística multivariada. El resultado es un espacio donde se diferencian las distintas formas (un morfoespacio). Si en dicho morfoespacio las formas se diferencian y agrupan según el gremio al que pertenecen, los organismos fósiles pueden observarse como más cercanos a uno u otro grupo de organismos, y puede postularse que por lo tanto, pertenecen al mismo gremio.

En la presente tesis se cuantificará mediante morfometría tradicional la proporción de cada elemento y mediante morfometría geométrica la forma de algunos elementos óseos de *Cayaoa bruneti* y otros Anseriformes.

2.5.2.3. Biomecánica

Una de las maneras de relacionar de manera directa la forma de alguna parte de un organismo con su función es a través de la descripción de las propiedades físicas y estructurales. El estudio clásico del movimiento a través de la física comenzó con Giovanni Alfonso Borelli con su tratado *de motu animalium* del siglo XVII (Bruce Fye 1996). Desde entonces, la aplicación de la física al movimiento animal y humano ha tenido importantes ramificaciones en medicina y ciencia de los deportes. En el caso de los animales, ha sido aplicada de manera comparativa, analizando las características mecánicas mediante mecánica clásica o mediante herramientas computacionales como el análisis de elementos finitos (Degrange *et al.* 2010). En la presente tesis se utilizará la aproximación biomecánica clásica de manera comparativa entre Anatidae buceadores y no buceadores.

2.5.2.4. Adaptación

El término adaptación tiene varias definiciones según los distintos autores que han tratado el tema. En la presente tesis se entenderá como adaptación a características heredables moldeadas por la selección natural que permiten mejorar la habilidad

promedio de una población para reproducirse y sobrevivir en el ambiente en que esta habita. Si esta característica no es heredable, se la considera una aclimatación. También se llama adaptación al proceso según el cual una población se vuelve más apta a determinada condición ambiental mediante una modificación a través de las generaciones de una característica que aumente su supervivencia o posibilidades reproductivas (Futuyma 2009).

Preadaptación según Bock (1959), Bock y von Wahlert (1965) y Bock (1980) se aplica al caso en el cual una estructura presenta las propiedades de forma y función necesarias para su adecuación (adaptación) a determinadas demandas ambientales previamente a que las fuerzas selectivas actúen sobre dicha estructura. Postadaptación se refiere a los cambios en forma y función de una estructura preadaptada al encontrarse con las nuevas fuerzas selectivas (Bock y von Wahlert 1965). Paradaptación se refiere a otras diferencias interespecíficas que no se deben a la acción de la selección natural sino a otros mecanismos que de manera independiente dan lugar a variación aleatoria (Bock 1980). Al respecto, cabe decir que una preadaptación que por un cambio de las fuerzas selectivas se vuelve una adaptación, es una adaptación en sentido de “estado” pero no en sentido de “proceso” (Bock 1980). Gould y Vrba (1982) proponen una terminología que permite clarificar los dos sentidos (de proceso y resultado) que tiene la palabra adaptación. Según estos autores, cuando una estructura es cooptada por determinadas fuerzas selectivas, pero es producto de otras fuerzas selectivas o no es producto de la selección natural, se habla de una exaptación (esta estructura estaría “preadaptada” en la terminología de Bock 1959). Para estos autores (Gould y Vrba 1982) adaptación y exaptación serían entonces nombres de procesos, cuyo resultado estático sería una adaptación, es decir que la estructura sería apta para determinada función.

Gould y Lewontin (1979) criticaron fuertemente lo que ellos llaman “programa adaptacionista”, que implica la búsqueda de la historia adaptativa de cualquier característica asumiendo que necesariamente debe haber una. Según estos autores, muchas características de los organismos podría ser consecuencia de necesidades estructurales y no adaptaciones en sí mismas. Estos autores llaman así a cuestionarse si la estructura biológica que se pretende estudiar es adaptativa o es consecuencia de otros procesos.

A los efectos de esta tesis, la pregunta rectora es cómo distinguir una adaptación de otras características que pueden ser estructurales o consecuencias de otras adaptaciones. En el caso de la morfología de los vertebrados, sólo en condiciones muy

particulares se podrían ver modificaciones de caracteres a lo largo de generaciones, y obviamente es imposible ver a la selección natural en acción en animales fósiles conocidos por algunas partes de su esqueleto y promediados en el tiempo por los agentes tafonómicos. Para apoyar explicaciones adaptativas en paleontología sin caer en el adaptacionismo, se debe conocer un marco de cambios ambientales para evaluar si las modificaciones en las poblaciones son producto de la selección natural, o en todo caso se debe estudiar la morfología de manera integral y prestar atención a la frecuencia de las convergencias entre organismos de distintas historias filogenéticas que adquieren un mismo hábito.

2.5.2.5. Biomorfodinámica

En su crítica de lo que llaman programa adaptacionista, Gould y Lewontin (1979) otorgan el papel de alternativa interesante a la propuesta por Adolph Seilacher quien erige una disciplina morfológica que considera las restricciones impuestas a la posibilidad de formas (y por lo tanto a la acción de la selección natural) por diversos agentes. Esta disciplina se conoce como morfología construccional (*Konstruktionsmorphologie*, Seilacher 1970, morfología ingenieril según Bock 1991). Con el tiempo el término fue adquiriendo un significado similar al de la morfología funcional, aunque con el énfasis en la estructura interna (Seilacher 1991), por lo que Seilacher (1991) acuñó el término morfodinámica (o biomorfodinámica, para diferenciarlo del término geológico que designa las modificaciones físicas en el paisaje), para designar un programa de investigación morfológica que ponga énfasis en la participación de las restricciones en la evolución de los planes corporales (*Bauplan*). Seilacher (1991) esquematiza la integración de disciplinas en la biomorfodinámica con un tetraedro invertido (figura 2.7), cuyo triángulo superior representa el organismo efectivo, que presenta en un vértice la función (con las disciplinas de la bioarquitectura, biomecánica, morfología funcional y etología), en otro vértice la fabricación (con las disciplinas de la morfología teórica, y la mecánica y genética del desarrollo) y en el otro vértice el ambiente efectivo (con la ecología y el análisis de facies). El vértice inferior que completa el tetraedro representa la historia de la forma, ya sea filogenética (cladística, distancia genética) como ontogenética. Según Seilacher (1991) el papel de los mecanismos de autoorganización en la biomorfodinámica es el de materiales básicos estructurados que bajo presiones selectivas ligeras pueden ser seleccionados aleatoriamente, pero son estabilizados por presiones más restrictivas, aunque aun así

pueden expresarse en accidentes morfogenéticos o en detalles dentro de la variación aleatoria.

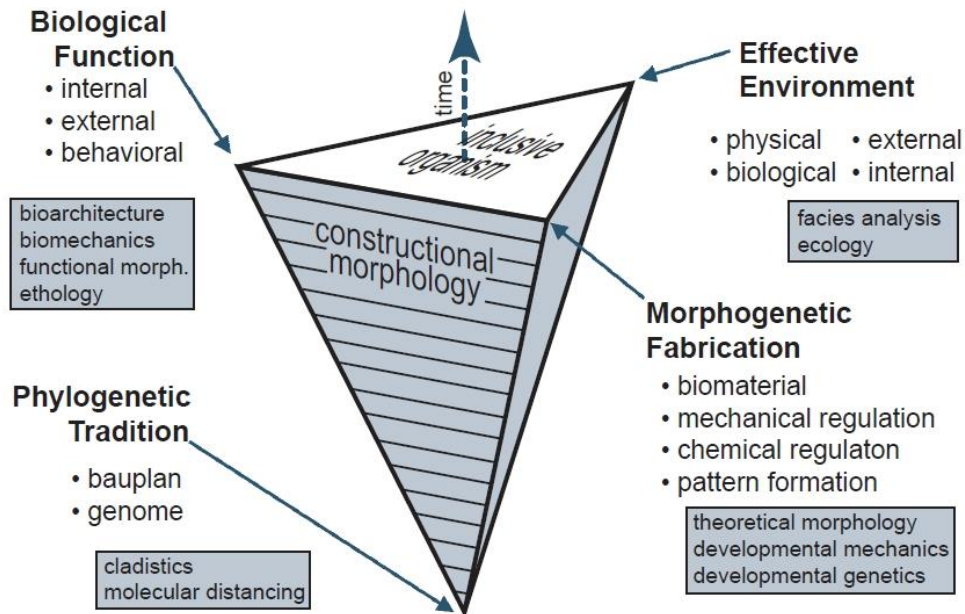


Figura 2.7. El tetraedro conceptual de la biomorfodinámica. Tomado de Seilacher y Gishlick (2014).

Los ejemplos de Seilacher generalmente son de invertebrados o de patrones de coloración en los vertebrados (por ejemplo, las asimetrías en el patrón de rayas de la cebra, Seilacher 1991). Sin embargo, se podría echar mano al papel de los mecanismos de autoorganización como mejor explicación disponible para la recurrencia de determinadas formas o estructuras sin aparente valor adaptativo, o como unidad de selección de una forma global (en vez de que esta surja varias veces por selección natural de distintas partes). De haber evolucionado varios grupos de patos de manera convergente en toda su morfología como se desprende de las clasificaciones moleculares, este podría ser el caso.

2.5.2.6. Convergency

La evolución convergente implica evolución de fenotipos similares de manera independiente (Currie 2012, Stayton 2015). Así, suponiendo un caso donde varias especies cercanamente emparentadas (por ejemplo a nivel de familia) han evolucionado

convergentemente junto con especies no emparentadas, serían esperables dos situaciones: 1) que las características que todas estas especies que han evolucionado convergentemente tengan en común y que las distinguen de otros parientes cercanos, sean adaptativas (Losos *et al.* 1998) y 2) que aquellas características que compartan solo las especies más cercanas que han evolucionado convergentemente y que a su vez sean compartidas por sus parientes cercanos con otros modos de vida, pertenezcan al ámbito de la herencia filogenética y hasta de restricciones del desarrollo (Wake *et al.* 2011, McGhee 2011), especialmente cuando no son características ventajosas para ese modo de vida (como por ejemplo, poner huevos en tierra para las aves buceadoras).

2.5.2.7. El método comparativo filogenético

Uno de los postulados fundamentales de la teoría de la evolución es que las especies están emparentadas entre sí, teniendo todas ancestros en común, los cuales a su vez tienen ancestros en común que se remontan en última instancia a una o unas pocas especies ancestrales. Por lo tanto, el hecho que las especies hayan evolucionado constituye un problema estadístico, ya que las especies no representan unidades de estudio independientes (Felsenstein 1985).

El problema que esto representa puede explicarse de una manera muy sencilla con un ejemplo extremo: de un grupo de especies de la familia X, todas las corredoras tienen un rasgo Y en el estado “a” y todas las nadadoras tienen el rasgo Y en el estado “b”. Según este panorama, hay una relación directa entre el hábito y el estado en que esté el rasgo Y. Sin embargo, si en una filogenia de la familia X todas las corredoras (por ejemplo) constituyen un grupo monofilético, entonces lo único que podría decirse sobre la relación entre el estado “a” del rasgo Y y el hábito corredor es que evolucionaron al mismo tiempo (figura 2.8). Sin embargo, el sostén estadístico de la relación entre el hábito y la morfología del rasgo es nulo. Si, por el contrario, en la filogenia de la familia X se observa que cada especie corredora es hermana de una nadadora, entonces cada vez que se produjo una adaptación al hábito corredor (suponiendo que el nadador es ancestral al grupo, según metodologías filogenéticas) el rasgo Y pasó de “b” a “a”, y la relación entre la morfología de este rasgo y el hábito corredor presentaría un gran sostén estadístico (figura 2.9). Para que el ejemplo tenga mayor cercanía a las metodologías de trabajo con morfometría, se podría suponer que al hablar de “a” y “b” en vez de

referirnos a estados de un carácter, nos referimos a dos conjuntos de medidas de un rasgo que difieren entre sí de manera estadísticamente significativa.

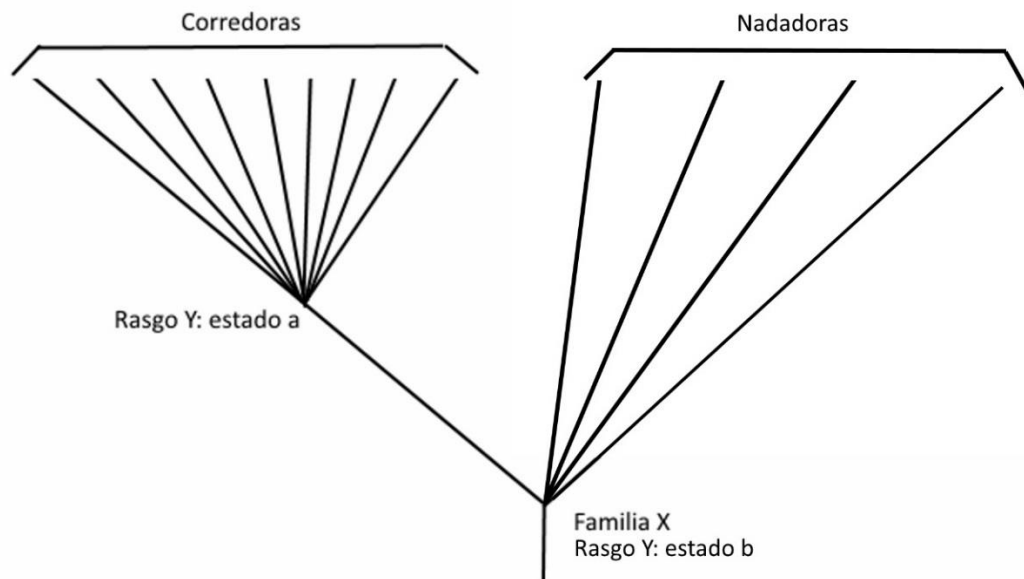


Figura 2.8. Rasgo Y en sus estados “a” y “b” en una filogenia de la Familia X donde todas las especies corredoras, que presentan el carácter Y en el estado “a”, constituyen un grupo monofilético.

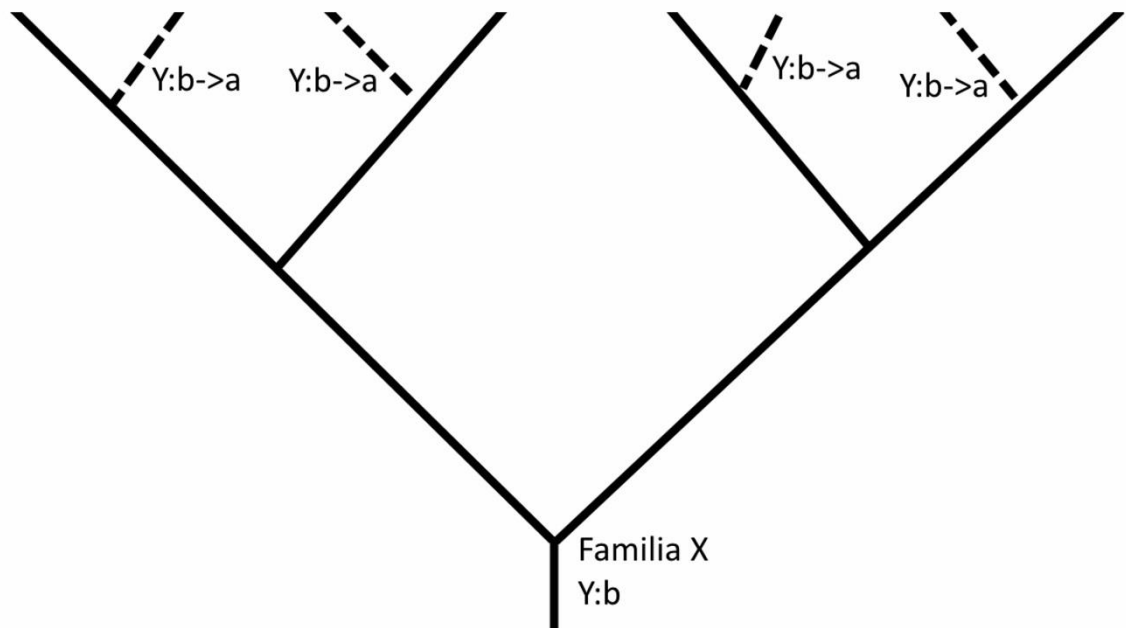


Figura 2.9. Filogenia de la Familia X, cada especie corredora, que presenta el carácter Y en el estado “a”, se observa con líneas punteadas como el grupo hermano de una especie nadadora.

La mayor parte de los ejemplos biológicos caerían en un lugar intermedio entre estos dos casos del ejemplo, para distinguir las características heredadas pasivamente de aquellas moldeadas por selección natural se utilizan los métodos comparativos filogenéticos (Felsenstein 1985).

La precisión de los métodos comparativos filogenéticos, así como la posibilidad de que se cumplan sus supuestos en ejemplos reales han sido puestas en duda. Para una revisión de las críticas y defensas de los métodos comparativos filogenéticos remitirse a Martins (2000).

Capítulo 3. Materiales

3.1. Abreviaturas institucionales

CFA-OR, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Universidad Maimónides, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. **CICTERRA**, Centro de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba (Capital), Provincia de Córdoba, Argentina. **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. **MLP**, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina. **MPEF-PV**, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Provincia del Chubut, Argentina.

3.2. Material estudiado

En el marco de la presente tesis se estudió todo el material referido a *Cayaoa bruneti*, del cual una descripción detallada se presenta en el capítulo de descripción osteológica. Este material fue comparado con el de aves actuales y fósiles depositadas en colecciones de las instituciones mencionadas en el apartado anterior. En este capítulo los taxones sin representantes actuales son señalados mediante el carácter obelisco (†). Los taxones analizados fueron:

Anseriformes:

Anatidae

Aix galericulata, MLP 85 (esqueleto completo). *Aix sponsa*: MACN 68872 (esqueleto completo). *Amazonetta brasiliensis*: MACN 54812, 54813, 61815, 63313 (esqueletos completos). *Anas bahamensis*: MLP 354 (poscráneo parcial). *Anas crecca*: MACN 68876 (esqueleto completo). *Anas cyanoptera*: MACN 68423, 68525 (esqueletos completos). *Anas flavirostris*: MACN 68261, 68388, 68397, 68447, 68497, 68560 (esqueletos completos). *Anas georgica*: CFA-OR-889, MACN 68387, 68395, 68418,

68419, 68420, 68421, 68446, n1807a (esqueletos completos), MLP 83 (esqueleto incompleto). *Anas platyrhynchos*: MACN 52429, 68873 (esqueletos completos). *Anas sibilatrix*: MACN 68409, 68410, 68411, 68412, 68413, 68414, 68415, 68416, 68417, 68494, 68495, 68663 (esqueletos completos), MLP 86 (postcráneo incompleto), 774 (cráneo). *Anas versicolor*: MACN 68422, 68425, 68496, MLP 951 (esqueletos completos). *Aythya affinis*: MACN 54780 (esqueleto completo). *Branta canadensis*: MACN 54725, 54787 (esqueletos completos). *Cayoa bruneti*: MACN 12412 (extremo omal de coracoides derecho), MPEF-PV-3104 (carpometacarpo derecho) MPEF-PV-3105 (carpometacarpo izquierdo), MPEF-PV-3100 a 3103 (húmeros parciales); MPEF-PV-3106 a 3114 (fémures parciales), MLP 71-VII-14-4, 71-VII-14-7 (epífisis distales derechas de fémures), 69-III-29-13, 69-III-29-15 y 69-III-29-24 (epífisis distales izquierdas de fémures); MPEF-PV-3115 (tibiotalarso izquierdo casi completo); MPEF-PV-3121 (tibiotalarso juvenil casi completo), MLP 69-III-29-10, MPEF-PV-3116 a 3120 (tibiotalarsos parciales), MPEF-PV-3122 (tarsometatarso izquierdo completo); MPEF-PV-3123 (tarsometatarso izquierdo sin la tróclea para el dígito IV); MLP 77-XII-22-3, MPEF-PV-3124 a 3126 (epífisis distal de tarsometatarso derecho); MPEF-PV-3127 (fragmento proximal de tarsometatarso derecho), MLP 77-XII-22-2 (epífisis proximal de tarsometatarso izquierdo) y MLP 77-XII-22-1 (Holotipo, tarsometatarso derecho sin la tróclea IV). *Chloephaga picta*: MACN 68581, 68728, 68740, CFA-OR-194 (esqueletos completos), MLP 568 (esqueleto parcial), 14479, 14501 (esqueletos completos). *Chloephaga poliocephala*: MACN 68401, 68575 (esqueletos completos). *Coscoroba coscoroba*: MACN 68692, CFA-OR-506, 917 (esqueletos completos). *Cygnus melancoryphus*: MACN 54583, 68716, 68755, CFA-OR-891, MLP 565 (esqueletos completos), MLP 688 (postcráneo parcial). *Cygnus olor*: MACN 68033 (esqueleto completo). *Dendrocygna bicolor*: MACN 54459, 54811, CFA-OR-909 (esqueletos completos). *Dendrocygna viduata*: MACN n36, MLP 88 (esqueletos completos). *Lophonetta specularioides*: MACN 2319a, 68398, 68406, 68407, 68408, 68445, 68493, 68526, 68556, MLP 869 (esqueletos completos). *Mergus serrator*: MACN 54477 (esqueleto completo). *Netta peposaca*: MACN 68399, 68424 (esqueletos casi completos). *Nomonyx dominicus*: MACN 54706 (esqueleto completo). *Oxyura jamaicensis*: MACN 54478, 54517, 68400 (esqueletos completos). *Oxyura vittata*: CICTERRA 976 (esqueleto completo). *Somateria mollissima*: MACN 24240 (esqueleto completo). *Tachyeres leucocephalus*: MACN 52861, 52862, 52863, 68402, 68554, MLP 14437 (esqueletos completos). *Tachyeres patagonicus*: MACN 68403, 68543 (esqueleto completo), MLP 798 (cráneo), 14381 (esqueleto completo). *Tachyeres pteneres*: MACN 68541 (esqueleto completo).

Chauna chavaria: MACN 54476 (esqueleto completo). *Chauna torquata*: MACN 38084 (esqueleto completo), MLP 64 (cráneo), 566 (poscráneo parcial), 806 (esqueleto completo).

Incertae sedis

Vegavis iai: MLP 93-I-3-1. (Holotipo, esqueleto parcial)

Otras aves:

Tinamidae

Eudromia elegans: MLP 41 (esqueleto completo), 306 (cráneo), 326 (esqueleto completo), 509, 715, 779, 781 (cráneos).

Odontophoridae

Odontophorus capueira: MLP 540 (esqueleto completo).

Phalacrocoracidae

Phalacrocorax magellanicus: MLP 15 (esqueleto completo).

Podicipedidae

Podiceps major: MLP 657 (esqueleto completo).

Lariidae

Larus sp.: MLP 948 (esqueleto completo).

Sphenicidae

Crossvallia unienwillia†: MLP 00-I-10-1 (fémur fragmentado).

Pygoscelis papua: MLP 927 (fémures).

Capítulo 4. Descripción osteológica

4.1. Nomenclatura anatómica

La nomenclatura osteológica utilizada en la presente tesis sigue la propuesta de Baumel y Witmer (1993) y es resaltada en cursiva a lo largo del texto. Para la caracterización del hipotarso es utilizada la nomenclatura de Mayr (2015). La nomenclatura artrológica sigue a Baumel y Raikow (1993). En caso de utilizar otras nomenclaturas para sitios de inserción muscular específicos y que no son de uso frecuente a lo largo de este trabajo de tesis, es señalada la referencia pertinente a continuación del término. Los elementos óseos comunes se mencionan con sus nombres vernáculos (húmero, tibiotarso, etc.).

Respecto de la orientación, las direcciones de cuerpo y de sus elementos que se aplican en la presente tesis son: craneal/anterior-caudal/posterior, dorsal-ventral, medial-lateral y proximal-distal. Otras orientaciones relativas de elementos esqueléticos siguen a Baumel y Witmer (1993). Las escalas de todas las fotografías de la presente tesis son de un centímetro (1 cm).

4.2. Descripción

4.2.1. Húmero

Los materiales identificados como húmeros referidos a *Cayaoa bruneti* son MPEF-PV-3100, 3101, 3102 y 3103. (figura4.1)

El largo del húmero es aproximadamente el mismo de *Anas georgica*, sin embargo, es considerablemente más robusto. El *caput humeri* es conspicuo y alargado. El *margo caudalis* está presente y dirigido hacia el *tuberculum dorsale* (a), como en *Oxyura vittata*, *O. jamaicensis*, *Dendrocygna viduata*, *D. bicolor* y *Cygnus melancoryphus*. El *tuberculum dorsale* es prominente y está elevado sobre la superficie del eje (b), es subcircular como en *Dendrocygna*, *Oxyura jamaicensis* y *Cygnus*

melancoryphus; en *Oxyura vittata* es prominente, pero de forma ovada mientras que en el caso de *Somateria mollissima*, *Mergus serrator*, *Netta peposaca*, *Aythya affinis* y *Anas* el *tuberculum dorsale* no es prominente. La *fossa pneumotricipitalis dorsalis* es tan o más ancha que la *fossa pneumotricipitalis ventralis* (c), como en *Oxyura*, *Aythya affinis* y *Netta peposaca* y está excavada por debajo de la cabeza (d), como en *Oxyura*, *Nomonyx*, *Mergus serrator*, *Somateria mollissima*, *Tachyeres* y *Lophonetta*. Una cresta separa la *fossa pneumotricipitalis dorsalis* de la abertura de la *incisura capitis* (e), que forma un surco caudal a la *fossa*, como en *Oxyura*, *Nomonyx*, *Somateria mollissima*, *Netta peposaca* y *Mergus serrator* y a diferencia de *Aythya affinis*, *Anas*, *Dendrocygna* y *Cygnus melancoryphus*, donde la *incisura capitis* abre al mismo nivel que la *fossa pneumotricipitalis dorsalis* y no está separada por una cresta. La fosa neumática en la *fossa pneumotricipitalis ventralis* está totalmente ocluida, como en *Somateria mollissima*, *Aythya affinis*, *Oxyura*, *Nomonyx* y otros patos buceadores, además de algunos no buceadores como *Malacorhynchus* (Noriega et al. 2008, Worthy y Lee 2008) y a diferencia de lo que habitualmente ocurre en los no buceadores excepto en el pato buceador *Mergus serrator* en el cual también permanece abierta. La *crista deltopectoralis* es anconalmente plana (f), como en *Anas*, *Aix*, *Aythya affinis*, *Netta*, *Mergus*, *Somateria mollissima* y *Oxyura*. Aproximadamente un 40% de la extensión distal de esta *crista* en vista palmar es distal a la unión de la *crista bicipitalis* con el eje, como ocurre en *Cygnus melancoryphus* y *Dendrocygna viduata*. La *crista bicipitalis* en vista anconal es aproximadamente igual de ancha que de larga en dirección próximo distal, como en *Tachyeres*, *Somateria mollissima*, *Lophonetta*, *Aythya affinis* y *Anas*, mientras que es más larga que ancha en *Netta peposaca*, *Coscoroba*, *Dendrocygna* y *Cygnus melancoryphus* y más ancha que larga en *Nomonyx*, *Oxyura jamaicensis* y *Mergus serrator*. El *tuberculum ventrale* está extendido distalmente, ocultando parcialmente la *fossa pneumotricipitalis ventralis* en vista anconal (g), como ocurre en *Anas*, *Tachyeres*, *Amazonetta*, *Lophonetta* y todos los patos buceadores con la excepción de *Netta peposaca*. Debajo de la *fossa pneumotricipitalis ventralis*, la cicatriz del músculo *latissimus dorsi anterioris* comienza proximal a la unión de la *crista deltopectoralis* y el eje de la diáfisis y se alinea con la *crista deltopectoralis* antes de extenderse distalmente. La inserción del músculo *scapulohumeralis cranialis* es alongada y robusta, y su límite distal es caudal a la unión de la *crista bicipitalis* con el eje, como en *Oxyurinae*, *Anas*, *Tachyeres*, *Lophonetta*, *Mergus*, pero a diferencia de *Coscoroba*, *Cygnus melancoryphus*, *Somateria mollissima*, *Netta* y *Aythya affinis* donde su límite distal está a la misma altura de la unión de la *crista bicipitalis* con el eje.

En la epífisis distal, el *processus flexorius* es largo (h), como ocurre en la mayor parte de los Anatidae. Contrariamente, en *Cygnus melancoryphus* y *Branta canadensis*, este proceso es corto y su límite distal es proximal al límite distal de los cóndilos en vista caudal. El *tuberculum supracondylare dorsale* no forma una prominencia distinguible, al igual que en los patos buceadores, *Anas*, *Tachyeres*, *Lophonetta* y en *Anserinae* excepto *Coscoroba* y *Cygnus melancoryphus*. El *tuberculum supracondylare ventrale* forma una faceta no apuntalada, como en *Coscoroba*, *Cygnus melancoryphus* y *Oxyurinae*. El *sulcus scapulothoracalis* no se extiende alrededor del *tuberculum supracondylare dorsale* en vista distal, al igual que en *Coscoroba* y *Branta canadensis* (i). La fosa del músculo *brachialis* es ovalada y presenta límites claros (j), como ocurre en la mayor parte de los Anatidae. La *fossa olecrani* es profunda y está bien definida, como en la mayor parte de los Anatidae (k), salvo en *Chloephaga picta* y *Dendrocygna bicolor*.



Figura 4.1. Húmeros asignados a *Cayaoa bruneti*. Escala 1 cm.

4.2.2. Carpometacarpo

Los materiales identificados como carpometacarpo asignados a *Cayaoa bruneti* son MPEF-PV-3104 y 3105 (figura 4.2).

Este elemento es semejante en largo al de *Oxyura vittata*, pero considerablemente más robusto.

En el extremo proximal, el borde externo de la *trochlea carpalis* carece de muesca, como en *Dendrocygna*. La parte distal del borde interno de la *trochlea carpalis* tiene un espesor uniforme respecto de la parte proximal, a diferencia de lo que ocurre en *Oxyura* y *Nomonyx*. La *fovea carpalis cranialis* está presente y carece de foramen neumático, como sucede en *Anas*, *Somateria mollissima*, *Tachyeres*, *Lophonetta*, *Aix*, *Oxyurinae*, *Mergus*, *Netta* y *Aythya affinis*. La *fovea carpalis caudalis* es somera, a diferencia de lo que ocurre en la mayor parte de los patos buceadores a excepción de *Netta peposaca* y *Mergus serrator*. La *fossa infratrochlearis* es somera, a diferencia de lo que ocurre en *Somateria mollissima*, *Aix* y *Dendrocygna*. El *processus extensorius* no es tan largo en dirección cráneo-caudal como la *trochlea carpalis* (a), a diferencia de lo que ocurre en *Coscoroba* y *Chloephaga*. Este proceso no presenta rugosidades (a diferencia de *Tachyeres* y *Lophonetta*); en vista proximal está elongado próximo-distalmente a diferencia de lo que ocurre en *Dendrocygna*, donde es redondeado. En vista anterior, el largo del *os metacarpale majus* entre el *processus alularis* y el comienzo del *spatium intermetacarpale* es menor que el ancho en esa misma zona, a diferencia de lo que ocurre en *Somateria mollissima*, *Netta peposaca*, *Aythya affinis*, *Cygnus melancoryphus* y *Dendrocygna*. El músculo *extensor carpi ulnaris* presenta dos rugosidades (b), una adyacente al *fornix* entre los metacarpales y la otra un poco más proximal, como en *Nomonyx*, *Oxyura* y *Dendrocygna*. La *facies caudalis* del *os metacarpale minus* carece de surco, como en *Oxyura jamaicensis*, *Cygnus melancoryphus* y *Coscoroba*. La sinostosis distal entre *os metacarpale majus et minus* es más corta en sentido próximo-distal que ancha en vista craneal igual que en *Oxyura*. La *facies articularis digitalis minoris et major* tienen igual extensión distal (c), como en *Coscoroba*, *Cygnus melancoryphus*, *Oxyura jamaicensis*, *Nomonyx* y *Dendrocygna*, mientras que en *Chauna* la *facies articularis digitalis minoris* sobresale distalmente más que la *facies articularis digitalis major*. Lo contrario ocurre en *Oxyura vittata*, *Chloephaga*, *Somateria mollissima*, *Mergus*, *Netta*, *Aythya affinis*, *Anas*, *Lophonetta*, *Amazonetta* y *Tachyeres*.

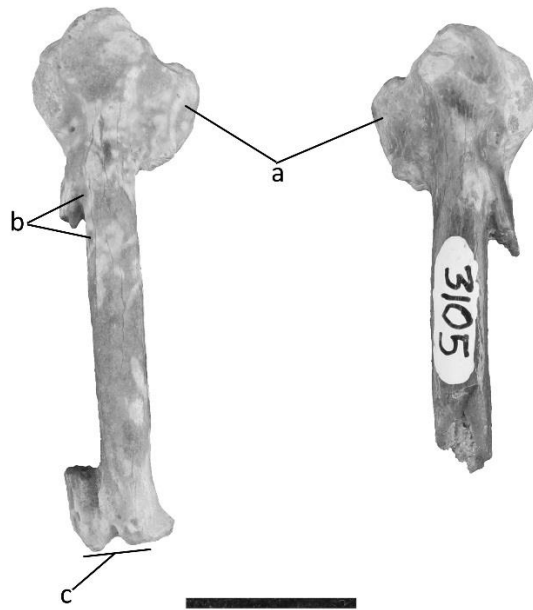


Figura 4.2. Carpometacarpos asignados a *Cayaoa bruneti*. Escala 1 cm.

4.2.3. Fémur

Los materiales referidos a fémures asignados a *Cayaoa bruneti* son MPEF-PV-3106 a 3114, MLP 71-VII-14-4 y 14-7, MLP 69-III-29-13, 29-15 y 29-24. (figura 4.3)

Se trata de un elemento grande, de un tamaño similar al de *Cygnus melancoryphus*.

Presenta muchas características comunes con los fémures de patos buceadores y otras aves buceadoras propulsadas por los miembros posteriores, como cormoranes (Phalacrocoracidae), macáes (Podicipedidae) y colimbos (Gaviidae). Por ejemplo, el *trochanter* reducido en extensión dorsal, tanto que su profundidad no supera la de la cabeza; la diáfisis está fuertemente curvada en vista lateral (a) y tiene una sección transversal ligeramente elíptica, es decir que la extensión dorsoventral mayor que la mediolateral, (b) y los bordes externo e interno del *condylus lateralis* tienen similar extensión ventral (c). En sección transversal, las paredes de la diáfisis son extraordinariamente gruesas (d), en semejanza a lo que ocurre en aves no voladoras y buceadoras, como los pingüinos (ver Capítulo ocho).

En la facies posterior de la diáfisis presenta una inserción ligamentosa prominente (e), como en *Oxyura*, *Nomonyx*, *Cygnus melancoryphus*, *Branta*

canadensis, *Mergus serrator*, *Netta peposaca*, *Aythya affinis*, *Coscoroba* y *Tachyeres*. En la epífisis distal, vista dorsal, el *sulcus patellaris* es elongado (f) (largo en dirección próximo-distal mayor que el ancho) y profundo, a diferencia de lo que ocurre en *Cygnus melancoryphus*, *Chloephaga* y *Dendrocygna bicolor*. En vista lateral, el *tuberculum* del músculo *gastrocnemialis lateralis* forma una cresta larga y angosta (g), con amplia cresta proximal al *sulcus patellaris*, como en *Tachyeres*, *Lophonetta*, *Amazonetta*, *Anas*, *Netta peposaca*, *Aythya affinis*, *Somateria mollissima*, *Mergus serrator*, *Aix*, *Oxyura* y *Nomonyx*. La *fossa poplitea* es profunda (h), como en *Tachyeres*, *Cygnus melancoryphus*, *Branta canadensis*, *Netta peposaca*, *Aythya affinis*, *Aix galericulata*, *Oxyura vittata*, *O. jamaicensis* y *Nomonyx*. El borde interno del límite distal de la diáfisis en vista ventral queda interrumpido por una muesca en su unión con el cóndilo interno (i), al igual que en *Chloephaga picta* y *C. poliocephala*.

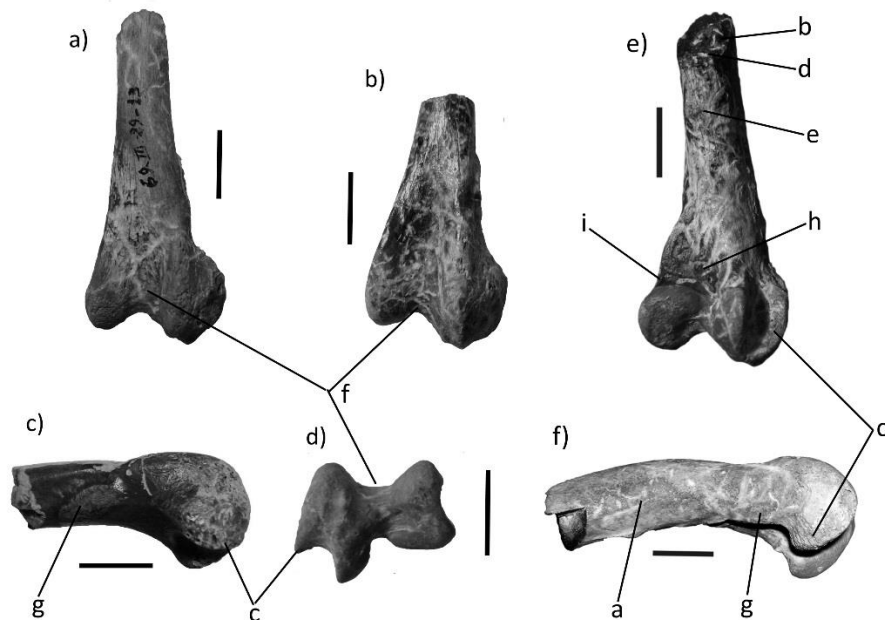


Figura 4.3. Fémures asignados a *Cayaoa bruneti*. Vista dorsal (a y b), vista lateral (c y f), vista distal (d) y vista ventral (e). Escala 1 cm.

4.2.4. Tibiotarso

Los materiales referidos a tibiotarso asignados a *Cayaoa bruneti* son: MPEF-PV-3115 a 3121 y MLP 69-III-29-10 (Figs. 4.4)

Se trata de un elemento similar en tamaño al de *Cygnus melancoryphus*. En vista proximal el borde látero-caudal de la *facies articularis medialis* es recto y forma un ángulo de aproximadamente 90° con el borde caudal de la *facies articularis lateralis* (a) como en *Amazonetta*, *Coscoroba*, *Netta peposaca*, *Aythya affinis*, *Cygnus melancoryphus*, *Oxyura* y *Dendrocygna*. La *crista cnemialis cranialis* es alargada (b) y presenta una cresta distintiva que se continua en la diáfisis (c), como es habitual en los patos buceadores y otras buceadoras propulsadas por las patas. La *facies cranialis* es aplanada, también característico de los patos buceadores (d). En vista medial, la *impressio* del ligamento *collateralis medialis* es escasamente prominente (e). En la epífisis distal, el borde del *condylus medialis* presenta una muesca, como en *Cygnus melancoryphus* y *Branta canadensis*. El *sulcus* para el músculo *fibularis* está delimitado cranealmente por hueso, como en *Dendrocygna bicolor* (f). En vista distal, los cóndilos tienen igual extensión anterior (g), como ocurre en patos buceadores y otras aves buceadoras propulsadas por las patas, como los macáes (Podicipedidae).



Figura 4.4. Tibiotarsos asignados a *Cayaoa bruneti*. Escala 1 cm.

4.2.5. Tarsometatarso

Los materiales de tarsometatarso asignados a la especie *Cayaoa bruneti* son: MPEF-PV-3122 a 3127 y MLP 77-XII-22-1 (Holotipo) a 22-3 (figura 4.5).

El elemento es escasamente mayor al tarsometatarso de *Tachyeres leucocephalus*. Es aproximadamente igual de largo que el fémur, como ocurre en *Coscoroba*, *Cygnus melancoryphus* y en *Mergus serrator*, mientras que en *Branta canadensis*, *Dendrocygna* y *Chloephaga* es de mayor tamaño que el fémur, y en *Lophonetta*, *Amazonetta*, *Tachyeres*, *Anas*, *Netta peposaca*, *Aythya affinis*, *Somateria mollissima*, *Aix*, *Nomonyx* y *Oxyura* es menor que el fémur.

La *cotyla medialis* es escasamente mayor a la *cotyla lateralis* (a). La *eminentia intercotylaris* está aplanada dorsoplantarmente y tiene una posición dorsal. La *fossa parahypotarsalis medialis* está ausente (b), como ocurre en la mayor parte de los Anatidae salvo *Coscoroba*, *Chloephaga picta*, *Dendrocigna bicolor* y *D. viduata*. El *hypotarsus* es trisulcado, típico de Anatidae (c). La *crista medialis hypotarsi* tiene una extensión distal semejante a la del resto de las crestas (d), al igual que en *Dendrocygna*, y a diferencia de lo que ocurre en *Cygnus melancoryphus*, *Coscoroba*, *Anas*, *Aix*, *Tachyeres*, *Branta canadensis*, *Lophonetta*, *Amazonetta* y los patos buceadores analizados; el límite distal de esta crista desciende gradualmente hasta el eje, al igual que en *Coscoroba*, *Branta*, *Cygnus melancoryphus* y *Chloephaga*, mientras que en *Oxyura*, *Aythya*, *Aix*, *Anas platyrhynchos* y *A. sibilatrix* el límite es abrupto, y en *Nomonyx*, *Somateria mollissima*, *Mergus serrator*, *Netta peposaca*, *Lophonetta*, *Amazonetta*, *Tachyeres* y *Anas georgica* el límite es en forma de gancho. En vista plantar, la *crista intermediae hypotarsalis medialis* presenta su extremo distal más agudo que el proximal (e), formando una cuña entre las crestas que yacen a los lados, como ocurre en *Oxyura*, *Dendrocygna viduata* y en *Nomonyx*. En vista proximal, la *crista hypotarsalis lateralis* presenta una extensión plantar menor a la de las *cristae intermediae hypotarsi*, a diferencia de lo que ocurre en *Dendrocygna* y similar a lo que ocurre en la mayor parte de los Anatidae.

La diáfisis presenta una ligera torsión, típica de los patos buceadores; la sección transversal hacia la mitad de su largo es aproximadamente igual de ancha que de profunda, como ocurre en *Amazonetta*, *Lophonetta*, *Coscoroba*, *Anas*, *Netta peposaca*, *Aythya affinis*, *Somateria mollissima*, *Cygnus melancoryphus* y *Branta canadensis*. En vista dorsal, distal al *sulcus extensorius* se extiende un surco profundo que abarca más

del 50% del elemento (f), como ocurre en *Netta peposaca*, *Oxyura vittata* y *Dendrocygna bicolor*, cuando en general este surco es somero y de menor longitud. Las *cristae plantaris medialis et lateralis* son prominentes (g) y en vista lateral o medial la diáfisis aparenta ser dorsalmente plana y ventralmente convexa. La *crista plantaris lateralis* en su porción distal se acerca gradualmente a la *facies dorsalis* mediante una curva suave cercana a la *trochlea metatarsi IV*, como en *Somateria mollissima*, *Chloephaga poliocephala*, *Branta canadensis*, *Dendrocygna*, *Nomonyx* y *Oxyura*, mientras que en otros Anatidae dicha curva hacia la *facies dorsalis* es más proximal a la *trochlea*.

En vista plantar, la *fossa supratrochlearis plantaris* es amplia y profunda (h). El pasaje ligamentario anterior entre las *trochleae III et IV* está cubierto cranealmente por una pared ósea, como ocurre en la mayor parte de los Anatidae, excepto en *Somateria mollissima* y *Tachyeres*. La *trochlea metatarsi II* está comprimida mediolateralmente como es habitual en los patos buceadores (i) y es marcadamente asimétrica (j), con su borde mesial mucho menor que el lateral en vista distal, como ocurre en *Dendrocygna*, *Oxyura*, *Nomonyx* y *Somateria mollissima*. Su límite distal se dispone al mismo nivel que la *incisura trochlealis lateralis* (k), como en *Mergus serrator*, es decir que no es tan proximal como en *Cygnus melancoryphus* y en algunos patos buceadores como *Aythya affinis*, *Netta peposaca*, *Somateria mollissima*, *Oxyura* y *Nomonyx*. Esta *trochlea* presenta un surco profundo restringido a su superficie más distal (l), a diferencia de lo que ocurre en las *trochleae* más laterales, al igual que en *Dendrocygna viduata* y *Cygnus melancoryphus*. Mientras que en *Coscoroba coscoroba* y *Dendrocygna bicolor* la *trochlea metatarsi II* presenta un surco muy somero restringido a la superficie distal (como también ocurre en *Chauna*), y en la mayor parte de los Anatidae (por ejemplo *Anas*, *Tachyeres*, *Oxyura*, *Nomonyx*, *Somateria mollissima*, *Mergus serrator*, *Aythya affinis*) el surco está en toda la superficie articular de la trochlea y es claramente visible tanto en vista distal como en vista plantar. La *trochlea metatarsi IV* está deflectada lateralmente (m), al igual que ocurre en la mayor parte de los Anatidae excepto en *Oxyura* y *Nomonyx*.

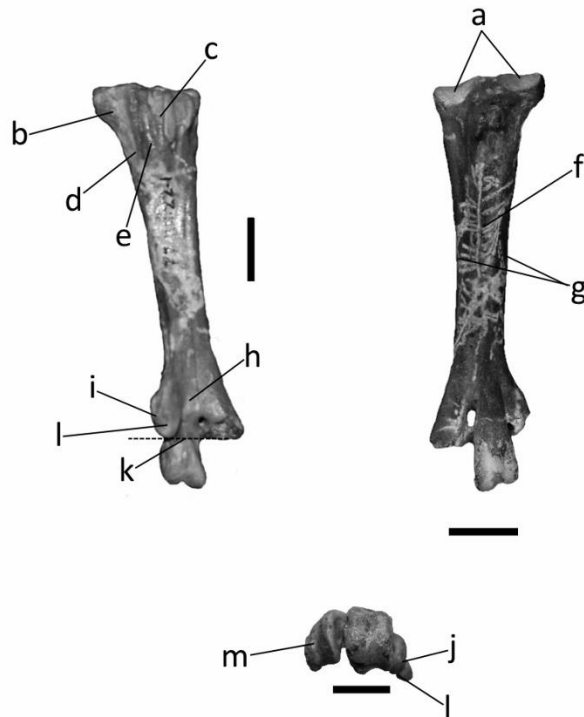


Figura 4.5. Tarsometatarsos asignados a *Cayaoa bruneti*. Escala 1 cm.

4.2.6. Coracoides

En la presente tesis se asigna a la especie *Cayaoa bruneti* el ejemplar MACN 12412. (figura 4.6)

Material cedido por Federico Agnolín. Coracoides derecho incompleto, consiste en el extremo omal parcialmente erodado y la mitad más cercana a la región omal del *corpus coracoidei*. El *processus procoracoideum* está enteramente ausente (a). El elemento es ligeramente mayor al de *Lophonetta specularioides*, aunque es desproporcionadamente mayor en la región del cuerpo del coracoides. El ángulo del *processus acrocoracoideus* con el del eje mayor del *corpus coracoidei* es igual al del resto de los Anatidae (b). La *facies articularis humeralis* (c) es más pequeña que la de *Dendrocygna viduata* y en general desproporcionadamente pequeña para el tamaño del resto del elemento. Por el contrario, la *cotyla scapularis* (d) es tan grande como la de *Cygnus melancoryphus*, es decir desproporcionadamente grande en relación a la *facies articularis humeralis* y al resto de la extremidad omal. El *sulcus m. supracoracoidei* no se halla excavado debajo de la *facies articularis humeralis* (e), al igual que en *Anas*, *Oxyura* y *Dendrocygna* y a diferencia de *Cygnus*, *Tachyeres* y *Lophonetta*.



Figura 4.6. Coracoides MACN 12412. Escala 1 cm.

Capítulo 5. Microanatomía del fémur

El objetivo del presente capítulo es analizar de manera cuantitativa y comparada, la microanatomía del fémur de *Cayaoa bruneti* y explorar potenciales relaciones con el modo de vida de la especie. Asimismo, se explora la misma condición en húmeros de diversos Anseriformes.

5.1. Introducción

Está demostrado que puede establecerse una fuerte asociación entre la microanatomía ósea y el modo de vida (Wall 1983; de Ricqlès y de Buffrènil 2001; Germain y Laurin 2005; Meier *et al.* 2013) y esta relación puede ser aplicada para inferir hábitos de vida en faunas extinguidas. Más aún, la microanatomía de los huesos largos de los amniotas en especial húmero, radio y en el caso de las Aves el tibiotarso, presenta una fuerte señal ecológica (Canoville y Laurin 2010).

Los huesos largos de las aves, en especial húmero y fémur, presentan en sus diáfisis una amplia cavidad medular y cortezas muy delgadas y compactas, conectadas entre sí por unos pocos puntales óseos o trabéculas que aumentan su resistencia frente al potencial colapso de las cortezas (De Margerie *et al.* 2005) sin formar hueso trabecular o esponjoso, es decir huesos con trabéculas anastomosadas y estructura de panal de abejas.

En términos generales, muchos amniotas buceadores tienen esqueletos más densos debido a un engrosamiento óseo. Esta característica no patológica, corresponde a una hipertrofia ósea que se observa en los miembros, vértebras y/o costillas (Houssaye 2009) y que se denomina “paquiostosis” (Abel 1912). Este término fue diferenciado por Nopcsa (1923) en dos procesos que pueden ocurrir de manera independiente o en combinación (de Ricqlès y de Buffrènil 2001; Kriloff *et al.* 2008). El primero corresponde a la paquiosstosis en sentido estricto, es un engrosamiento de la corteza producido por un aumento de la deposición de hueso periosteal (Fracillon-Vieillot *et al.* 1990). Como consecuencia de este proceso, el hueso en sección transversal conserva la cavidad medular pero su corteza es más ancha en el adulto que en los juveniles e incluso en comparación con los de adultos de otras especies, y en apariencia externa su volumen se incrementa (de Buffrènil y Rage 1993). El segundo proceso, la paquiosstosis en sentido laxo, se evidencia como un angostamiento de las cavidades internas (de Ricqlès y de Buffrènil 2001) producto de una osificación endocondral incompleta, inhibición en la remodelación ósea o una reducción de la reabsorción de hueso de la región medular (Houssaye 2009). En este caso la apariencia externa del

hueso no se ve afectada, pero en sección transversal la corteza es ancha y la cavidad medular exigua.

Domning y Buffrénil (1991) distinguen claramente a la paquiostosis en sentido estricto (o simplemente paquiostosis) de la paquiostosis sensu lato (llamada osteosclerosis), así como la combinación de ambos procesos o paquiosteosclerosis. Es esta nomenclatura es la que se adoptará a lo largo del presente capítulo.

Todos los ejemplos de aumento de densidad ósea en aves corresponden a osteosclerosis (Houssaye 2009). Estos no se restringen a un clado particular ni se distribuyen de manera uniforme en las aves. Por ejemplo, los niveles más altos de osteosclerosis se encuentran en aves buceadoras y no voladoras. En buceadoras propulsadas por las alas, la mayor osteosclerosis se observa en los fémures, húmeros y tarsometatarsos de pingüinos (Ksepka 2007; Meister 1962; Cerda *et al.* 2014) y probablemente en Plotóptéridos dentro de Pelecaniformes (Olson y Hasegawa 1979 comentan la extrema densidad de los huesos). En aves buceadoras propulsadas por los miembros posteriores, los niveles más altos se encuentran en los fémures de *Hesperornis regalis* y *Polarornis gregorii* (Chinsamy *et al.* 1998), ambas aves fósiles cretácicas. La primera pertenece al clado de las aves dentadas Hesperornithiformes (Ornithurae) del Cretácico del Hemisferio Norte, mientras la segunda presumiblemente sea un Gaviidae (Neornithes) del Hemisferio Sur. En estos casos, la sección transversal del hueso presenta una cavidad medular muy estrecha, con un ancho similar o menor al de la corteza (Chinsamy *et al.* 1998).

Marsá y colaboradores (2017) analizaron el grosor cortical del fémur de *Vegavis iai*, que resultó tener un grosor cortical superior al de la mayor parte de las aves, por lo que infirieron que tenía hábito buceador.

Habib y Ruff (2008) compararon el área cortical tanto en fémur como en húmero de diversas especies de aves, entre ellas pingüinos y cormoranes y encontraron que la osteosclerosis era mayor entre las buceadoras que entre las no buceadoras, inclusive en el cormorán no volador de las Galápagos, *Phalacrocorax harrisi*. Este último, aunque no presentaba un nivel de osteosclerosis en el fémur tan alto como el de pingüinos, si era significativamente mayor al de los *Phalacrocorax* voladores (Habib y Ruff 2008).

Estos trabajos serán discutidos según los resultados obtenidos de *Cayaoa bruneti* en el apartado correspondiente dentro del presente capítulo.

5.2. Metodología

5.2.1. Taxa utilizados

Se estudiaron fémures y húmeros de distintas especies, incluyendo estilopodios de aves buceadores, no buceadores, voladoras y no-voladoras pertenecientes principalmente al clado Anatidae, así como algunos no-anatidos. Además de la especie de estudio de la presente tesis, *Cayaoa bruneti*, se incluyeron: *Tachyeres leucocephalus*, *Tachyeres pteneres*, *Tachyeres patachonicus*, *Mergus serrator*, *Aythya affinis*, *Netta peposaca*, *Oxyura jamaicensis*, *Cygnus melancoryphus*, *Phalacrocorax magellanicus*, *Podiceps major*, *Larus sp.*, *Pygoscelis papua* y la especie extinguida *Crossvallia unienwillia*.

5.2.2. Escaneo por tomografía computada

Debido a que los materiales asignados a *Cayaoa bruneti* son escasos y las comparaciones por metodologías paleohistológicas son destructivas, se optó por acceder a la microanatomía mediante tomografía computada. Los elementos óseos fueron escaneados con un tomógrafo computado General Electric Bright Speed Hi Speed a 140 kV 300 mA (Hospital San Juan de Dios de La Plata, Argentina). Se obtuvieron cortes de 0.62 mm. En todos los casos se utilizó una cama de algodón para separar cada espécimen de la plataforma durante el escaneo. Las imágenes fueron guardadas en formato DICOM y analizadas con el software 3D Slicer 4.1.1 r20318 (Fedorov *et al.* 2012).

5.2.3. Análisis de sección transversal y toma de medidas

Para medir la osteosclerosis de los fémures y húmeros escaneados, se utilizó tanto el software Bone Profiler (Girondot y Laurin 2003) como la metodología de Espesor Óseo Relativo (EOR), esta última siguiendo a Smith y Clarke (2014), asumiendo que la mitad de la diáfisis representa una región morfológicamente equivalente en los diferentes taxones. Bone Profiler crea un parámetro adimensional que varía de cero a uno, llamado Compactación Observada (C), que es una medida de la superficie ósea en una sección transversal dada. El EOR se presenta como un porcentaje de espesor calculado con la siguiente fórmula:

$$\text{EOR} = [\text{Cv} + \text{Cd}/(\text{D}/100)]/2$$

donde C_v representa el espesor en mm de la corteza ventral, C_d el espesor en mm de la corteza dorsal y D el diámetro dorsoventral en mm. Si el valor de C se acerca a uno, el grado de compactación (en este caso osteosclerosis) es más alto. En el caso del EOR, a mayor porcentaje mayor grado de compactación.

Las medidas lineales fueron tomadas utilizando la función de “regla” del software 3D Slicer. Se tomó también EOR y C de una sección natural (no virtual) de *Cayaoa bruneti* (MLP 61 III-22-15).

5.3. Resultados

5.3.1. Osteosclerosis

En el caso del fémur, tanto la C como el EOR (tabla 5.1, figura 5.1) mostraron resultados similares. Todas las aves buceadoras presentan el fémur con cortezas óseas más espesas que los no buceadores. En promedio el valor de C en las especies buceadoras es de 0,239 más alta que en las no buceadoras, inclusive en el caso de *Netta peposaca* ($C = 0,545$, EOR = 19,47%) que dentro de los patos buceadores es una especie que prefiere alimentarse sumergiendo solo parcialmente el cuerpo en el agua y por ende considerada como relativamente poco buceadora (Livezey 1996b). También es mayor el valor de C y EOR en las especies no voladoras de *Tachyeres* (*T. leucocephalus* y *T. pteneres*) que en *Tachyeres patachonicus*, la única voladora dentro del género. Los valores mayores de C y EOR fueron los obtenidos para *Cayaoa bruneti* ($C = 0,99$ y EOR = 37%) alcanzando valores aún mayores que los del pingüino *Pygoscelis papua* ($C = 0,86$ y EOR = 33%). Por otra parte los resultados de la C y el EOR en el pingüino basal *Crossvallia unienwillia* fue menor ($C = 0,52$ y EOR = 20%).

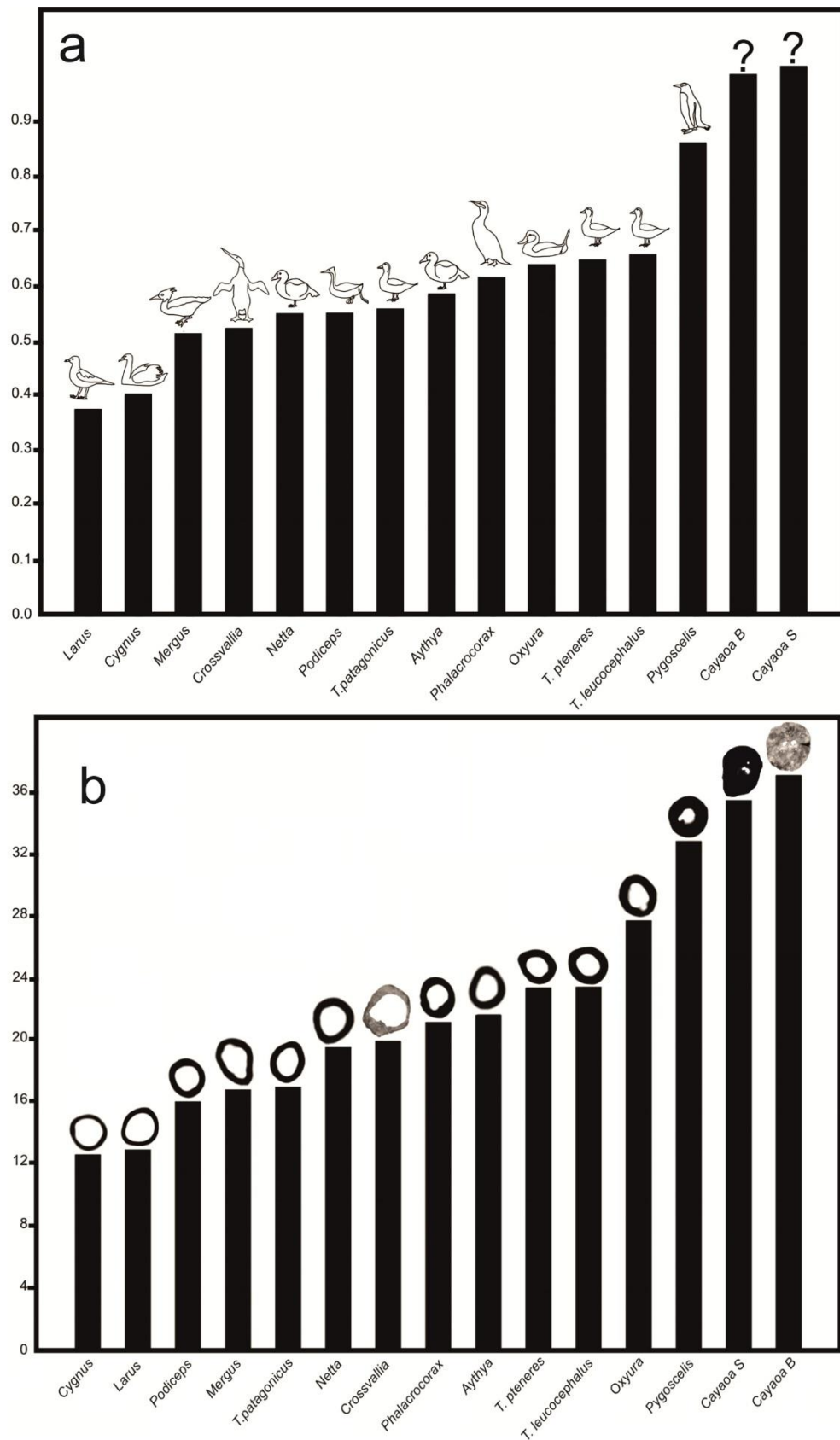


Figura 5.1. C (a) y EOR (b) del fémur de especies seleccionadas. Cayaoa S y B hacen referencia al corte natural y al tomograma respectivamente.

Tabla 5.1. C y EOR de especies estudiadas.

Individuo	Taxa	C	EOR
MLP 69-III-29-15	<i>Cayaoa bruneti</i> -Hueso-	0,985	37,1
MLP 69-III-29-13	<i>Cayaoa bruneti</i> -Tomograma-	0,999	35,45
MLP657	<i>Podiceps major</i>	0,547	16,97
MACN68424	<i>Netta peposaca</i>	0,545	19,47
MACN68400	<i>Oxyura jamaicensis</i>	0,636	27,81
MACN54477	<i>Mergus serrator</i>	0,509	16,74
MACN54416	<i>Tachyeres patachonicus</i>	0,552	16,04
MACN68554	<i>Tachyeres leucocephalus</i>	0,654	23,41
MACN68541	<i>Tachyeres pteneres</i>	0,645	23,35
MACN54788	<i>Aythya affinis</i>	0,581	21,60
MLP15	<i>Phalacrocorax magellanicus</i>	0,629	21,17
MLP 00-I-10-1	<i>Crossvallia unienwillia</i>	0,52	19,91
MLP927	<i>Pygoscelis papua</i>	0,858	32,83
MLP948	<i>Larus sp.</i>	0,372	12,84
MLP565	<i>Cygnus melancoryphus</i>	0,398	12,56

La C y el EOR del húmero de los Anatidae estudiados se incluyen en la tabla 5.2 y figura 5.2. Los valores del húmero de las distintas aves analizadas fueron similares entre sí, en comparación con lo que se observa en los valores del fémur. El menor valor se observa en la especie no buceadora *Cygnus melancoryphus* (C = 0,476 y EOR = 16,7%), dentro de los buceadores el menor valor lo presenta *Netta peposaca* (C = 0,484 y EOR = 15,67%), las especies no voladoras presentan valores medios: *Tachyeres pteneres* (C = 0,59 y EOR = 17,32%) y *Tachyeres leucocephalus* (C = 628 y EOR = 19,5%). El húmero con el valor más diferente es el de *Oxyura jamaicensis*, cuyo valor fue notablemente superior (C = 0,79 y EOR = 31,42%) al del resto.

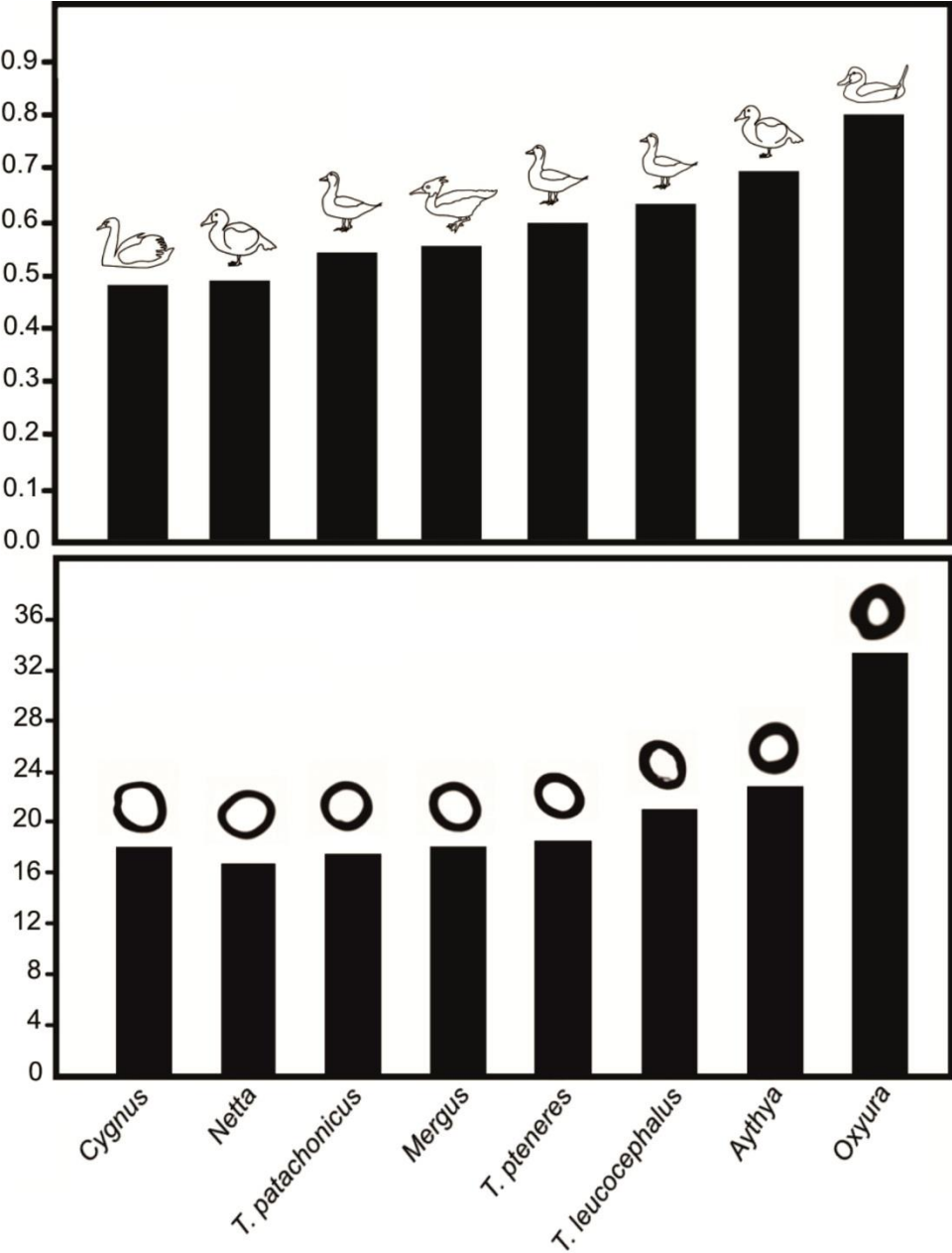


Figura 5.2. C y EOR del húmero de distintos Anatidae.

Tabla 5.2. C y EOR del húmero de Anatidae estudiados.

Individuo	Taxa	C	EOR
MLP 565	<i>Cygnus melancoryphus</i>	0,476	16,70
MACN 68424	<i>Netta peposaca</i>	0,484	15,67
MACN 54416	<i>Tachyeres patachonicus</i>	0,539	16,31
MACN 54477	<i>Mergus serrator</i>	0,546	16,96
MACN 68541	<i>Tachyeres pteneres</i>	0,594	17,32
MACN 68554	<i>Tachyeres leucocephalus</i>	0,628	19,52
MACN 54788	<i>Aythya affinis</i>	0,689	21,49
MACN 68400	<i>Oxyura jamaicensis</i>	0,794	31,42

5.3.2. Comparación entre Compactación y Espesor Óseo Relativo

Dado que el EOR tiene en consideración exclusivamente las cortezas óseas, la gran cantidad de trabéculas en las secciones de *Cayaoa bruneti* y *Pygoscelis papua* no pudo ser medida con esta técnica. Contrariamente, el Bone Profiler tiene en cuenta toda el área ocupada por hueso en la sección, incluyendo las trabéculas que atraviesan la médula. Como consecuencia, el resultado obtenido sobrestima el grosor cortical.

En *Oxyura jamaicensis*, el valor de EOR es relativamente mayor que su C, quizás debido a la forma heterogénea del área transversal del fémur (el EOR mide áreas específicas de la sección mientras que C mide toda el área ocupada por hueso). Dado que, como ya fue comentado, la estimación de corteza con el Bone Profiler trabaja con toda la sección transversal, C es un mejor estimador de la osteosclerosis en ese caso.

5.4. Discusión

Los valores del espesor cortical del fémur de *Cayaoa bruneti* aquí obtenidos fueron similares a *Hesperornis*, *Polarornis gregorii*, y a aquellos de los pingüinos recientes. Según Chinsamy y colaboradores (1998), el valor de espesor cortical de *Polarornis* es de 37% (valor de *Cayaoa bruneti*: 37,1%) y *Hesperornis* tendría un espesor similar, aunque el material estaba demasiado deformado como para proveer un porcentaje preciso. Habib y Ruff (2008) ofrecieron dos hipótesis alternativas para explicar el mayor espesor femoral del cormorán de las Galápagos comparado con sus contrapartes voladoras: La hipótesis 1, indica que la mayor área cortical es producto de una adaptación de las aves que perdieron el vuelo recientemente. En el caso de aves

que descienden de una línea de aves no voladoras (no-voladores antiguos, según Habib y Ruff 2008), como el caso de *Rhea*, los fémures presentan cortezas delgadas pero los miembros posteriores crecen en área transversal. De esta manera, al perder el vuelo, un linaje aviano atravesaría una etapa de ensanchamiento cortical (en la que se encuentra *Phalacrocorax harrisi*) para luego dar lugar a una etapa de ensanchamiento de todo el hueso, quedando entonces la corteza relativamente delgada. Ésta última es la etapa en la que se encontraría *Rhea*. Este aumento de la corteza respondería a necesidades mecánicas dado que un ave no-voladora es una caminadora obligada.

La hipótesis 2 por el contrario, indica que una mayor área cortical sería el resultado de la pérdida del vuelo, sumado al comportamiento buceador. Según esta explicación, la pérdida de la capacidad de vuelo modifica la presión de selección a favor de huesos livianos que fomenta la preservación filética de huesos neumáticos, y permite que otras presiones vinculadas al buceo actúen sobre los huesos, por ejemplo, aquellas que disminuyen la flotabilidad.

El alto espesor del fémur de *Cayaoa bruneti* (semejante al de los pingüinos actuales, tabla 5.1) no acuerda con lo esperado según la primera hipótesis. Esto se debe a las proporciones de los miembros, que son muy distintas a las de otros patos no voladores podría ser tomado como un no-volador antiguo (según la terminología de Habib y Ruff 2008), sin embargo, presenta características opuestas a las de *Rhea*, miembros posteriores no necesariamente anchos y el espesor cortical del fémur mucho mayor que el del cormorán de las Galápagos (y que el espesor de los *Tachyeres* no-voladores). Las mencionadas características de *Cayaoa bruneti* se adecúan mejor con la con la hipótesis que afirma que la pérdida de la capacidad de vuelo modifica la presión selectiva que fomenta la preservación filética de huesos neumáticos y permite que las presiones que disminuyen la flotabilidad, vinculadas al buceo, actúen sobre los huesos.

Smith y Clarke (2014) encontraron dos situaciones distintas en el desarrollo de la osteosclerosis del húmero de algunos Pan-Alcidae no voladores. La del Alca grande extinta en tiempos históricos *Pinguinus* que habitó la costa pacífica de América del Norte desde el Mioceno tardío al Pleistoceno temprano (Smith 2011) era cercana a la de los pingüinos actuales. Por otro lado, la osteosclerosis del fémur de otros Mancallinae de gran tamaño y no voladores parientes de las alcas actuales, era más cercana a la osteosclerosis de las aves voladoras, Smith y Clarke (2014) atribuyeron el incremento en compactación de los miembros anteriores no a la presión selectiva contraria a la flotabilidad, sino como parte del aumento en rigidez de las alas en su transformación a aletas. En otras palabras, las transformaciones en los miembros anteriores que llevaron a la pérdida de vuelo en los Pan-Alcidae también los habrían llevado a tener una mayor densidad ósea. Dado que los miembros posteriores de los buceadores propulsados por

las patas no son rígidos sino articulados como los del resto de las aves, la explicación más robusta para el grosor cortical es la selección positiva hacia contrarrestar la flotabilidad, habiendo sido liberados de las restricciones impuestas por el vuelo. La osteosclerosis del fémur en aves buceadoras no-voladoras, tanto aquellas propulsadas por las alas como las que utilizan las patas, aparentemente es una de las consecuencias de la pérdida de vuelo sumada al comportamiento buceador, viéndose los extremos en esta tendencia en los pingüinos actuales, *Hesperornis regalis* (Chinsamy *et al.* 1998) y en *Cayaoa bruneti* (De Mendoza y Tambussi 2015).

Chinsamy y colaboradores (1998) encontraron que el grosor cortical en *Polarornis gregorii* era significativamente mayor (37%) que el de las aves buceadoras modernas y de un nivel semejante al encontrado en pingüinos actuales (31%) y sugirieron que esta osteosclerosis conspicua señalaría su incapacidad de volar. Los resultados obtenidos aquí están en plena concordancia con esa hipótesis. *Chendytes lawi*, un anátido buceador no-volador extinto del Pleistoceno-Holoceno (Miller 1925) que comparte las mismas proporciones en los miembros que *Cayaoa bruneti* (ver Livezey 1993 para explorar las proporciones de *Chendytes* y otros Anatidae), es probable que también comparta un grado de osteosclerosis similar al de *Cayaoa* o los pingüinos, pero todavía no se ha estudiado su microanatomía en detalle.

Según estos resultados, *Cayaoa* habría sido un buceador con una masa corporal incrementada mediante osteosclerosis. Este incremento en su masa corporal actuaría como un sistema pasivo de control (Taylor 2000; Krilloff *et al.* 2008) para contrarrestar la flotabilidad (Cook *et al.* 2010). La flotabilidad también depende del tamaño corporal y la cantidad de aire retenido en el cuerpo (Cook *et al.* 2010). Los animales pequeños tienden a retener proporcionalmente más aire en los pulmones que los animales grandes y por lo tanto atraviesan mayores dificultades al sumergirse. Muchas aves a su vez, reducen la flotabilidad mediante la ingesta deliberada de pequeñas rocas (Taylor 1993, Wings 2007) lo cual no ha podido ser confirmado por el momento en *Cayaoa bruneti*.

5.5. Conclusiones

El aumento de grosor cortical, sea tanto por paquiostosis como por osteosclerosis (o paquiostosis en sentido laxo), es un fenómeno recurrente en amniotas adaptados secundariamente al ambiente acuático (Houssaye 2009).

Una de las características compartidas por todas las aves buceadoras vivientes o extintas, es un mayor grado de osteosclerosis que el encontrado en especies no-

buceadoras. Niveles altos de densidad ósea facilitan la sumersión, en consecuencia un ave buceadora se beneficiará con un mayor grado de osteosclerosis. En el caso de aves con capacidades buceadoras y voladoras, pero en las cuales el vuelo sea una habilidad neutral en su supervivencia, la presión de selección a favor de la osteosclerosis podría verse favorecida muy rápidamente. Incluso con un detrimento marcado de la capacidad de vuelo e incluso su imposibilidad.

La osteosclerosis en el fémur de las aves buceadoras propulsadas por los miembros posteriores y de aves voladoras fue observada como variante en un rango valores de C entre 0,5 y 0,6. El mismo puede ser entendido como una solución de compromiso entre los beneficios de la osteosclerosis asociado al hábito buceador y sus limitaciones para el hábito volador. Según Taylor (2000) el incremento en masa ósea daría más ventajas que desventajas en animales no muy rápidos en su natación o a los cuales se les dificultan las inmersiones muy profundas. En aves buceadoras propulsadas por las patas y no voladoras el grado de osteosclerosis del fémur es particularmente alto, como se observa en las especies no-voladoras del género *Tachyeres*. Aunque las especies no voladoras de *Tachyeres* presentan un grado de osteosclerosis del fémur mayor que la especie voladora congénica ($C = 0,552$ en *Tachyeres patachonicus*, contra $C = 0,645$ en *Tachyeres pteneres* y $C = 0,654$ en *Tachyeres leucocephalus*) estos valores están claramente más próximos a las especies voladoras que a los valores observados para *Cayaoa bruneti* y los pingüinos.

Es posible considerar que alrededor de $C = 0,6$ se ubicaría el límite de osteosclerosis femoral que separa aves buceadoras voladoras de no-voladoras. De esta manera, se observa que la osteosclerosis en aves voladoras no-buceadoras, buceadoras y buceadoras no-voladoras no es una condición que pueda definirse como estados de presencia/ausencia sino como un gradiente de aumento de compactación ósea, en el que se pueden establecer arbitrariamente límites numéricos. En el caso de los Anseriformes, C =hasta 0,5 para no buceadores, entre 0,5 y 0,6 para buceadores voladores y más de 0,6 para buceadores no-voladores. Sin embargo, en algunos casos como *Cayaoa bruneti*, *Hesperornis* y pingüinos, se dan casos de huesos altamente osteoscleróticos. La liberación de las restricciones impuestas por el vuelo habría permitido el incremento en el grado de compactación ósea durante la historia evolutiva de *Cayaoa bruneti*.

Capítulo 6. Revisión de la asignación de los restos referidos a *Cayaoa bruneti*

6.1. Introducción

La primera parte de esta tesis estuvo dedicada a la descripción de las piezas aisladas asignadas a *Cayaoa bruneti*. En este apartado se pretende criticar dicha asignación para después analizar el organismo integrado por la totalidad de los elementos cuya asignación fue confirmada.

En el trabajo original de descripción del género y la especie *Cayaoa bruneti*, Tonni (1979) distingue a los tarsometatarsos MLP 77-XII-22-2 (mitad proximal de tarsometatarso izquierdo) y 77-XII-22-3 (extremo distal de tarsometatarso derecho) del holotipo MLP 77-XII-22-1 por dos caracteres observables por su posición tan solo en MLP 77-XII-22-2:

- 1) *Eminentia intercotylaris* proporcionalmente más robusta.
- 2) *Crista hypotarsalis lateralis* con una mayor inclinación lateral, según se observa en vista proximal.

Estos caracteres sumados a la diferencia de tamaño (más pronunciada en MLP 77-XII-22-3) lo llevaron a acotar la asignación a nivel de especie de exclusivamente el material tipo y asignar a los otros dos materiales tan solo a nivel genérico (Tonni 1979).

Noriega *et al.* (2008) presentaron un conjunto de restos asociados entre sí procedentes de las proximidades de la localidad tipo, y del mismo nivel estratigráfico que el holotipo de *Cayaoa bruneti*, a los que asignaron en base a la semejanza general de los tarsometatarsos y la coincidencia de tamaño de los elementos del miembro posterior. Además, designaron como paratipos los restos que Tonni (1979) había determinado hasta nivel genérico. De esta manera, Noriega *et al.* (2008) asignan los siguientes restos a la especie:

Miembros anteriores

-Húmeros: MPEF-PV-3100 a 3103 (parciales)

-Carpometacarpos: MPEF-PV-3104 y 3105 (derecho e izquierdo)

Miembros posteriores

-Fémures: MPEF-PV-3106 a 3114 (parciales), MLP 71-VII-14-4, 71-VII-14-7 (epífisis distales derechas), 69-III-29-13, 69-III-29-15 y 69-III-29-24 (epífisis distales izquierdas)

-Tibiotarsos: MPEF-PV-3115 (izquierdo casi completo); MPEF-PV-3121 (juvenil casi completo), MLP 69-III-29-10 (epífisis proximal de tibiotarso derecho), MPEF-PV-3116 a 3120 (parciales).

-Tarsometatarsos: MPEF-PV-3122 (izquierdo completo); MPEF-PV-3123 (izquierdo sin la tróclea para el dígito IV); MLP 77-XII-22-3, MPEF-PV-3124 a 3126 (epífisis distal de derecho); MPEF-PV-3127 (fragmento proximal de derecho).

A su vez, en esta tesis se describe el coracoides MACN 12412 y el húmero MPEF-PV-1993. En el presente capítulo se revisará la asignación de los restos realizada por Noriega *et al.* (2008) y se justificará la asignación del coracoides y el húmero a la misma especie.

6.2. Metodología

Dado que una de las razones principales de Tonni (1979) para no sumar a *Cayaoa bruneti* a los tarsometatarsos MLP 77-XII-22-2 y 77-XII-22-3 es su notoria diferencia de tamaño, se comparará la variación intraespecífica de tamaños de estos tarsometatarsos con la observable en otras especies de Anatidae mediante medidas del largo total y anchos proximal y distal. Se obtienen los promedios de cada medida por especie, el desvío estándar y el coeficiente de variación, que es un estadístico adimensional que resulta de la división del desvío estándar sobre el promedio y que

permite comparar la dispersión de medidas entre elementos de tamaños muy distintos. A su vez, se comparará la relación entre el ancho proximal del tarsometatarso y el distal del tibiotarso, y la relación entre la superficie proximal del tibiotarso y la distal del fémur, con las observables en otras especies de Anatidae, también mediante medidas lineales. Con estas medidas se comparará la proporción entre el ancho de superficies articulares contiguas de distintos elementos en distintos individuos y en promedio entre las especies, así como las diferencias máximas dentro de las distintas especies, dividiendo del par de epífisis contiguas la que es consistentemente de menor tamaño sobre la consistentemente mayor (Tibiotarso proximal/Fémur distal). Se asume que si las diferencias en *Cayaoa bruneti* están dentro de los límites observados en otras especies, las diferencias de tamaño entre los elementos no justificarían la decisión de crear una nueva especie.

Del miembro anterior, se comparará la razón entre el largo total del húmero y el del carpometacarpo en *Cayaoa* con el de otros Anatidae para observar si coincide con lo que se observa en otras especies. De igual manera, se compara el tamaño del *caput humeri* con el de la *facies articularis humeralis* del coracoides para observar si las diferencias de tamaño entre estos elementos contiguos están dentro del rango esperado para Anatidae.

Finalmente se describen dos nuevos elementos asignables a la especie, epífisis proximal de húmero derecho MPEF-PV-1993 y tarsometatarso izquierdo MPEF-PV-10888.

6.3. Resultados

6.3.1. Medidas de tarsometatarso

Las tablas 6.1, 6.2 y 6.3 muestran todas las medidas en milímetros tomadas a distintas especies de Anatidae. En las mismas se observa que el rango de variación de tamaño en *Cayaoa bruneti* está dentro de los parámetros habituales en las especies actuales de Anatidae, por lo que no se justificaría segregar a los tarsometatarsos entre distintas especies por el factor tamaño. La menor variación entre las medidas tomadas (coeficiente de variación menor a 0,01) se halla en el largo total de *Anas cyanoptera*, y en el ancho proximal y distal de *Netta peposaca* y la mayor (coeficiente de variación

0,16) en el ancho distal de *Dendrocygna bicolor*. Los valores de coeficiente de variación en *Cayaoa bruneti* fueron 0,08 para el largo total, 0,04 para el ancho proximal y 0,1 para el ancho distal, es decir todos valores dentro de los márgenes de variación y, salvo en el caso del ancho distal, cercanos a los valores medios.

Tabla 6.1. Largo total (mm) en tarsometatarsos de Anseriformes seleccionados, a la derecha valores promedio, desvío estándar (DS) y Coeficiente de variación (CV).

Especie	Largo total tarsometatarso	Promedio	DS	CV
<i>A brasiliensis</i>	33,24; 35,19; 34,1; 34,82	34,34	0,86	0,03
<i>Anas cyanoptera</i>	36,53; 36,11	36,32	0,30	0,01
<i>Anas flavirostris</i>	34,18; 30,1; 33,03; 32,62; 35,7; 34,18; 33,86; 32,61	33,29	1,64	0,05
<i>Anas georgica</i>	38,73; 39,92; 41,14; 42,6; 40,44; 39,57; 40,83; 42,85; 37,89	40,44	1,64	0,04
<i>Anas platyrhynchos</i>	43,59; 46,08	44,84	1,76	0,04
<i>Anas sibilatrix</i>	38,93; 42,07; 40,42; 40,67; 38,89; 40,76; 40,52; 40,98; 41,1; 42,86; 39,19; 40,42	40,57	1,19	0,03
<i>Anas versicolor</i>	34,81; 35,52; 40,47; 34,5	36,33	2,80	0,08
<i>Branta canadensis</i>	101,72; 94,64	98,18	5,01	0,05
<i>Cayaoa bruneti</i>	65,25; 68,88; 76,23	70,12	5,59	0,08
<i>Chauna torquata</i>	193,18; 126,2; 116,4; 122,26	139,51	36,01	0,26
<i>Ch. picta</i>	85,44; 84,79; 81,87; 85,28; 86,41	84,76	1,72	0,02
<i>Ch. poliocephala</i>	69,35; 70,56	69,96	0,86	0,01
<i>Co. coscoroba</i>	108,22; 101,92; 105,08	105,07	3,15	0,03
<i>C. melancorymorphus</i>	88,19; 83,7; 86,86; 79,93; 91,21	85,98	4,32	0,05
<i>D. bicolor</i>	57,35; 51,89; 51,57	53,60	3,25	0,06
<i>D. viduata</i>	60,56; 53,48; 49,91; 52,1	54,01	4,61	0,09
<i>L. specularioides</i>	49,9; 49,13; 48,96; 49,28; 47,23; 45,9; 42,54; 49,23; 50,27	48,05	2,47	0,05
<i>Netta peposaca</i>	42,4; 44,43	43,42	1,44	0,03
<i>O. jamaicensis</i>	31,14; 34,09	32,62	2,09	0,06
<i>T. leucocephalus</i>	69,23; 65,3; 63,5; 66,34; 61,99	65,27	2,77	0,04
<i>T. patachonicus</i>	59,51; 62,84	61,18	2,35	0,04

Tabla 6.2. Ancho proximal (mm) en tarsometatarsos de Anatidae seleccionados, a la derecha valores promedio, desvío estándar (DS) y coeficiente de variación (CV).

Especie	Ancho proximal tarsometatarso	Promedio	DS	CV
<i>A brasiliensis</i>	6,97; 6,85; 7,16; 7,35	7,08	0,22	0,03
<i>Anas cyanoptera</i>	7,16; 6,82	6,99	0,24	0,03
<i>Anas flavirostris</i>	7,06; 6,53; 6,82; 6,6; 7,28; 7,08; 7,27; 5,83	6,81	0,49	0,07
<i>Anas georgica</i>	8,09; 7,14; 8,24; 8,42; 8,53; 8,28; 8,33; 8,32; 8,14	8,17	0,41	0,05
<i>Anas platyrhynchos</i>	9,92; 9,6	9,76	0,23	0,02
<i>Anas sibilatrix</i>	8,66; 8,44; 8,78; 8,2; 8,7; 8,55; 9,21; 8,36; 8,7; 8,6; 8,46; 8,53	8,60	0,25	0,03
<i>Anas versicolor</i>	7,6; 7,74; 9,08; 7,5	7,98	0,74	0,09
<i>Branta canadensis</i>	20,57; 18,66	19,62	1,35	0,07
<i>Cayaa bruneti</i>	17,25; 18,21	17,73	0,68	0,04
<i>Chauna torquata</i>	24,06; 23,46; 25,38; 22,87	23,94	1,07	0,04
<i>Ch. picta</i>	16,63; 15,28; 16,2; 16,73; 17,18	16,40	0,72	0,04
<i>Ch. poliocephala</i>	14,03; 17,18	15,61	2,23	0,14
<i>Co. coscoroba</i>	21,73; 22,34; 21,51	21,86	0,43	0,02
<i>C. melancorymorphus</i>	18,16; 17,24; 19,1; 16,27; 19,04	17,96	1,21	0,07
<i>D. bicolor</i>	10,94; 9,36; 10,19	10,16	0,79	0,08
<i>D. viduata</i>	9,94; 9,51; 9,41; 9,22	9,52	0,30	0,03
<i>L. specularioides</i>	10,68; 10,31; 10,84; 10,5; 9,92; 9,97; 9,44; 10,37; 10,39	10,27	0,43	0,04
<i>Netta peposaca</i>	9,35; 9,23	9,29	0,08	0,01
<i>O. jamaicensis</i>	7,77; 8,38	8,08	0,43	0,05
<i>T. leucocephalus</i>	16,77; 17,01; 16,61; 16,49; 16,06	16,59	0,35	0,02
<i>T. patachonicus</i>	14,85; 15,48	15,17	0,45	0,03

Tabla 6.3. Ancho distal (mm) en tarsometatarsos de Anatidae seleccionados, a la derecha valores promedio, desvío estándar (DS) y coeficiente de variación (CV).

Especie	Ancho distal de tarsometatarso	Promedio	DS	CV
<i>A brasiliensis</i>	6,5; 6,87; 7,17; 7,15	6,923	0,313	0,045
<i>Anas cyanoptera</i>	6,77; 6,99	6,880	0,156	0,023
<i>Anas flavirostris</i>	6,53; 6,56; 6,24; 6,01; 7; 7,45; 7,1; 6,25	6,643	0,496	0,075
<i>Anas georgica</i>	7,96; 9,16; 8,59; 8,87; 8,13; 8,46; 8,5; 8,3; 8,63	8,511	0,365	0,043
<i>Anas platyrhynchos</i>	9,64; 8,85	9,245	0,559	0,060
<i>Anas sibilatrix</i>	8,58; 8,08; 8,65; 8,48; 8; 9,19; 8,73; 8,29; 7,99; 9,18; 8,29; 8,33	8,483	0,407	0,048
<i>Anas versicolor</i>	6,71; 7,54; 9,05; 7,48	7,695	0,979	0,127
<i>Branta canadensis</i>	20,29; 19,12	19,705	0,827	0,042
<i>Cayaoa bruneti</i>	16,46; 19,23	17,845	1,959	0,110
<i>Chauna torquata</i>	25,65; 22,85; 23,51; 24,69	24,175	1,243	0,051
<i>Ch. picta</i>	17,61; 18,3; 17,21; 18,13; 18,06	17,862	0,445	0,025
<i>Ch. poliocephala</i>	15,73; 18,06	16,895	1,648	0,098
<i>Co. coscoroba</i>	22,44; 22,86; 21,83	22,377	0,518	0,023
<i>C. melancorymorphus</i>	15,95; 14,63; 16,1; 14,91; 16,81	15,680	0,897	0,057
<i>D. bicolor</i>	12,73; 9,6; 9,96	10,763	1,713	0,159
<i>D. viduata</i>	10,31; 9,81; 8,96; 9,3	9,595	0,591	0,062
<i>L. specularioides</i>	10,89; 10,32; 10,34; 9,78; 9,97; 9,85; 9,16; 10,28; 10,24	10,092	0,480	0,048
<i>Netta peposaca</i>	8,78; 8,7	8,740	0,057	0,006
<i>O. jamaicensis</i>	7,02; 6,89	6,955	0,092	0,013
<i>T. leucocephalus</i>	17,7; 16,25; 15,19; 15,48; 14,75	15,874	1,158	0,073
<i>T. patachonicus</i>	14,95; 12,96	13,955	1,407	0,101

6.3.2. Medidas de epífisis de huesos del miembro posterior

Las medidas tomadas en epífisis de huesos del miembro posterior y los índices comparativos se muestran en las tablas 6.4. y 6.5. La proporción tibiotarso sobre fémur en el promedio de especies varían en un rango entre 0,74 en *Aythya affinis* y 0,92 en *Anas bahamensis*. *Cayaoa bruneti* presenta un valor de 0,9.

El rango de tibiotarso sobre fémur en individuos adquiere una dispersión escasamente mayor, con un máximo de 0,92 en *Anas bahamensis* y un mínimo de 0,78 en *Chloephaga picta*. Como en *Cayaoa* cada individuo conocido es un elemento aislado, este valor no puede ser obtenido para su comparación.

En el rango de la mayor diferencia (menor valor de tibiotarso sobre mayor valor de fémur), en *Cygnus melancoryphus*, que es 0,75. El mayor valor, equivalente a la menor diferencia, lo presenta *Anas bahamensis* con 0,92. *Cayaoa bruneti* presenta un valor de 0,84.

Tabla 6.4. medidas y promedios de las epífisis distales del fémur (FD) y y epífisis proximales de tibiotarso (TP).

Individuo	Spp	FD(mm)	TP(mm)	PROM FD	PROM TP
MLP85	<i>Aix galericulata</i>	8,89	7,87	8,89	7,87
MLP354	<i>Anas bahamensis</i>	8,94	8,22	8,94	8,22
MACN68395	<i>Anas geórgica</i>	9,56	7,94	9,38	7,92
MACN68387	<i>Anas geórgica</i>	9,19	7,90	-	-
MLP86	<i>Anas sibilatrix</i>	9,47	7,81	9,70	8,06
MACN68414	<i>Anas sibilatrix</i>	10,12	7,98	-	-
MACN68416	<i>Anas sibilatrix</i>	9,51	8,40	-	-
69-III-29-13/69-III-29-10	<i>Cayaoa bruneti</i>	18,69	17,38	19,37	17,38
69-III-29-15/69-III-29-11	<i>Cayaoa bruneti</i>	20,70	17,38	-	-
69-III-29-24/69-III-29-12	<i>Cayaoa bruneti</i>	18,88	17,38	-	-
71-VII-14-4/ 69-III-29-10	<i>Cayaoa bruneti</i>	20,18	17,38	-	-
71-VII-14-7/ 69-III-29-10	<i>Cayaoa bruneti</i>	18,39	17,38	-	-
MLP568	<i>Chloephaga picta</i>	18,59	16,27	19,73	16,29
MACN14479	<i>Chloephaga picta</i>	20,99	16,34	-	-
MACN14501	<i>Chloephaga picta</i>	19,61	16,25	-	-
MLP565	<i>Cyg. melancoryphus</i>	18,16	15,61	17,91	15,23
MACN68716	<i>Cyg. melancoryphus</i>	19,80	15,01	-	-
MLP688	<i>Cyg. melancoryphus</i>	17,65	14,84	-	-
MLP88	<i>Dendro. viduata</i>	10,32	8,28	10,32	8,28
MLP869	<i>Loph. specularioides</i>	11,71	10,16	11,19	9,73
MACN68445	<i>Loph. specularioides</i>	10,26	9,25	-	-
MACN68493	<i>Loph. specularioides</i>	11,14	9,46	-	-
MACN68556	<i>Loph. specularioides</i>	11,65	10,03	-	-
CICTERRA 976	<i>Oxyura vittata</i>	7,81	6,80	7,81	6,80
MACN14437	<i>Tach. leucocephalus</i>	19,02	15,48	17,44	14,97
MACN52862	<i>Tach. leucocephalus</i>	16,81	14,56	-	-
MACN52863	<i>Tach. leucocephalus</i>	16,49	14,86	-	-
MACN14381	<i>Tach. patachonicus</i>	18,76	16,13	18,76	16,13
MACN68401	<i>Ch. poliocephala</i>	17,18	13,73	16,58	13,48
MACN68575	<i>Ch. poliocephala</i>	15,98	13,23	-	-
MACN54813	<i>Am. brasiliensis</i>	7,85	6,76	8,06	6,79
MACN54812	<i>Am. brasiliensis</i>	7,86	6,35	-	-

Tabla 6.4 (continuación). medidas y promedios de las epífisis distales del fémur (FD) y y epífisis proximales de tibiotarso (TP).

MACN61815	<i>Am. brasiliensis</i>	8,48	7,25	-	-
MACN54787	<i>Branta canadensis</i>	22,48	17,88	21,99	17,67
MACN54725	<i>Branta canadensis</i>	21,49	17,45	-	-
MACN68388	<i>Anas flavirostris</i>	8,30	6,95	8,01	6,53
MACN68261	<i>Anas flavirostris</i>	7,72	6,10	-	-
MACN68872	<i>Aix sponsa</i>	9,17	7,42	9,17	7,42
MACN54811	<i>Dendrocygna bicolor</i>	11,07	8,32	10,56	8,47
MACN54459	<i>Dendrocygna bicolor</i>	10,04	8,62	-	-
MACN54735	<i>Somateria mollissima</i>	14,19	10,95	14,19	10,95
MACN54788	<i>Aythya affinis</i>	9,74	7,19	9,74	7,19
MACN68424	<i>Netta peposaca</i>	10,26	8,28	10,26	8,28
MACN54477	<i>Mergus serrator</i>	11,71	9,27	11,71	9,27
MACN68692	<i>Cosc. coscoroba</i>	22,30	17,61	22,30	17,61
MACN54517	<i>Oxyura jamaicensis</i>	8,29	6,87	8,58	7,22
MACN54478	<i>Oxyura jamaicensis</i>	8,86	7,57	-	-
MACN54706	<i>Nomonyx dominicus</i>	7,53	6,04	7,53	6,04

Tabla 6.5. Diferencias entre fémur distal (F) y y tibiotarso proximal (T) entre promedios (1), entre individuos (2) y entre el mayor y menor (3).

Individuo	Spp	T/F 1	T/F 2	T/F 3
MLP85	<i>Aix galericulata</i>	0,89	0,89	0,89
MLP354	<i>Anas bahamensis</i>	0,92	0,92	0,92
MACN68395	<i>Anas georgica</i>	0,84	0,83	0,83
MACN68387	<i>Anas georgica</i>	-	0,86	-
MLP86	<i>Anas sibilatrix</i>	0,83	0,82	0,77
MACN68414	<i>Anas sibilatrix</i>	-	0,79	-
MACN68416	<i>Anas sibilatrix</i>	-	0,88	-
69-III-29-13/69-III-29-10	<i>Cayaoa bruneti</i>	0,90	0,93	0,84
69-III-29-15/69-III-29-11	<i>Cayaoa bruneti</i>	-	0,84	-
69-III-29-24/69-III-29-12	<i>Cayaoa bruneti</i>	-	0,92	-
71-VII-14-4/69-III-29-10	<i>Cayaoa bruneti</i>	-	0,86	-
71-VII-14-7/69-III-29-10	<i>Cayaoa bruneti</i>	-	0,95	-
MLP568	<i>Chloephaga picta</i>	0,83	0,88	0,77
MACN14479	<i>Chloephaga picta</i>	-	0,78	-
MACN14501	<i>Chloephaga picta</i>	-	0,83	-
MLP565	<i>Cygnus melancoryphus</i>	0,85	0,86	0,75
MACN68716	<i>Cygnus melancoryphus</i>	-	0,76	-
MLP688	<i>Cygnus melancoryphus</i>	-	0,84	-
MLP88	<i>Dendrocygna viduata</i>	0,80	0,80	0,80

Tabla 6.5 (continuación). Diferencias entre fémur distal (F) y y tibiotarso proximal (T) entre promedios (1), entre individuos (2) y entre el mayor y menor (3).

MLP869	<i>Lophonetta specularioides</i>	0,87	0,87	0,79
MACN68445	<i>Lophonetta specularioides</i>	-	0,90	-
MACN68493	<i>Lophonetta specularioides</i>	-	0,85	-
MACN68556	<i>Lophonetta specularioides</i>	-	0,86	-
CICTERRA 976	<i>Oxyura vittata</i>	0,87	0,87	0,87
MACN14437	<i>Tachyeres leucocephalus</i>	0,86	0,81	0,77
MACN52862	<i>Tachyeres leucocephalus</i>	-	0,87	-
MACN52863	<i>Tachyeres leucocephalus</i>	-	0,90	-
MACN14381	<i>Tachyeres patachonicus</i>	0,86	0,86	0,86
MACN68401	<i>Chloephaga poliocephala</i>	0,81	0,80	0,77
MACN68575	<i>Chloephaga poliocephala</i>	-	0,83	-
MACN54813	<i>Amazonetta brasiliensis</i>	0,84	0,86	0,75
MACN54812	<i>Amazonetta brasiliensis</i>	-	0,81	-
MACN61815	<i>Amazonetta brasiliensis</i>	-	0,85	-
MACN54787	<i>Branta canadensis</i>	0,80	0,80	0,78
MACN54725	<i>Branta canadensis</i>	-	0,81	-
MACN68388	<i>Anas flavirostris</i>	0,81	0,84	0,73
MACN68261	<i>Anas flavirostris</i>	-	0,79	-
MACN68872	<i>Aix sponsa</i>	0,81	0,81	-
MACN54811	<i>Dendrocygna bicolor</i>	0,80	0,75	0,75
MACN54459	<i>Dendrocygna bicolor</i>	-	0,86	-
MACN54735	<i>Somateria mollissima</i>	0,77	0,77	0,77
MACN54788	<i>Aythya affinis</i>	0,74	0,74	0,74
MACN68424	<i>Netta peposaca</i>	0,81	0,81	0,81
MACN54477	<i>Mergus serrator</i>	0,79	0,79	0,79
MACN68692	<i>Coscoroba coscoroba</i>	0,79	0,79	0,79
MACN54517	<i>Oxyura jamaicensis</i>	0,84	0,83	0,78
MACN54478	<i>Oxyura jamaicensis</i>	-	0,85	-
MACN54706	<i>Nomonyx dominicus</i>	0,80	0,80	0,80

6.3.3. Largo de los huesos del miembro anterior

Las medidas tomadas de los huesos del miembro anterior se muestran en las tablas 6.6 y 6.7. El menor valor de carpometacarpo respecto del húmero (tabla 6.6) encuentra en *Cayaoa bruneti*, de 0,4. El valor que le sigue es de 0,47-0,49 en *Cygnus melancoryphus* y 0,49 en *Oxyura vittata*, *O. jamaicensis* y *Nomonyx dominicus*, que constituyen el límite menor de un rango que termina en *Aix sponsa* con 0,67 y *Aix galericulata* con 0,65.

Tabla 6.6. Relación entre el húmero (H) y el carpometacarpo (CM).

Individuo	Especie	Largo H	Largo CM	CM/H
MLP565	<i>C. melancoryphus</i>	215,86	100,90	0,47
MACN68716	<i>C. melancoryphus</i>	210,26	101,89	0,48
MLP688	<i>C. melancoryphus</i>	196,43	96,27	0,49
CICTERRA 976	<i>Oxyura vittata</i>	67,12	32,85	0,49
MLP869	<i>L. specularioides</i>	92,83	55,93	0,60
MACN68445	<i>L. specularioides</i>	89,05	54,34	0,61
MACN68493	<i>L. specularioides</i>	96,04	58,10	0,60
MACN68556	<i>L. specularioides</i>	92,37	55,67	0,60
MLP88	<i>D. viduata</i>	99,80	55,51	0,56
MLP85	<i>Aix galericulata</i>	70,28	45,75	0,65
MACN14381	<i>T. patachonicus</i>	127,47	66,39	0,52
MACN14437	<i>T. leucocephalus</i>	123,39	66,26	0,54
MACN52862	<i>T. leucocephalus</i>	115,51	61,42	0,53
MACN52863	<i>T. leucocephalus</i>	113,19	61,23	0,54
MLP806	<i>Chauna torquata</i>	207,02	107,72	0,52
MACN68387	<i>Anas georgica</i>	83,45	50,40	0,60
MACN68414	<i>Anas sibilatrix</i>	87,73	53,74	0,61
MACN68416	<i>Anas sibilatrix</i>	90,72	56,59	0,62
MACN14479	<i>Chloephaga picta</i>	153,93	84,43	0,55
MACN14501	<i>Chloephaga picta</i>	151,85	82,45	0,54
Cayaoa estimación	<i>Cayaoa bruneti</i>	82,00	32,50	0,40
MACN68575	<i>Ch. poliocephala</i>	120,50	66,70	0,55
MACN54813	<i>A. brasiliensis</i>	65,18	39,48	0,61
MACN54812	<i>A. brasiliensis</i>	66,58	38,43	0,58
MACN61815	<i>A. brasiliensis</i>	70,33	41,99	0,60
MACN54387	<i>Branta canadensis</i>	203,36	114,39	0,56
MACN54725	<i>Branta canadensis</i>	193,12	106,10	0,55
MACN68388	<i>Anas flavirostris</i>	66,22	41,36	0,62

Tabla 6.6 (continuación). Relación entre el húmero (H) y el carpometacarpo (CM).

MACN68261	<i>Anas flavirostris</i>	64,36	38,44	0,60
MACN68872	<i>Aix sponsa</i>	69,28	46,49	0,67
MACN54459	<i>Dendrocygna bicolor</i>	92,99	48,29	0,52
MACN54735	<i>Somateria mollissima</i>	105,36	63,53	0,60
MACN54788	<i>Aythya affinis</i>	79,29	43,30	0,55
MACN68424	<i>Netta peposaca</i>	96,92	53,75	0,55
MACN54477	<i>Mergus serrator</i>	88,69	51,21	0,58
MACN68692	<i>Coscoroba coscoroba</i>	197,84	102,37	0,52
MACN54517	<i>Oxyura jamaicensis</i>	66,99	34,06	0,51
MACN54478	<i>Oxyura jamaicensis</i>	69,95	34,61	0,49
MACN54706	<i>Nomonyx dominicus</i>	62,31	30,60	0,49

En cuanto a la relación entre la *facies articularis humeralis* del coracoides y el *caput humeri* (tabla 6.7), *Cayaoa bruneti* también presenta el menor valor (es decir, mayor *caput* respecto a la *facies articularis humeralis*), que es de 0,46. Muy distante se ubican un conjunto de especies que exhiben valores desde 0,57-0,84 en *Anas georgica* y 0,58-0,66 en *Lophonetta specularioides* hasta 0,82-0,95 en *Cygnus melancoryphus*.

Tabla 6.7. Relación entre el caput humeri y la fosa glenoidea (FG) en distintos Anatidae.

Individuo	Especie	Largo caput	Largo FG	FG/Caput
MACN54812	<i>A. brasiliensis</i>	8,51	6,48	0,76
MACN54813	<i>A. brasiliensis</i>	8,08	5,3	0,66
MACN61815	<i>A. brasiliensis</i>	9,37	5,46	0,58
MLP85	<i>Aix galericulata</i>	9,88	6,9	0,70
MACN68872	<i>Aix sponsa</i>	9,86	6,12	0,62
MACN68261	<i>Anas flavirostris</i>	8,2	6,36	0,78
MACN68388	<i>Anas flavirostris</i>	9,28	6,58	0,71
MACN68387	<i>Anas georgica</i>	12,12	6,91	0,57
MACN68395	<i>Anas georgica</i>	9,33	7,86	0,84
MLP83	<i>Anas georgica</i>	11,16	7,14	0,64
MACN68414	<i>Anas sibilatrix</i>	11,31	8,8	0,78
MACN68416	<i>Anas sibilatrix</i>	11,94	8,47	0,71
MACN54788	<i>Aythya affinis</i>	10	7,3	0,73
MACN54387	<i>Branta canadensis</i>	20,45	18,13	0,89
MACN54725	<i>Branta canadensis</i>	20,64	17,78	0,86
MACN68716	<i>C. melancoryphus</i>	19,4	15,92	0,82

Tabla 6.7 (continuación). Relación entre el caput humeri y la fosa glenoidea (FG) en distintos Anatidae.

MLP565	<i>C. melancoryphus</i>	18,5	17,63	0,95
MLP688	<i>C. melancoryphus</i>	18,87	15,78	0,84
Cayaoa estimación	<i>Cayaoa bruneti</i>	12,83	5,96	0,46
MACN68401	<i>Ch. poliocephala</i>	17,5	10,81	0,62
MACN68575	<i>Ch. poliocephala</i>	15,53	10,3	0,66
MLP806	<i>Chauna torquata</i>	19,47	17,14	0,88
MACN14479	<i>Chloephaga picta</i>	20,17	13,35	0,66
MACN14501	<i>Chloephaga picta</i>	17,49	13,24	0,76
MLP568	<i>Chloephaga picta</i>	16,78	14,47	0,86
MACN68692	<i>Coscoroba coscoroba</i>	19,69	15,96	0,81
MACN54459	<i>Dendrocygna bicolor</i>	8,38	6,93	0,83
MACN54811	<i>Dendrocygna bicolor</i>	9,18	6,24	0,68
MLP88	<i>Dendrocygna viduata</i>	10,77	8,4	0,78
MACN68445	<i>L. specularioides</i>	10,57	6,38	0,60
MACN68493	<i>L. specularioides</i>	10,31	6,53	0,63
MACN68556	<i>L. specularioides</i>	11,51	7,68	0,67
MLP869	<i>L. specularioides</i>	12,45	8,18	0,66
MACN54477	<i>Mergus serrator</i>	11,36	7,12	0,63
MACN68424	<i>Netta peposaca</i>	11,63	7,85	0,67
MACN54706	<i>Nomonyx dominicus</i>	7,14	5,86	0,82
MACN54478	<i>Oxyura jamaicensis</i>	8,84	5,54	0,63
MACN54517	<i>Oxyura jamaicensis</i>	7,91	4,64	0,59
MACN68400	<i>Oxyura jamaicensis</i>	9,91	6,5	0,66
CICTERRA976	<i>Oxyura vittata</i>	7,36	6,47	0,88
MACN54735	<i>Somateria mollissima</i>	13,3	9,13	0,69
MACN14437	<i>T. leucocephalus</i>	18,56	12,24	0,66
MACN52862	<i>T. leucocephalus</i>	15,59	11,7	0,75
MACN52863	<i>T. leucocephalus</i>	15,24	9,96	0,65
MACN14381	<i>T. patachonicus</i>	17,19	15,09	0,88

6.4. Discusión

La geografía y el tiempo son dos factores que en muchos casos explican la variación de tamaño en Anseriformes, dado que la temperatura y otras condiciones ambientales (relacionadas por ejemplo con factores latitudinales o altitudinales) pueden variar tanto en el eje horizontal (geografía) como en el vertical (tiempo). Las diferencias de tamaño en poblaciones sincrónicas pero extendidas geográficamente se ajustan en

gran medida a la regla de Bergmann de aumento de tamaño según la latitud (Meiri y Dayan 2003). En el caso de diferencias de tamaño diacrónicas en un rango geográfico acotado, las condiciones ambientales podrían haber variado en el área a lo largo del tiempo del mismo modo que varían en el gradiente latitudinal y las poblaciones habrían respondido a esa variación presentando las mismas diferencias de tamaño que en el caso en que se cumple la regla de Bergmann. Sin embargo, el acotado rango geográfico y temporal de *Cayaoa bruneti* excluye esta posibilidad a la hora de explicar diferencias de tamaño entre los distintos restos asignados a dicha especie. Es decir, se desestima que la variación haya sido dependiente de las condiciones ambientales.

Otra fuente de variación de tamaño intrapoblacional es el dimorfismo sexual. Las diferencias de tamaño en los elementos atribuibles a *Cayaoa bruneti* podrían ser explicadas por este tipo de variación. En Anatidae (y en la mayoría de las Aves excepto rapaces), los machos suelen ser mayores a las hembras, particularmente entre las especies que anidan en huecos, las que tienen mayor cuidado parental y aquellas de mayor tamaño (Sigurjónsdóttir 1981). En Anatidae, el dimorfismo sexual por tamaño es excepcionalmente pronunciado en *Sarkidiornis melanotos*, *Cairina moschata* (especies promiscuas, con gran competencia entre los machos por las hembras) y *Clangula hyemalis* (especie en la que machos y hembras ocupan hábitats diferentes durante la mayor parte del año) (Sigurjónsdóttir 1981). Sin embargo, dada la escasez de los restos de *Cayaoa bruneti*, toda inferencia de parámetros ecológicos desde las diferencias de tamaño estaría poco sustentada.

No solo los elementos del miembro posterior coinciden en tamaño sino también en su morfología funcional apreciada desde un punto de vista cualitativo. La tróclea comprimida del dedo dos del tarsometatarso y la rotación de todo el elemento a lo largo de su eje mayor, son características típicas de patos buceadores. Lo mismo puede decirse sobre la *crista cnemialis cranialis* alongada proximalmente del tibiotarso y la curvatura dorsoventral pronunciada de la diáfisis del fémur. Por otra parte, el alto grado de compactación del fémur es propio de las especies buceadoras y no voladoras, lo cual es coherente con las características observadas en los elementos del miembro anterior a la especie. Aunque la diferencia entre el húmero y el carpometacarpo es mayor que en el resto de las especies comparadas, es común en aves no voladoras que la reducción de los miembros sea más pronunciada en los elementos distales, aunque esta tendencia no se observa como tal en *Tachyeres*, probablemente debido a la importancia del miembro anterior en el desplazamiento superficial en el agua propio del género, como también observa Williams (2015). Esta diferencia se observa en *Chendytes lawi* (Livezey 1993) y *Ptaiochen pau* (Olson y James 1984), en ambos la relación

carpometacarpo sobre húmero de 0,36 (Livezey 1993 y Olson y James 1984). La forma del húmero, con una epífisis proximal muy grande en comparación con el resto del elemento y una diáfisis relativamente robusta es propia de aves no voladoras, como *Chendytes lawi* (Livezey 1993) en donde se observan proporciones similares entre los miembros anteriores y los miembros posteriores a las de *Cayaoa bruneti*.

La diferencia entre el tamaño de la *facies articularis humeralis* del coracoides y el *caput humeri* es potencialmente explicable por la pérdida de la capacidad de vuelo dentro del linaje, ya que en otros Anatidae no voladores se reduce el *labrum* y el tamaño en general de la *facies articularis humeralis* (Watanabe y Matsuoka 2015). En el coracoides, que la región omal esté relativamente simplificada (en relación a las morfologías observables en otros Anatidae), y que la *facies articularis humeralis* sea más pequeña que la *facies articularis scapularis* son fenómenos explicables por la pérdida del vuelo.

El hecho que se haya preservado exclusivamente una especie de Anatidae y que la diversidad aviana en la Formación Gaiman esté sesgada hacia los pingüinos (Capítulos 2 y 12) no solo refiere a la naturaleza de la biocenosis original, sino que refleja la acción destructiva de los procesos tafonómicos. Los huesos largos que habrían sobrevivido a la acción de los agentes erosivos serían así huesos compactos, propios de un ave buceadora y no voladora, lo cual es un motivo más para suponer innecesaria la asignación de los restos del miembro anterior a una especie desconocida de Anatidae.

6.5. Nuevos restos de Anatidae asignables a la especie

6.5.1. Húmero MPEF-PV-1993

El material y las fotografías fueron cedidos al autor por Junya Watanabe. Se trata de una epífisis proximal de húmero derecho proveniente de Formación Gaiman. La *Crista bicipitalis* menos erodada que en otras epífisis referidas al género (figura 6.1). La morfología es muy similar a la de otros Anatidae, y coincidente al igual que el tamaño con los ejemplares conocidos de *Cayaoa bruneti*. Tanto la *crista bicipitalis* (a) como la *crista deltopectoralis* (b) tienen un escaso desarrollo, coincidente con la falta de la capacidad de vuelo (Matsuoka *et al.* 2001). Las paredes corticales son gruesas y la

fossa penumotricipitalis ventralis está ocluída (c). Todas estas características justifican su asignación a la especie *Cayaoa bruneti*.

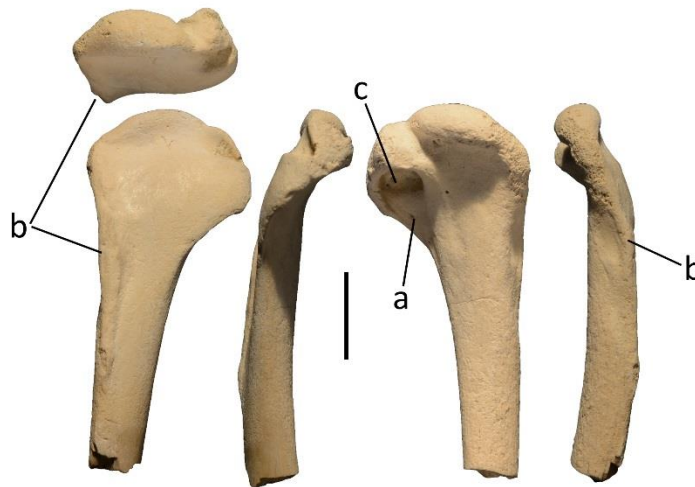


Figura 6.1. Epífisis proximal de húmero derecho MPEF-PV-1993 asignado a *Cayaoa bruneti*. Arriba vista proximal, debajo de izquierda derecha vistas palmar, ventral, anconal y dorsal.

6.5.2. Tarsometatarso MPEF-PV-10888

El material y las fotografías fueron cedidos al autor por Nadia Haidr. Se trata de un tarsometatarso izquierdo con las trócleas de los dígitos II y III erodadas. El hipotarso trisulcado (a), la ausencia de la *fossa metatarsi I* y la abertura plantar del *foramen vasculare distale* (b) ubicada entre las trócleas son características típicas de Anatidae.

La *emitentia intercotylaris* está restringida a la porción más dorsal del elemento y tiene una forma aplanada dorsoplantariamente (c). La *fossa infracotylaris dorsalis* es profunda y ovalada (d). Las *cristae plantares medialis et lateralis* son prominentes. La *fossa supratrochlearis plantaris* es amplia y está profundamente excavada (e).

Dichas características, así como el tamaño y la procedencia permiten asignar el material a *Cayaoa bruneti*.



Figura 6.2. Tarsometatarso MPEF-PV-10888 asignado a la especie *Cayaoa bruneti*. De izquierda derecha vistas dorsal, plantar, lateral, medial y proximal.

6.6. Conclusiones

Los análisis realizados en este capítulo sustentan la asignación a *Cayaoa bruneti* de los restos presentados por Noriega *et al.* (2008): Húmeros: MPEF-PV-3100 a 3103 (parciales). Carpometacarpos: MPEF-PV-3104 y 3105 (derecho e izquierdo). Fémures: MPEF-PV-3106 a 3114 (parciales), MLP 71-VII-14-4, 71-VII-14-7 (epífisis distales derechas), 69-III-29-13, 69-III-29-15 y 69-III-29-24 (epífisis distales izquierdas). Tibiotarsos: MPEF-PV-3115 (izquierdo casi completo); MPEF-PV-3121 (juvenil casi completo), MLP 69-III-29-10 (epífisis proximal de tibiotarso derecho), MPEF-PV-3116 a 3120 (parciales). Tarsometatarsos: MPEF-PV-3122 (izquierdo completo); MPEF-PV-3123 (izquierdo sin la tróclea para el dígito IV); MLP 77-XII-22-3, MPEF-PV-3124 a 3126 (epífisis distal de derecho); MPEF-PV-3127 (fragmento proximal de derecho).

A su vez se asignan a la especie otros restos de Anatidae provenientes de la Formación Gaiman: MPEF-PV 1993 (epífisis proximal de húmero derecho) y MPEF-PV-10888 (tarsometatarso izquierdo) y de manera tentativa MACN 12412 (extremo omal de coracoides derecho).

Capítulo 7. Relaciones filogenéticas de *Cayaoa bruneti*

7.1. Introducción

Tonni (1979) en su descripción de *Cayaoa bruneti* lo determina como un Anatidae, dado que no se observa la faceta para el metatarsal I, la cresta hipotarsal medial tiene un menor desarrollo que en Anseranatidae, y el ala de la tróclea II está poco desarrollada (Tonni 1979). Por lo tanto, para contextualizar la evolución de las características morfológicas tan particulares de *Cayaoa bruneti* (su hábito buceador y su reducción significativa de los miembros anteriores) es necesario contar con un marco filogenético adecuado. Sin embargo, la historia evolutiva de los Anatidae carece de un consenso apropiado para officiar de referencia, ya que a partir de distintos conjuntos de datos (en particular moleculares y morfológicos) se han obtenido distintas resoluciones filogenéticas no siempre compatibles entre sí (McCracken *et al.* 1999).

Tradicionalmente, la familia contenía dos subfamilias, Anserinae y Anatinae (Delacour y Mayr 1945). Livezey (1986) realizó un análisis filogenético de todos los Anseriformes actuales utilizando caracteres morfológicos y un ancestro hipotético. En su resultado, el género más basal dentro de Anatidae fue *Dendrocygna*, seguido de *Thalassornis*, éste siendo el taxón hermano de un clado de todos los tradicionalmente considerados Anserinae por un lado (excepto *Dendrocygna*, con un clado de *Cygnus*+*Coscoroba* y otro de *Cereopsis* y *Anser*+*Branta*) y todos los demás Anatidae por otro lado. Este último clado tiene en su posición más basal a *Stictonetta*, seguido por *Plectropterus*, y a éste un clado compuesto de otros dos grandes clados. El primero tiene a *Sarkidiornis*, luego una politomía con *Tadorna*, *Malacorhynchus*, *Neochen*+*Chloephaga*+*Alopochen* y un clado con *Cyanochen*, *Hymenolaimus* y *Merganetta*+*Tachyeres*. El otro gran clado es una politomía con *Pteronetta*, *Cairina*+*Aix* y un clado con *Lophonetta*, *Nettapus*, y una politomía de *Anas*, *Callonetta*, *Chenonetta*, *Amazonetta*, *Aythya* (es decir, *Marmaronetta*, *Rhodonessa* y *Netta*+*Aythya*) y un gran clado de patos buceadores, con los patos marinos Merginae por un lado (*Polysticta* basal, luego *Somateria*, *Histrionicus*, *Camptorhynchus*, *Melanitta*, *Clangula*, *Mergellus*+*Bucephala* y *Lophodytes*+*Mergus*) y Oxyurine por otro lado (*Heteronetta* como basal, luego *Nomonyx*, *Oxyura*+*Biziura*) (figura 2.4).

En aproximaciones moleculares, como el superárbol de Galloanserae de Eo *et al.* (2009) o el más reciente, realizado con ADN mitocondrial de la subunidad I oxidasa

del citocromo c de Huang *et al.* (2014), *Dendrocygna* también es recuperado como una rama basal de Anatidae, pero en este caso a diferencia de las aproximaciones morfológicas, seguida de los Oxyurinae y recién los Anserinae.

Las relaciones dentro de Anserinae están más debatidas entre los distintos análisis moleculares. McCracken *et al.* (1999) incluyó a *Biziura* dentro de Anserinae mientras que en otros análisis como el de Eo *et al.* (2009) se incluyó en Oxyurinae. Eo *et al.* (2009) además recuperaron dentro de Anserinae un clado de *Branta*+*Anser* y otro de *Cygnus* y *Coscoroba*+*Cereopsis* (este último también en Donne-Goussé *et al.* 2002), mientras que Zimmer *et al.* (1994) y Huang *et al.* (2014) se recuperaron a *Coscoroba* como el taxón hermano del resto de Anserinae. Dentro de Anatinae, las aproximaciones moleculares tienden a poner a *Tachyeres*, *Amazonetta*, *Speculanas* y *Lophonetta* dentro de *Anas* (haciendo al género *Anas* polifilético, como en Johnson y Sorenson 1998) o los recuperan dentro de su propio clado de Anatinae aberrantes sudamericanos, como Huang *et al.* (2014) y Fulton *et al.* (2012).

Como fue afirmado por McCracken *et al.* (1999), la mayor diferencia entre las aproximaciones molecular y morfológicas en términos de sus resultados se observa en la posición de Oxyurinae. Según los datos osteológicos forma parte de un clado de patos buceadores con Merginae y según los datos moleculares se ubica en una posición basal luego de Dendrocygninae. Worthy (2008, 2009) en un análisis filogenético de anátidos fósiles y actuales con el fin de recuperar la posición filogenética de dos patos fósiles australianos, utilizó una filogenia molecular para restringir la topología de las especies actuales y buscó la posición de las especies fósiles dentro de esa filogenia restringida. A su vez, Worthy (2008) intentó segregar los caracteres relacionados al comportamiento buceador, pero al hacerlo, los caracteres ligados a la terrestrealidad tomaban importancia y generaban nuevas agrupaciones basadas en caracteres homoplásicos

Ninguna de las filogenias precedentes incluyó o siquiera discutió las relaciones filéticas de *Cayaoa bruneti*. Noriega, Tambussi y Cozzuol realizaron un análisis filogenético con el objetivo de identificar las relaciones de parentesco de *Cayaoa bruneti* utilizando la matriz propuesta por Livezey (1986) que incluye a representantes seleccionados de Anseriformes. Sin embargo, en la versión edita final de trabajo (Noriega *et al.* 2008), dicho análisis fue removido. La dificultad principal con la que se enfrentaron estaba relacionada con la cantidad de homoplasias, paralelismos y convergencias que se exhibían en los clados con formas buceadoras (Tambussi com.pers). En este capítulo se realiza por primera vez un análisis de parentesco de esta especie extinguida en base a caracteres morfológicos.

7.2. Metodología

Con el fin de evaluar las relaciones filogenéticas de *Cayaoa bruneti* dentro de los Anatidae el criterio de optimización utilizado fue la parsimonia. El análisis está basado en la revisión crítica de la lista de caracteres y sus estados, de las matrices utilizadas en los análisis de Worthy y Lee (2008), Worthy (2009), Livezey (1986, 1996a y 1996b), e incorporaciones originales realizadas en el marco de la presente tesis doctoral.

7.2.1. Caracteres

Se utilizó un conjunto de datos con 36 taxa terminales y 157 caracteres, incluyendo 25 caracteres craneanos, 3 del cuadrado, 7 de la mandíbula, 4 de la columna vertebral, 10 del esternón, 4 de la fúrcula, 3 de la escápula, 9 del coracoides, 25 del húmero, 2 de la ulna, 15 del carpometacarpo, 9 de la pelvis, 11 del fémur, 9 del tibiotarso y 21 del tarsometatarso. De los 157 caracteres, 16 fueron relevados para el presente trabajo, los caracteres 7, 8 y 9 son divisiones del carácter 10 de Worthy y Lee (2008) y los caracteres 153, 154 y 155 son modificaciones del carácter 74 de Livezey (1986). Los caracteres multiestado son 67 de los cuales 38 fueron considerados ordenados; el criterio aplicado para dicha consideración fue la presencia de intermedios discretos entre dos morfologías extremas.

7.2.1.1. Lista de Caracteres

25 caracteres craneanos, 3 del cuadrado, 7 caracteres de la mandíbula, 4 de la columna vertebral, 10 del esternón, 4 de la fúrcula, 3 de la escápula, 9 del coracoides, 25 del húmero, 2 de la ulna, 15 del carpometacarpo, 9 de la pelvis, 11 del fémur, 9 del tibiotarso y 21 del tarsometatarso.

Caracteres multiestado aditivos: 2, 3, 6, 8, 11, 17, 20, 21, 30, 31, 36, 37, 41, 43, 44, 50, 51, 54, 67, 68, 74, 76, 78, 79, 86, 93, 100, 103, 107, 122, 123, 128, 131, 137, 138, 145, 152 y 157.

Cranium

1. *Pila supranasalis*, convexidad dorsal: 0, ausente; 1, presente. (=Livezey 1986: carácter 19, modificado de Livezey 1996: carácter 2, Worthy y Lee 2008: carácter 2).

2. *Pila supranasalis*, límite anterior con ligera expansión lateral en relación a la superficie inmediatamente posterior: 0, no, lados de la pila supranasalis anteroposteriormente paralelos en vista dorsal; 1, no, y extremo posterior mucho mayor que el anterior; 2, si, ambos extremos de tamaño similar.

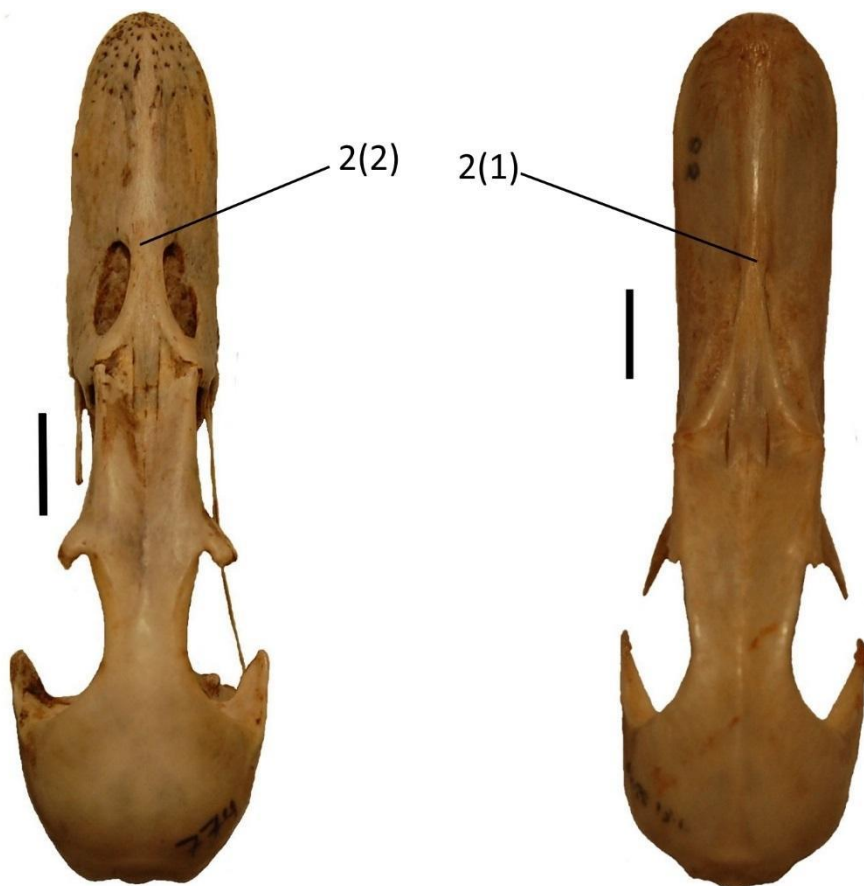


Figura 7.1. Carácter 2, estados 1 y 2. Izquierda: *Anas sibilatrix*, derecha: *Dendrocygna viduata*.

3. *Apertura nasalis*, distancia máxima en relación con tamaño anteroposterior de *processus maxillaris nasalis*: 0, mucho más que tres veces mayor; 1, aproximadamente tres veces mayor; 2, dos veces mayor o menos. (Modificado de Worthy y Lee 2008: carácter 3, Worthy *et al.* 2016: carácter 2).

4. *Facies articularis frontonasalis, synostosis*: 0, ausente; 1, presente. (=Livezey 1986: carácter 10, Livezey 1996: carácter 6, Worthy y Lee 2008: carácter 4).

5. *Os lacrimale, processus supraorbitalis*: 0, ausente o pequeño; 1, grande, plano, orientación lateral o laterocaudal; 2, grande, grueso, dirigido posterodorsalmente; 3, muy largo, delgado, dirigido caudalmente. (=Worthy y Lee 2008: carácter 5, modificado de Livezey 1996: carácter 7, parte de Livezey 1986: carácter 11).

6. *Os lacrimale*, largo del espacio previo al proceso ventrocaudal en relación al largo anteroposterior del proceso ventrocaudal a mitad del largo dorsoventral: 0, menor; 1, aproximadamente igual; 2, mayor.

7. *Os lacrimale*, proceso ventrocaudal, largo: 0, corto; 1, largo. (Modificado de Worthy 2016: carácter 12, parte de Worthy y Lee 2008: carácter 10).

8. *Os lacrimale*, proceso ventrocaudal, ancho (de ser largo): 0, muy ancho (como en *Nomonyx*); 1, ancho o robusto (como en *Cygnus*); 2, angosto o delgado (como en *Dendrocygna*). (Parte de Worthy y Lee 2008: carácter 10).

9. *Os lacrimale*, proceso ventrocaudal, expansión distal (de ser largo): 0, presente; 1, ausente. (Parte de Worthy y Lee 2008: carácter 10).

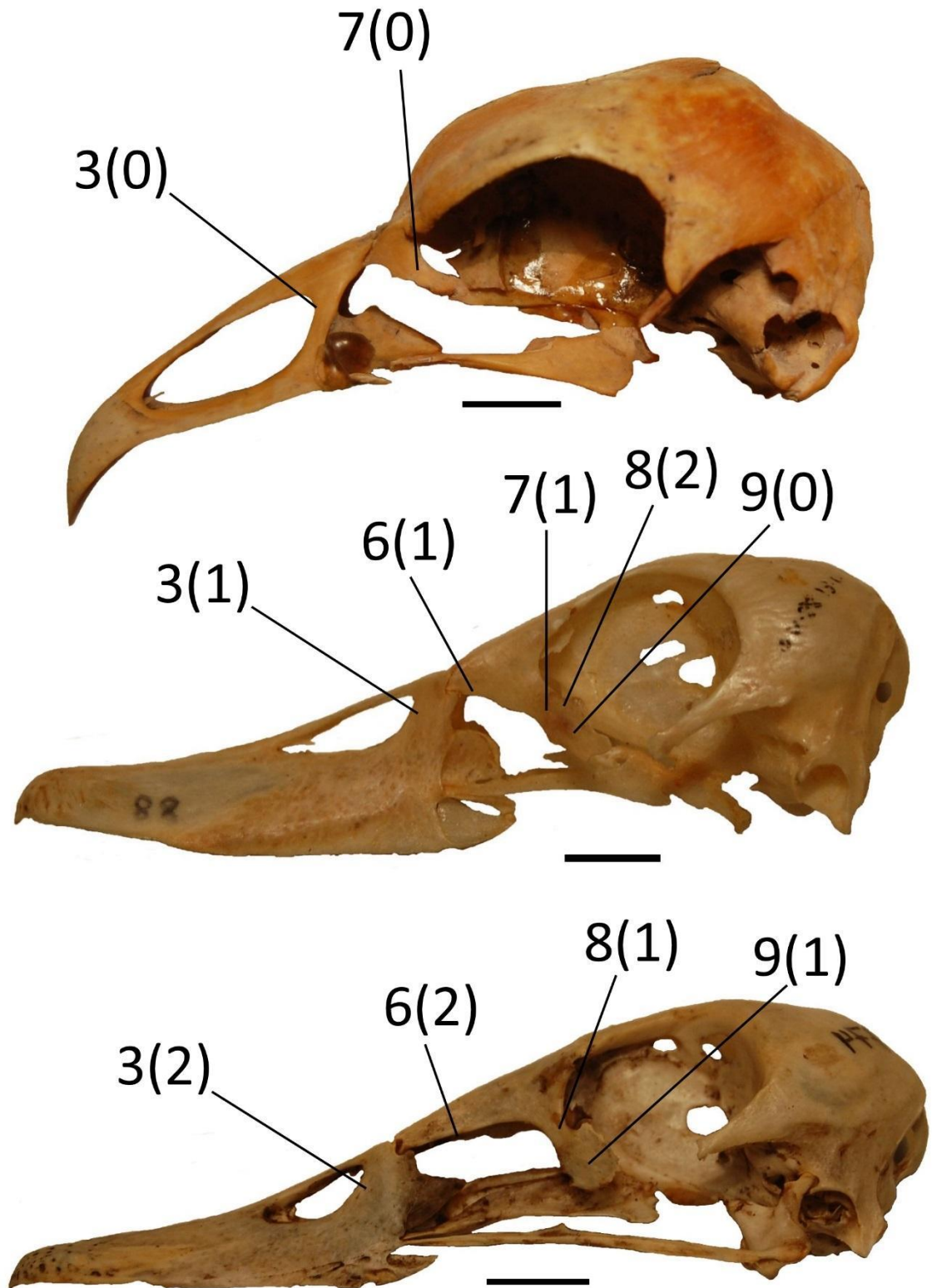


Figura 7.2. Estados de los caracteres 3, 6, 7, 8 y 9 en ejemplos de cráneos en vista lateral, de arriba hacia abajo *Chauna torquata*, *Dendrocygna viduata* y *Anas sibilatrix*.

10. *Os lacrimale*, proceso ventrocaudal con una punta anterior corta en forma de estaca: 0, no; 1, sí.

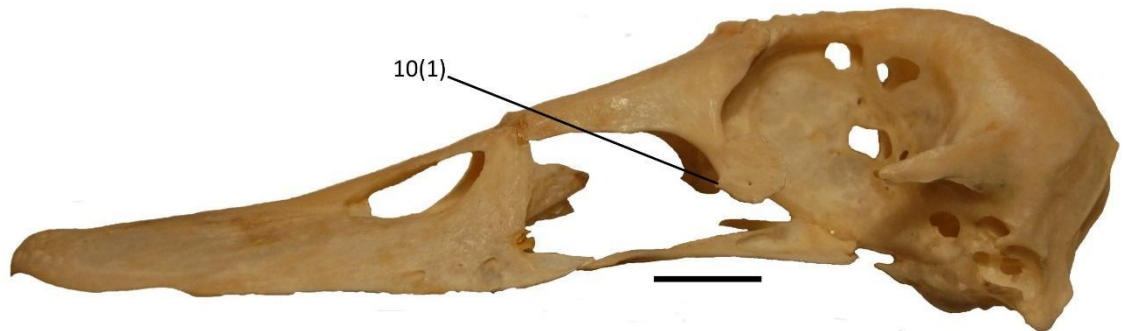


Figura 7.3. Carácter 10, estado 1, en un cráneo de *Lophonetta specularioides*.

11. Complejo *Os lacrimale*, *os ectethmoidale*: 0, ectethmoides no o apenas osificado; 1, ectethmoides pequeño y desvinculado del lacrimal; 2, complejo lacrimale-ectethmoides bien desarrollado. (=Worthy y Lee 2008: carácter 11, Worthy 2016: carácter 13).

12. *Arcus suborbitalis* completo, fusión de *os lacrimale* y *processus postorbitalis*: 0, ausente; 1, presente. (=Livezey 1996: carácter 1; Worthy y Lee 2008: carácter 1).

13. *Facies articularis frontonasalis*, largo relativo al largo craneocaudal de la órbita: 0, más corto o igual; 1, mayor. (=Worthy y Lee 2008: carácter 13).

14. *Ossa nasale et frontale*, ensanchamientos dorsales inmediatamente posterior a la *zona elástica craniofacialis* (*Anhima* y *Anseranas* tienen ornamentación única, por eso no son codificados): 0, no; 1, sí. (=Livezey 1996: carácter 8, Worthy y Lee 2008: carácter 6, modificado de Livezey 1986: carácter 16).

15. Ancho de *zona elastica craniofacialis* respecto de ancho de *facies dorsalis* inmediatamente anterior a las órbitas sin tener en cuenta los *processus supraorbitalis*: 0, mayor; 1, menor.

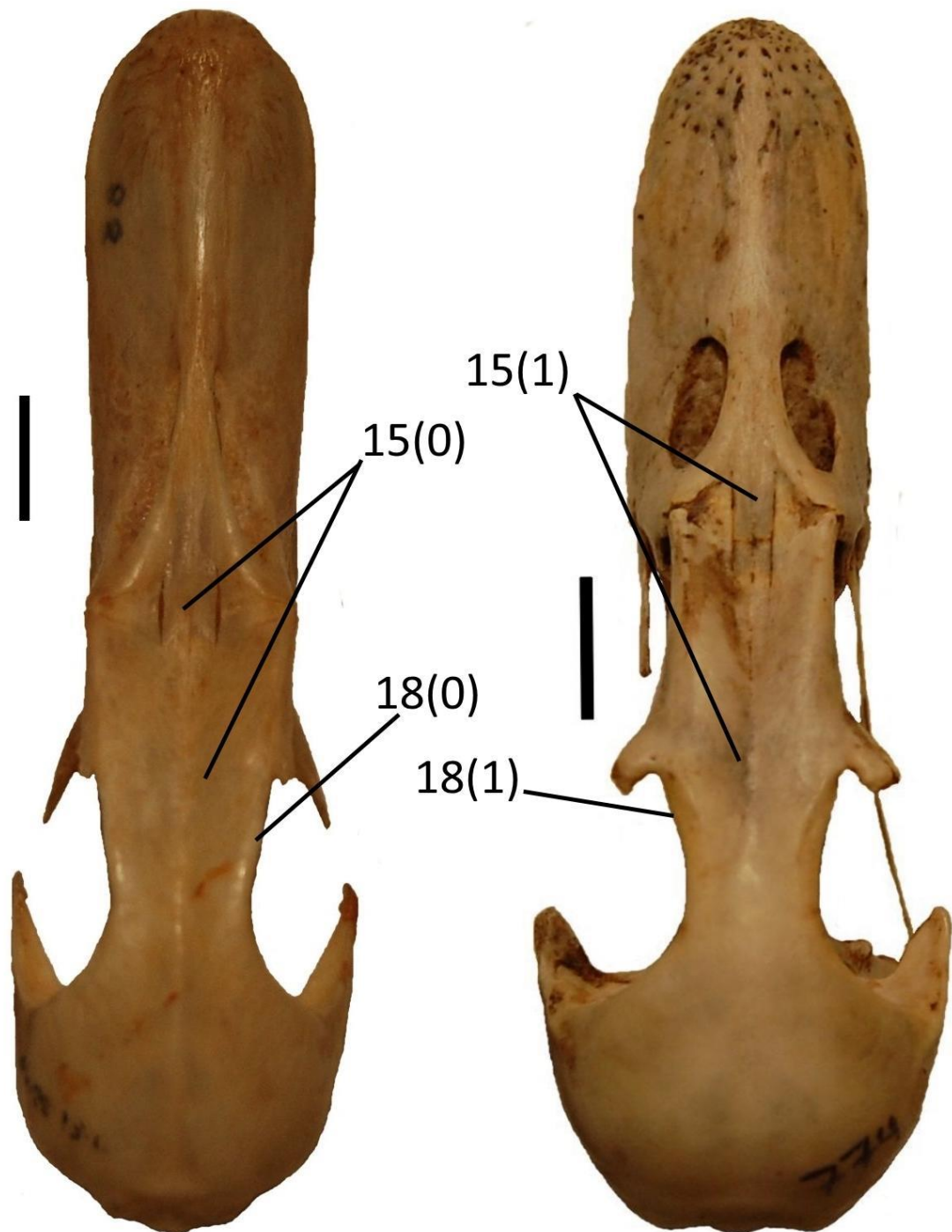


Figura 7.4. Caracteres 15 y 18 en cráneos de *Dendrocygna viduata* (izquierda) y *Anas sibilatrix* (derecha)

16. *Os frontale, facies dorsalis, sulcus glandulae nasalis*: 0, ausente; 1, presente. (=Mayr y Clarke 2003: carácter 25, Worthy y Lee 2008: carácter 7, Worthy *et al.* 2016: carácter 11, parte de Livezey 1996: carácter 9).

17. *Facies dorsalis, depression frontalis*: 0, ausente; 1, surco somero restringido al área entre los lacrimales; 2, surco somero entre lacrimales y área interorbital; 3, concavidad marcada entre lacrimales y área interorbital. (=Worthy y Lee 2008: carácter 9).

18. *Facies dorsalis*, primera parte de las órbitas: 0, recta o convexa, 1, cóncava.

19. *Fonticuli occipitalis*: 0, presentes; 1, ausentes. (=Worthy *et al.* 2016, modificado de Livezey 1986: carácter 9, Worthy y Lee 2008: carácter 8).

20. *Recessus tympanicus* limitado ventrolateralmente por una pestaña ósea formada por el *ala parasphenoidalis* que está fusionada a la *lamina parasphenoidalis* y unido caudalmente al *processus paroccipitalis* del *os exoccipitale*: 0, no; 1, si, con un piso formando una pendiente ventrolateral (e.g. *Dendrocygna*); 2, si, formando lateralmente un piso plano (e.g. *Anas*). (=Worthy y Lee 2008: carácter 12).

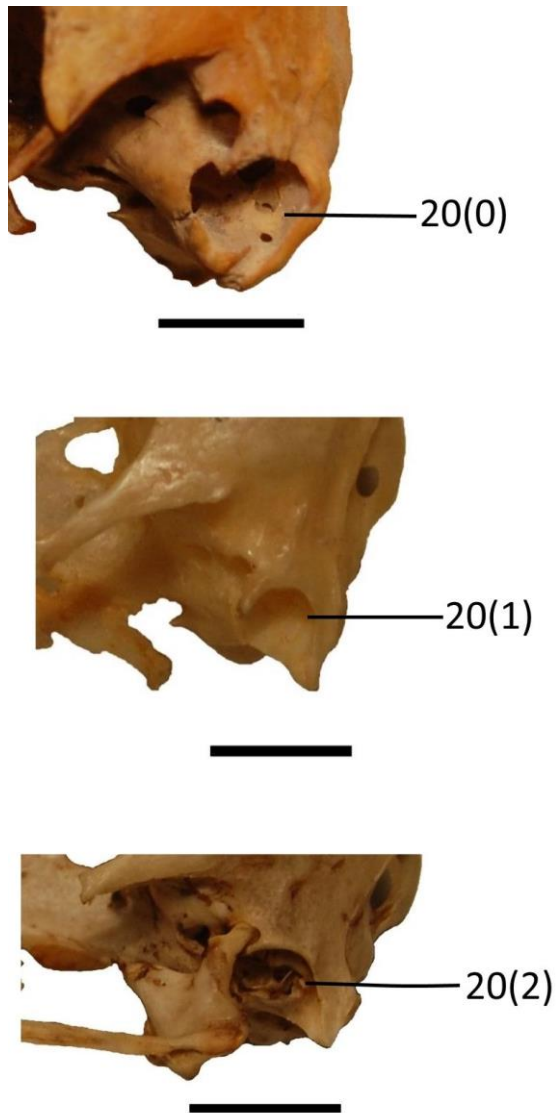


Figura 7.5. Carácter 20 en (de arriba abajo) *Chauna torquata*, *Dendrocygna viduata* y *Lophonetta specularioides*.

21. *Lamina parasfenoidalis*: 0, plana o cóncava; 1, con una elevación mesial baja; 2, con una elevación mesial pronunciada. (=Worthy y Lee 2008: carácter 19).

22. *Os premaxillare*: 0, lados convergentes; 1, lados divergentes. (=Worthy y Lee 2008: carácter 14).

23. *Os premaxillare*, cuando los lados no son convergentes: 0, ancho a espatulado; 1, angosto (*Mergus*). (=Worthy y Lee 2008: carácter 15).

24. *Os premaxillare*, límite anterior: 0, curvatura ventral pronunciada de sección angosta; 1, curvatura ventral pronunciada de sección ancha; 2, sin curvatura ventral. (=Worthy y Lee 2008: carácter 16, modificado de Livezey 1996: carácter 10 y de Livezey 1986: carácter 12).

25. Superficie palatal de *os premaxillare* cuando es de lados divergentes: 0, surco central se abre posteriormente a nivel de las narinas en un foramen mal definido; 1, fosa ancha de márgenes delgados que se abre en las narinas; 2, fosa ancha sólidamente emarginada. (=Worthy y Lee 2008: carácter 18).

Cuadrado

26. *Processus mandibularis* en vista lateral, perfil sobre la *cotyla cuadratojugalis*: 0, subparalelo al plano que atraviesa los márgenes ventrales de los *condyli lateralis et medialis*, encontrando la rama ascendente del *processus oticus* en aproximadamente ángulos rectos; 1, asciende para encontrar la rama ascendente del *processus oticus* en un ángulo amplio. (=Worthy y Lee 2008: carácter 20, Worthy *et al.* 2016: carácter 47).

27. *Capitulum squamosum* de *processus oticus* suprayace la superficie lateral de *processus oticus*: 0, sí; 1, no. (=Worthy y Lee 2008: carácter 21, Worthy *et al.* 2016: carácter 57).

28. El margen dorsolateral que se extiende desde el *processus oticus* a la tuberosidad lateral en el *processus orbitalis*: 0, forma una línea recta (*Dendrocygna*); 1, marcadamente cóncavo. (=Livezey 1986: carácter 15, Worthy y Lee 2008: carácter 22, Worthy *et al.* 2016: carácter 58).

Mandíbula

29. Curvatura ventral (cuando la premaxila es ancha): 0, ausente (menos de un medio de la profundidad de os *dentale* se extiende debajo de la mitad de la línea que une la punta con el punto de inflexión en el extremo craneal al final del dentario); 1, pronunciado (más de un medio de la profundidad debajo de dicha línea). (=Livezey 1986: carácter 4, Worthy y Lee 2008: carácter 23, Worthy 2016: carácter 61).

30. *Regio coronoidei*, profundidad: 0, no más profunda que el límite posterior del dentario; 1, no marcadamente profunda (menor del doble o el doble de la profundidad del dentario adyacente); 2, marcadamente más profunda (más del doble de la profundidad del dentario). (=Worthy y Lee 2008: carácter 24, Worthy *et al.* 2016: carácter 63, modificado de Livezey 1996: carácter 5).

31. *Processus retroarticularis*: 0, ausente; 1, presente, corto, tamaño anteroposterior menor a la *cotyla medialis*; 2, presente, largo.

32. *Processus retroarticularis*, perfil cuando es largo: 0, adelgazado caudalmente y con una curvatura ligera; 1, profundo, límite caudal redondeado y la punta ligeramente elevada; 2, profundo, extremo caudal recurvado y ascendido, tanto que la punta es el doble de profunda que la superficie anterior. (=Worthy y Lee 2008: carácter 25, modificado de Livezey 1986: carácter 14).

33. *Recessus conicalis*: 0, ausente o muy somero; 1, presente, profundo. (=Worthy y Lee 2008: carácter 26, Worthy *et al.* 2016: carácter 65).

34. *Foramen pneumaticum articulare* en el *processus medialis mandibulae*: 0, presente; 1, ausente. (=Worthy y Lee 2008: carácter 27, Worthy *et al.* 2016: carácter 66).

35. *Os dentale* en gran medida coplanar con *os articulare*: 0, sí; 1, no, *os articulare* curvado ventralmente posterior a *processus coronoideus*. (=Worthy y Lee 2008: carácter 28).

Columna vertebral

36. Número de vértebras presacras: 0, 20 o menos; 1, 21; 2, 22; 3, 23; 4, 24-25; 5, 26-30. (=Worthy y Lee 2008: carácter 124, modificado de Mayr y Clarke 2003: carácter 55, Worthy *et al.* 2016: carácter 70).

37. Número de vértebras en región uno del cuello (ver Boas 1920): 0, 5; 1, 7; 2, más de 7.

38. Al menos dos vértebras fusionadas en un notario: 0, sí; 1, no. (=Worthy y Lee 2008: carácter 127, modificado de Worthy *et al.* 2016: carácter 78).

39. *Synsacrum*, largo relativo de la región preacetabular del sinsacro: 0, largo, la longitud hasta los procesos costales más distales de las vértebras sinsacrales preacetabulares es mayor al 40% de la longitud total; 1, corto, dicha longitud es menor al 40% del total. (=Worthy y Lee 2008: carácter 141; modificado de Livezey 1996a: carácter 57).

Esternón

40. *Corpus sterni*, forma: 0, *pars cardiaca* y *margi costalis* continuados por radios (e.g. *Eudromia*); 1, placa entera (e.g. *Anas*).

41. *Corpus sterni, sulcus medianus sterni, pori pneumatici*: 0, área de forámenes neumáticos a lo largo de toda la línea media; 1, zona de forámenes neumáticos anteriormente en línea media; 2, foramen único anterior, bien definido; 3, ausencia de foramen. (=Worthy y Lee 2008: carácter 29, modificado de Livezey 1986: carácter 78 y Worthy *et al.* 2016: carácter 79).

42. *Corpus sterni, pars cardiaca, pori pneumatici*: 0, ampliamente dispersos; 1, limitados al margen caudal de *pila coracoidea*; 2, ausentes. (=Worthy y Lee 2008: carácter 30, Worthy *et al.* 2016: carácter 80, modificado de Livezey 1986: carácter 89).

43. *Corpus sterni, margo costalis*, número de *processus costalis*: 0, ocho; 1, siete; 2, seis o menos. (=Worthy y Lee 2008: carácter 31, Worthy *et al.* 2016: carácter 81).

44. *Corpus sterni, margo costalis, processus costalis* más distales: 0, localizados en la mitad distal del *corpus sterni*, y largo costal mayor a 1/2 largo de la porción entera del cuerpo esternal; 1, localizados en la mitad distal del *corpus sterni*, pero largo costal menor a 1/2 largo de la porción entera del cuerpo esternal; 2, localizados aproximadamente en el punto medio del largo del *corpus sterni*. (=Worthy y Lee 2008: carácter 37, Worthy *et al.* 2016: carácter 86).

Tanto en Anseriformes como en *Eudromia*, *Gallus* y *Odontophorus* los *processus costalis* se restringen a la parte en que el esternón está formando una placa entera y no a los radios, por lo que el carácter evalúa la porción de esternón entero que tiene *processus costalis*.

45. *Rostrum sterni, spina interna*: 0, ausente, o muesca somera limitada por prominencias del *labrum internum*; 1, forma una pestaña mesial, rectanguloide y simple; 2, reemplazada por una muesca ancha con una prominencia mesial; 3, prominente y con el mismo ancho dorsoventral que la zona del esternón inmediatamente posterior.

(Modificado de Livezey 1986: carácter 82, Worthy y Lee 2008: carácter 33, Worthy *et al.* 2016: carácter 83).

46. *Rostrum sterni, spina externa*: 0, ausente; 1, presente. (=Mayr y Clarke 2003: carácter 70, Worthy y Lee 2008: carácter 35, Worthy *et al.* 2016: 85, modificado de Livezey 1986: carácter 79).

47. *Rostrum sterni, spina externa*, forma: 0, pequeña prominencia en forma de estaca; 1, prominencia en forma de estaca, larga; 2, pestaña aplanada; 3, larga y comprimida, en forma de hacha. (Modificado de Worthy y Lee 2008: carácter 36, modificado de Livezey 1986: carácter 79).

48. *Rostrum sterni, pila coracoidea*: 0, engrosada; 1, no engrosada. (=Worthy y Lee 2008: carácter 34, Worthy *et al.* 2016: carácter 84).

49. *Margo caudalis*, cresta engrosada: 0, sí; 1, no. (=Worthy y Lee 2008: carácter 32, Worthy *et al.* 2016: 82).

Como el *margo caudalis* está en forma de espina, *Eudromia* y *Odontophorus* fueron considerados como incomparables y codificados con un (?).

Fúrcula

50. *Extremitas omalis clavulae, facies articularis acrocoracoidea*, tuberosidades: 0, ausente; 1, presente, faceta baja; 2, presente, tuberosidad prominente. (=Worthy y Lee 2008: carácter 120, modificado de Livezey 1986: carácter 101).

51. *Extremitas sternalis claviculae, apophysis furculae*: 0, obsoleto, sin estructura visible; 1, presente como una o dos crestas bajas, 2, presente como una cresta o lóbulo prominente. (=Worthy y Lee 2008: carácter 121, Worthy *et al.* 2016: carácter 112, modificado de Livezey 1986: carácter 102).

52. *Scapus claviculae, facies lateralis*, forámenes neumáticos: 0, presente; 1, ausente. (=Worthy y Lee 2008: carácter 122, Worthy *et al.* 2016: carácter 113, modificado de Livezey 1986: carácter 105).

53. Forma: 0, robusto, *apophysis furculae* tendiendo a tener forma de V, con fúrcula divergente dorsalmente; 1, *apophysis furculae* robusta, con forma de U, fúrcula divergente dorsalmente; 2, *apophysis furculae* robusta, ampliamente con forma de U, fúrcula no divergiendo dorsalmente; 3: delgado, *apophysis furculae* ampliamente en forma de U, fúrcula no divergiendo dorsalmente. (=Worthy y Lee 2008: carácter 123, Worthy *et al.* 2016: carácter 114).

Escápula

54. *Scapus scapulae*: 0, altura uniforme o decrece sobre los primeros 2/3 de su largo; 1, altura se incrementa distal a *collum scapulae* a un máximo de 1/2 a 3/4 del largo de la hoja. (=Worthy y Lee 2008: carácter 38, Worthy *et al.* 2016: carácter 88, modificado de Livezey 1986: carácter 108).

55. *Extremitas cranialis scapulae*, acromion: 0, extensión craneal igual al *tuberculum coracoideum*; 1, se extiende distintivamente craneal al *tuberculum coracoideum*. (=Livezey 1986: carácter 109, Worthy y Lee 2008: carácter 39, Worthy *et al.* 2016: carácter 89).

56. *Extremitas cranialis scapulae, foramen pneumaticum*: 0, presente lateralmente, de forma variable; 1, ausente. (=Livezey 1986: carácter 111, Worthy y Lee 2008: carácter 40, Worthy *et al.* 2016: carácter 90).

Coracoides

57. *Extremitas omalis coracoidei, processus procoracoideus* (procoracoides), *foramen pneumaticum*: 0, foramen presente en el procoracoides, y es neumático, abre en el cuerpo; 1, foramen en el procoracoides, pero que no abre en el cuerpo; 2, foramen formado por ligamentos osificados (*Cereopsis*) o una muesca formada por osificación parcial de ligamentos, especialmente cranealmente (*Cygnus*); 3, sin foramen. (=Worthy y Lee 2008: carácter 42, Worthy *et al.* 2016: carácter 93, modificado de Livezey 1986: carácter 92).

58. *Extremitas omalis coracoidei, processuss acrocoracoideus* (acrocoracoides) con forámenes neumáticos debajo de la *facies articularis clavicularis*: 0, carente; 1, presente, en una fosa bien definida debajo de la parte dorsal de la faceta de la clavícula; 2, presente, en un área amplia debajo de la faceta de la clavícula (angosta en *Cygnus*, ancha en *Cereopsis*). (=Worthy y Lee 2008: carácter 43, Worthy *et al.* 2016: carácter 96, modificado de Livezey 1986: carácter 95).

59. *Extremitas omalis coracoidei*, faceta de la clavícula, lóbulos dorsal y ventral: 0, no pronunciados sobre el *sulcus supracoracoidei*; 1, sólo el lóbulo dorsal sobresale al *sulcus*; 2, ambos lóbulos sobresalen ligeramente al *sulcus supracoracoidei*; 3, pronunciados, ambos lóbulos sobresalen sobre el surco supracoracoidal. (=Worthy y Lee 2008: carácter 44, Worthy *et al.* 2016: carácter 98, modificado de Livezey 1986: carácter 97).

60. *Extremitas omalis coracoidei*, acrocoracoides, orientación, vista dorsal: 0, plano a través de la profundidad del acrocoracoides predominantemente dirigido ventralmente en un rango de 60 a 90° al plano de la articulación esternal, así el límite

craneal del acrocoracoides no sobresale significativamente del eje; 1, el plano a través de la profundidad del acrocoracoides con una distintiva inclinación ventro-mesial (c 45°) así a menudo el límite craneal del acrocoracoides sobresale significativamente del eje. (=Worthy y Lee 2008: carácter 45, modificado de Worthy *et al.* 2016: carácter 101).

61. *Extremitas omalis coracoidei*, surco supracoracoidal, excavado debajo de *facies articularis humeralis*: 0, sí; 1, no. (=Worthy y Lee 2008: carácter 46, Worthy *et al.* 2016: carácter 102).

62. *Corpus coracoidei*, *facies dorsalis*, foramen neumático craneal a *facies articularis sternalis*: 0, presente; 1, ausente. (=Livezey 1986: carácter 93, Worthy y Lee 2008: carácter 47, Worthy *et al.* 2016: carácter 104).

63. *Corpus coracoidei*, *facies ventralis*, *impressio m. supracoracoideus*, una cavidad limitada lateralmente por una *linea muscularis* y caudalmente por la *facies artic. Sternalis*: 0, ausente, facies plana o convexa ventralmente; 1, presente, distintiva pero somera; 2, presente, profunda. (=Livezey 1986: carácter 96, Livezey 1996a: carácter 18, Ericson 1997: carácter 29, Worthy y Lee 2008: carácter 48, Worthy *et al.* 2016: carácter 106).

64. *Extremitas sternalis coracoidei*, *facies artic. sternalis ventral*: 0, forma una faceta apoyada distintiva con un margen craneal redondeado; 1, faceta no prominente sobre la superficie ventral (aunque puede estar presente una faceta distintiva): permite que el *ángulus medialis* se ajuste en una cuenca de ángulo agudo del *sulcus artic. coracoideus* en el esternón; 2, una faceta amplia, plana para la articulación esternal, cara ventral no distintiva. (=Worthy y Lee 2008: carácter 49, Worthy *et al.* 2016: carácter 107, modificado de Livezey 1986: carácter 100, Livezey 1996a: carácter 19).

65. *Corpus coracoidei*, orientación, línea uniendo el acrocoracoides con el ángulo mesial forma un ángulo con la línea que une los extremos lateral y medial de

la faceta esternal: 0, marcadamente mayor que 90-100°; 1, aproximadamente 90-100°. (=Worthy y Lee 2008: carácter 50, Worthy *et al.* 2016: carácter 108).

Húmero

66. *Margo caudalis*: 0, presente; 1, ausente. (=Worthy y Lee 2008: carácter 51, Worth *et al.* 2016: carácter 115).

67. *Margo caudalis*, forma: 0, prominente, dirigido hacia la cabeza; 1, prominente, dirigido a la zona entre la cabeza y la tuberosidad externa; 2, prominente, dirigido hacia la tuberosidad externa. (=Worthy y Lee 2008: carácter 52, Worthy *et al.* 2016: carácter 116, modificado de Livezey 1986: carácter 1986).

68. *Fossa pneumotricipitalis dorsalis* entre *incisura capitis* y *tuberculum dorsale*: 0, obsoleto; 1, formando una fosa angosta y somera menor a la ventral; 2, ancha, mayor o igual a la ventral. (=Worthy y Lee 2008: carácter 53, Worthy *et al.* 2016: carácter 118, modificado de Livezey 1986: caracteres 23 y 24).

69. *Fossa pneumotricipitalis dorsalis* excavada debajo de la cabeza: 0, no; 1, sí. (=Worthy 2009: carácter 134, Worthy *et al.* 2016: carácter 119).

70. *Incisura capitis* abre a la *fossa pneumotricipitalis dorsalis*: 0, a igual altura; 1, surco elevado por encima (más caudal) a la fosa y a menudo separado de ésta por una cresta distintiva que atraviesa transversalmente al surco. (=Worthy 2009: carácter 135, modificado de Worthy *et al.* 2016: carácter 120).

71. *Fossa pneumotricipitalis ventralis*, lámina alrededor del margen distoventral ventral desde la facies caudal: 0, ocluye hasta más de la mitad de la fosa; 1, parcialmente ocluye la fosa y permanece elevado de la base de la fosa y se extiende

por debajo del tubérculo ventral; 2, se extiende en la fosa donde se fusiona con su base en la mitad ventral de la fosa; 3, se extiende en la fosa y se fusiona con su base en la mitad dorsal de la fosa. (Modificado de Worthy 2009: carácter 140).

Taxa con fosa no neumática fueron considerados incomparables y codificados como missing data (?).

72. *Fossa pneumotricipitalis ventralis*: 0, abierta y altamente neumática, la cavidad con trabéculas se extiende debajo de *margo caudalis*; 1, cerrada internamente, en forma de bolsillo. (=Worthy y Lee 2008: carácter 58, Worthy *et al.* 2016: carácter 129, modificado de Livezey 1986: carácter 28).

73. *Crista deltopectoralis*: 0, anconalmente cóncavo; 1, anconalmente plano o convexo. (=Livezey 1986: carácter 25, Worthy y Lee 2008: carácter 54, Worthy *et al.* 2016: carácter 121).

74. *Crista deltopectoralis* en vista palmar en relación a la unión de la *crista bicipitalis* con el eje: 0, aproximadamente 50% del largo de la cresta deltoidea se extiende distal a la cresta bicípita; 1, entre 30 y 40% del largo de la cresta deltoidea se extiende distal a la cresta bicípita; 2, significativamente menos del 30% de la cresta deltoidea se extiende distal a la cresta bicípita. (=Worthy y Lee 2008, carácter 55, Worthy *et al.* 2016: carácter 122).

75. *Tuberculum dorsale*: 0, prominente, apuntalada, elevada sobre la superficie del eje; 1: esencialmente coplanar al eje (=Worthy y Lee 2008: carácter 56, Worthy *et al.* 2016: carácter 124, modificado de Livezey 1986: carácter 32).

76. *Tuberculum dorsale*, forma: 0, ovado, con el eje mayor en dirección palmar-anconal; 1, ancho aproximadamente igual al largo; 2, elongado, ovado, con el eje mayor

en dirección dorsoventral. (Modificado de Worthy 2009: carácter 136, Worthy *et al* 2016: carácter 125).

77. *Tuberculum ventrale*, en vista anconal: 0, dirigida proximalmente, por lo que no yace por encima de la *fossa pneumotricipitalis ventralis*; 1, dirigida craneocaudalmente, por lo que su margen distal obstruye parcialmente la *fossa pneumotricipitalis ventralis*. (=Livezey 1986: carácter 28, Worthy y Lee 2008: carácter 57, Worthy *et al.* 2016: carácter 128).

78. *Incisura capitis*, vista anconal: 0, perfil proximal no o apenas interrumpido por la incisura; 1, perfil proximal con una muesca muy somera; 2, perfil proximal con una muesca clara creada por la incisura. (=Worthy y Lee 2008: carácter 59, Worthy *et al.* 2016: carácter 130, modificado de Livezey 1986: carácter 23).

79. *Crista bicipitalis*, forma en vista anconal: 0, ancho a lo largo del foramen neumático por debajo del tubérculo ventral, desde *crus dorsale fossae* a *crus ventrale fossae* distintivamente menor que el largo del tubérculo ventral hasta donde la cresta bicipita se une al eje; 1, aproximadamente igual; 2, distintivamente mayor. (=Worthy y Lee 2008: carácter 60, Worthy *et al.* 2016: carácter 131).

80. Diáfisis: 0, esencialmente lados paralelos en vistas craneal o caudal; 1, angostado distalmente -al menos reducción del 10% en el ancho a mitad del largo- con el punto más angosto en el tercio distal. (=Worthy y Lee 2008: carácter 61, modificado de Worthy *et al.* 2016: carácter 135).

81. Cicatriz del *m. latissimus dorsi anterioris* en vista caudal: 0, comienza proximal a y se alinea con el límite distal de la cresta deltoidea antes de extenderse por el eje; 1, comienza a nivel de y no se alinea con el final de la cresta deltoidea, y se extiende distal a éste; 2, comienza proximal al límite distal de la cresta deltoidea y se extiende distal a ésta sin conexión. (=Worthy y Lee 2008: carácter 62, modificado de Worthy *et al.* 2016: carácter 136).

82. *Proc. flexorius*, largo: 0, corto, termina proximal a los cóndilos dorsal y ventral (en vista caudal, una línea que forma un ángulo recto con el eje mayor del hueso y atraviesa el extremo distal del cóndilo dorsal pasa bien distal al entepicóndilo); 1, largo, extensión distal aproximadamente igual a la del cóndilo dorsal. (=Worthy 2009: carácter 63, reformulado de Worthy y Lee 2008: carácter 63, modificado de Worthy *et al.* 2016: carácter 137).

83. *Tuber. supracondylare dorsale* en vista craneal: 0, presente, prominencia ensanchada craneo-caudalmente en el margen dorsal en el límite proximal del cóndilo dorsal; 1, prominencia no distinguible del epicóndilo dorsal, que usualmente forma una cresta baja, corta y dirigida proximalmente. (=Worthy y Lee 2008: carácter 64).

84. *Tuber. supracondylare ventrale*: 0, faceta paralela al eje, no apuntalada anteriormente; 1, faceta apuntalada anteriormente, inclinada distal o medialmente. (=Worthy y Lee 2008: carácter 65, Worthy *et al.* 2016: carácter 139, modificado de Livezey 1986: carácter 26, Livezey 1996a: carácter 26).

85. Inserción de *M. scapulohumeralis cranialis* o *supraspinatus* (Howard 1929): 0, pobremente definida, corta y amplia; 1, elongado, pero terminando distalmente muy por debajo del cruce de la cresta bicipita y el eje; 2, elongada y robusta, a menudo elevada, terminando distalmente al mismo nivel o más distal a la unión entre la cresta bicipita y el eje. (=Worthy 2009: carácter 138).

86. *Sulcus scapulotricipitalis*: 0, ausente o apenas definido; 1, presente en cara anconal/ caudal, pero no extendiéndose alrededor del límite distal del epicóndilo dorsal; 2, presente, extendiéndose distalmente alrededor del epicóndilo dorsal, formando una muesca caudal en vista anconal. (=Worthy y Lee 2008: carácter 66, Worthy *et al.* 2016: carácter 140).

87. Inserción del *pronator brevis*, *sensu* Howard (1929), = inserción del *M. flexor carpi ulnaris* (Livezey 1986): 0, depresión en fase ventral separada de la faceta del ligamento anterior; 1, incorporada al margen ventral de la faceta del ligamento anterior. (=Worthy y Lee 2008: carácter 67, Worthy *et al.* 2016: carácter 141, modificado de Livezey 1986: carácter 34).

88. *Fossa m. brachialis*: 0, bien definida; 1, mal definida, plana. (=Worthy y Lee 2008: carácter 68, modificado de Livezey 1986: carácter 35).

89. Ancho del espacio entre la faceta para la inserción del ligamento articular anterior y el ápice proximoventral del cóndilo dorsal: 0, angosto, ancho igual o más angosto que el ancho de la faceta; 1, espacio más ancho que la faceta. (=Worthy 2009: carácter 137, Worthy *et al.* 2016: carácter 144).

90. *Fossa olecrani*: 0, somera; 1, profunda, bien definida. (=Worthy 2009: carácter 139, Worthy *et al.* 2016: carácter 145).

Ulna

91. *Tuber bicipitale ulnare* (inserción *M. biceps brachii*): 0, forma un tubérculo prominente elongado separado de los márgenes cotilares y extendiéndose distal al *proc. cotylaris dorsalis* diagonalmente y proximalmente hacia *cotyla ventralis*; 1, forma dos puntos de inserción distintivos, uno colindante con la *cotyla ventralis* en la *incisura radialis* y limitado dorsalmente por el proceso cotilar dorsal, el segundo distal al proceso cotilar dorsal; 2, forma un área simple de inserción colindante con la cótila ventral y limitado dorsalmente por el proceso cotilar dorsal. (=Worthy y Lee 2008: carácter 69).

92. Largo: 0, aproximadamente igual o mayor al del húmero; 1, significativamente (>5%) más corto que el húmero. (=Worthy y Lee 2008: carácter 71).

Carpometacarpo

93. Borde externo de la *trochlea carpalis*: 0, forma una curva convexa al eje inclusive caudalmente, no interrumpida por muesca; 1, con una muesca marcada; 2, con una muesca marcada pero el borde ausente distal a la muesca. (=Worthy y Lee 2008: carácter 72).

94. Parte distal del borde interno de la *trochlea carpalis*: 0, espesor uniforme; 1, espesor mayor que la parte proximal. (=Livezey 1986: carácter 47, Livezey 1996a: carácter 32, Worthy y Lee 2008: carácter 73)

95. *Fovea carpalis cranealis*: 0, ausente, margen craneal de la troclea carpal plano - ligeramente convexo; 1, presente, margen craneal de la troclea carpal cóncavo; 2, presente, contiene un foramen neumático. (=Worthy y Lee 2008: carácter 74).

96. *Fovea carpalis caudalis*: 0, somera a moderadamente profunda; 1, profunda, limitada por un margen dorsal alto, extendiéndose marcadamente por debajo del plano del metacarpal III. (Modificado de Worthy y Lee 2008: carácter 75, Livezey 1986: carácter 46, Livezey 1996a: carácter 31).

97. *Fossa infratrochlearis*: 0, somera; 1, profunda, se extiende hasta o por debajo del nivel de la facies del proceso extensor. (=Worthy y Lee 2008: carácter 76).

98. *Proc. extensorius*, vista ventral: 0, no elongado, largo craneocaudal menor que el ancho craneocaudal de la troclea carpal; 1, elongado, largo igual o mayor que el ancho de la tróclea carpal. (=Worthy y Lee 2008: carácter 79, modificado de Livezey 1986: carácter 42, Livezey 1996a: carácter 30, Livezey 1996b: carácter 73, Ericson 1997: carácter 37).

99. Vista apical del *proc. extensorius*: 0, redoneado; 1, alargado próximo-distalmente.

100. Facies caudal del *os metacarpale minus*: 0, redondeada o aplanada adyacente al *fornix* con metacarpal II; 1, con surco muy débil o somero; 2, con surco distintivo. (=Worthy y Lee 2008: carácter 80, modificado de Livezey 1986: carácter 44).

101. Largo de metacarpal II distal al *proc. alularis* hasta el comienzo del espacio intermetacarpal en relación con el ancho en vista ventral de los metacarpales fusionados II y III en esta sección: 0, largo, igual o mayor que el ancho; 1, corto, menor que el ancho. (=Worthy y Lee 2008: carácter 81).

102. Inserciones ligamentarias cerca del borde carpal: 0, con una sola cicatriz distintiva proximal para la inserción del lig. *Ulnocarpometacarpale dorsale* (ligamento externo); 1, con una cicatriz distintiva para el ligamento externo y una indistinta y mucho menor para el ligamento externo escafo-lunar, localizada a nivel con la parte más superior de la fosa cuneiforme en la cresta distal a la cicatriz del ligamento externo; 2, con una cicatriz para el ligamento externo y una distinta ligeramente menor para el ligamento externo escafo-lunar, que está usualmente al menos parcialmente elevada sobre la superficie de alrededor, localizada como en '1'; 3, con una cicatriz del ligamento externo y otra distinta para el ligamento externo scapho-lunar, a veces elongada, localizada más distal que en el estado '2', nivelada con el centro de la fosa cuneiforme. (=Worthy y Lee 2008: carácter 82).

103. Inserción del *m. extensor metacarpi ulnaris*: 0, dos rugosidades distintivas, una adyacente al *fornix* de metacarpales II y III, la otra más proximal; 1, una rugosidad, aproximadamente adyacente al *fornix* de metacarpales II y III; 2, una rugosidad distal al *fornix*. (=Worthy y Lee 2008: carácter 83, modificado de Livezey 1986: carácter 43, Livezey 1996a: carácter 33, Ericson 1997: carácter 39).

104. Curvatura del *Os minus*: 0, fuertemente curvado (como *Chauna*); 1, aproximadamente recto.

105. *Spatium intermetacarpale*, cuando el *Os minus* es recto: 0, homogéneo en amplitud; 1, mayor distalmente.

Thalassornis leuconotus y *Stictonetta naevosa* codificados desde Livezey (1988).

106. Borde distal, sinostosis entre metacarpales II y III, largo máximo, medido desde el límite distal del espacio intermetacarpal a la *facies artic. digitalis minoris* (faceta dedo III): 0, largo de la sinostosis menor que el ancho medido apenas distal al *spatium intermetacarpale* (o sea sinostosis corta); 1, largo mayor o igual al ancho de sinostosis, es decir sinostosis larga. (=Worthy y Lee 2008: carácter 84).

No evaluado en taxa con reducción en el miembro anterior, por lo tanto *Cayaoa* codificado con “?”.

107. *Facies artic. digitalis minoris et major*: 0, faceta para dígito III se extiende distalmente más que la faceta para el dígito II; 1, faceta para los dígitos II y III tienen igual extensión distal; 2, faceta para el dígito III termina proximalmente a la del dígito II. (=Worthy y Lee 2008: carácter 85, modificado de Livezey 1986: carácter 45, Livezey 1996a: carácter 61, Ericson 1997: carácter 41).

Pelvis

108. *Fenestrae intertransversariae*: 0, ausente; 1, solo en la mitad más posterior de la parte del sinsacro caudal al acetábulo, 2: presente en el sinsacro sobre todo el largo caudal al acetábulo. (=Worthy 2009: carácter 142).

109. *Canalis iliosynsacralis*: 0, ausente, ilion fusionado de manera completa dorsalmente; 1, aberturas pareadas dirigidas caudalmente. (=Worthy 2009: carácter 143).

110. Cuerpo del isquion: 0, sin ningún foramen abriendo lateralmente por debajo del antitrocanter en su unión al acetábulo; 1, con un foramen neumático. (=Worthy 2009: carácter 144).

111. *Antitrochanter*: 0, con aberturas neumáticas medialmente a la fossa renalis o posteriormente en el foramen ilioisquiádico; 1, Sin. (=Worthy 2009: carácter 145).

112. *Recessus caudalis fosae*: 0, somero y neumático; 1, ausente. (Modificado de Worthy 2009: carácter 146).

113. Foramen ilioisquiádico: 0, muy corto, mucho menor a 1/2 el largo del isquion desde el foramen acetabular; 1, aproximadamente 1/2 de la longitud del isquion desde el foramen acetabular; 2, largo, mayor a 1/2 el largo del isquion desde el foramen acetabular. (=Worthy 2009: carácter 147).

Eudromia codificado como missing data (?) al considerarse como incomparable.

114. *Tuberculum preacetabulare*: 0, muy prominente, con una muesca entre éste y el ilion; 1, menos prominente, sin una muesca por encima. (=Livezey 1996b: carácter 82, Worthy 2009: carácter 148).

115. Cuerpo del pubis: 0, cóncavo dorsalmente; 1, recto o plano. (=Livezey 1986: carácter 115, Livezey 1996a: carácter 35, Worthy 2009: carácter 149).

116. Pubis, sección distal a la articulación con el isquion: 0, homogéneo o algo expandido caudalmente; 1, expansión caudal pronunciada en relación a la parte inmediatamente anterior (eg. *Cygnus*). (=Livezey 1986: carácter 117, Worthy 2009: carácter 150).

Fémur

117. *Linea intermuscularis caudalis*: 0, dos líneas, una lateral y la otra medial, orientadas proximalmente; 1, una línea, comenzando en el tubérculo a mitad del largo, dirigida lateralmente hacia el trocánter, y una tuberosidad ligamentaria distintiva medialmente por debajo del *caput femoris*; 2, sin líneas, dos tuberosidades distintivas, una a mitad del largo otra como en '1' debajo del *caput*; 3, una línea distintiva orientada hacia el *caput*, conectando tubérculos a mitad del largo y debajo de éste. (=Worthy y Lee 2008: carácter 86, modificado de Livezey 1986: carácter 58, Ericson 1997: carácter 42).

118. *Facies articularis antitrochanterica*, plano lateromedial: 0, superficie cóncava; 1, convexa. (=Worthy y Lee 2008: carácter 87).

119. Extensión anterior del trocánter en comparación con la profundidad del *caput*: 0, relativamente grande, tanto que la profundidad anteroposterior del trocánter excede la profundidad del *caput*; 1, reducido, tanto que la profundidad del trocánter solamente iguala la del *caput*. (=Livezey 1986: carácter 52, Livezey 1996a: carácter 68, carácter Worthy y Lee 2008: carácter 90).

120. Límite distal del *condylus medialis*: 0, aproximadamente igual que la del cóndilo externo; 1, distintivamente menor. (=Livezey 1986: carácter 53, Worthy y Lee 2008: carácter 91).

121. *Sulcus patellaris*: 0, corto y ancho, tanto que el largo del surco desde el límite proximal del cóndilo medial (tomado medialmente entre los cóndilos) es aproximadamente igual a o más corto que el ancho entre los cóndilos (tomado desde el centro de su máxima elevación a mitad de camino en vista dorsal); 1, elongado, largo del surco mucho mayor que su ancho, usualmente profundo. (=Livezey 1986: carácter 54, Worthy y Lee 2008: carácter 92).

122. Curvatura del eje en vista lateral: 0, recto o escasa curvatura; 1, moderada, restringida al tercio distal; 2, fuerte, subangular. (=Livezey 1986: carácter 55, Worthy y Lee 2008: carácter 93, modificado de Livezey 1996a: carácter 36).

123. *Tuber m. gastrocnemialis lateralis* forma una cresta que es: 0, corta, prominente, ovada, no extendiéndose proximalmente más allá del *sulcus patellaris*; 1, ovada a elongada y con distintiva curvatura medial, extendiéndose proximalmente al *sulcus patellaris* en no más de un 50%; 2, larga y angosta, extendiéndose proximal al *sulcus patellaris* en mucho más de un 50%. (Modificado de Worthy y Lee 2008: carácter 89).

124. Facies posterior, inserción ligamental a mitad del eje -es decir distal al límite posterior de la línea intermuscular-: 0, no prominente; 1, prominente o marcadamente agrandada. (=Livezey 1986: carácter 57, Worthy y Lee 2008: carácter 95).

125. *Fossa poplitea*: 0, somera; 1, profunda. (=Livezey 1986: carácter 56, Livezey 1996a: carácter 38, Worthy y Lee 2008: character 94).

126. Borde interno del límite distal de la diáfisis: 0, curvatura suave hacia el cóndilo; 1, *crista supracondylaris medialis* expandida; 2, *crista supracondylaris medialis* corta, forma una muesca en la unión con el cóndilo. (=Worthy y Lee 2008: carácter 96, modificado de Livezey 1986: carácter 59).

127. Aspecto caudal, *impressio ansae m. iliofibularis* forma una faceta distintiva en el límite proximal del borde lateral de la *trochlea fibularis*: 0, Si, en la unión de las facies lateral y caudal y dirigido caudal-caudoventralmente; 1, Si, enteramente en la facies lateral (no visible en vista caudal) y mirando lateralmente; 2, Si, en facies caudal (no visible en vista lateral), y dirigido caudoproximalmente; 3, sin faceta discernible. (=Worthy y Lee 2008: carácter 126).

Tibiotarso

128. Borde laterocaudal de facies articularis medialis en vista proximal: 0, forma una pendiente; 1, recto, ocupando menos de 1/2 del borde caudal del extremo proximal del tibiotarso; 2, redondeado, amplio, ocupando más de 1/2 del borde caudal del tibiotarso.



Figura 7.6. Carácter 128 en Tibiotarsos proximales de *Cayaoa bruneti* (izquierda) y *Chloephaga picta* (derecha).

129. *Crista cnemialis cranialis*: 0, no desviada lateralmente; 1, desviada lateralmente. (=Livezey 1986: carácter 68, Livezey 1996a: carácter 70, Livezey 1996b: carácter 85, Worthy y Lee 2008: carácter 102).

130. *Crista cnemialis cranialis*: 0, carente de una cresta distintiva que se extiende distalmente a lo largo de la superficie anterior del eje; 1, continuada por una cresta distintiva a lo largo de la superficie anterior del eje hasta un punto bien distal al límite proximal de la cresta fibular. (=Livezey 1986: carácter 65, Worthy y Lee 2008: carácter 104).

131. *Impressio lig. collateralis medialis*: 0, baja, no prominente; 1, prominente en relación a la facies en la que se basa; 2, muy prominente. (=Worthy y Lee 2008, carácter 97).

132. *Linea extensoria* en relación a la inserción ligamentaria: 0, inserción ligamentaria separada de la línea intermuscular y cara medial aproximadamente en ángulo recto a la cara craneal/anterior adyacente en el límite distal de la inserción ligamentaria; 1, inserción ligamentaria separada de línea intermuscular, que se desplaza lateralmente del margen medial (vista anterior), entonces la sección del eje medial interviniente mira anteromedialmente; 2, inserción ligamentaria se apoya en la línea intermuscular, resultando en que la facies anterior por encima de la cresta fibular es marcadamente convexa. (=Worthy y Lee 2008: carácter 98).

133. *Epicondylus medialis*, con la prominencia ligamentaria interna: 0, pronunciada, visible en vista anterior; 1, presente, ocluido por el borde del cóndilo medial en vista anterior; 2, ausente. (=Worthy y Lee 2008: carácter 99).

134. Borde del cóndilo interno, aspecto distal: 0, con muesca; 1, sin muesca. (=Livezey 1986: carácter 62, Worthy y Lee 2008: carácter 100).

135. *Sulcus m. fibularis* -surco para el *peroneus profundus* (*sensu* Howard 1929)- : 0, con hueso que cranealmente le genere un puente como *Dendrocygna*; 1, limitado lateralmente por una cresta bien definida y mirando cranealmente; 2, pobremente definida, limitado lateralmente por una prominencia ligamental externa redondeada; 3, surco no discernible, prominencia del ligamento externo se elonga proximalmente como una cresta en el margen craneomedial. (=Worthy y Lee 2008: carácter 101, modificado de Livezey 1986: carácter 67).

136. Extensión anterior de los cóndilos: 0, interno distintivamente mayor que el externo; 1, aproximadamente igual. (=Livezey 1986: carácter 64, Livezey 1996b: carácter 86, Worthy y Lee 2008: carácter 103).

Tarsometatarso

137. Ancho de la base de las cótilas en relación al ancho anterior: 0, mucho mayor de 1/2 del ancho proximal; 1, aproximadamente 1/2 ancho proximal; 2, mucho menor de 1/2 del ancho proximal. (=Worthy y Lee 2008: carácter 107, redefinido de Livezey 1986: carácter 72, relacionado con Livezey 1996b: carácter 90, Ericson 1997: carácter 45).

138. *Fossa parahypotarsalis medialis*: 0: muy grande y profunda (Anseranas), 1: somera, superficie desde la cresta calcanea medial hasta el margen anterior del eje medial cóncava (*Dendrocygna*), 2: ausente, superficie desde la cresta calcánea medial al margen anterior de la cara medial del eje plana o convexa. (=Worthy y Lee 2008: carácter 108, relacionado con Livezey 1996b: carácter 90, Ericson 1997: carácter 45).

139. *Hypotarsus*: 0, asulcado; 1, munosulcado; 2, trisulcado; 3, monocanaliculado.

140. *Crista medialis hypotarsi*, extensión plantar: 0, extensión algo mayor a la de las crestas adyacentes; 1, extensión mucho mayor a la de las crestas adyacentes, solapándose parcialmente con la más medial de las *cristae intermedia hypotarsalis*. (Reformulado de Worthy y Lee 2008: carácter 106).

El carácter 70 de Livezey (1986) evalúa la extensión distal de la crista medialis, mientras que el carácter 138 de Worthy (2008) evalúa su extensión plantar. En este estudio ambos caracteres fueron analizados por separado, pero el carácter de Worthy fue reformulado para captar mejor la diferencia entre el estado de *Oxyura* o *Biziura* y el del resto. *Eudromia* y *Odontophorus* fueron considerados incomparables.

141. Extensión distal de *crista medialis hypotarsi*: 0, similar al resto de las crestas hipotarsales; 1, mucho mayor. (=Livezey 1986, carácter 70).

142. *Crista medialis hypotarsi*, límite distal: 0, En forma de gancho, formando una muesca; 1, La cresta termina abruptamente, cae escalonadamente hacia el eje; 2, La cresta termina gradualmente hacia el eje. (=Worthy y Lee 2008: carácter 117).

143. *Cristae intermediae hypotarsalis medialis*, forma: 0, en forma de cuña, con su extremo distal más agudo; 1, sin forma de cuña, extremos proximal y distal de ancho similar.

144. Extensión plantar de *crista lateralis hypotarsalis* en relación a la extensión de las *cristae intermediae hypotarsi*: 0, igual o ligeramente mayor; 1, mucho menor.

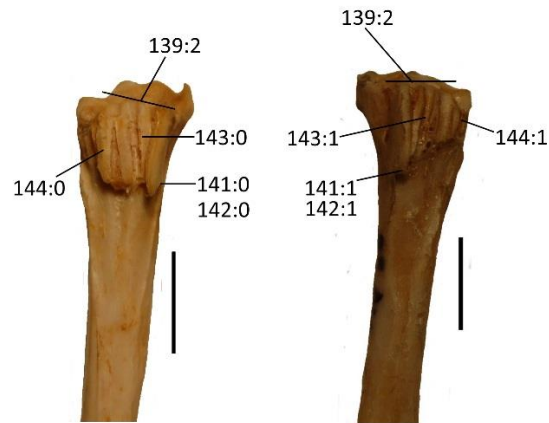


Figura 7.7. Caracteres 139, 141, 142, 143 y 144 en hipotarso izquierdo de *Dendrocigna viduata* (izquierda) y derecho de *Aix galericulata* (derecha).

145. Diáfisis, ancho a mitad del largo: 0, más ancho que profundo; 1, aproximadamente igual de ancho que de profundo; 2, más profundo que ancho. (=Worthy y Lee 2008: carácter 116).

146. Surco extendiéndose distal desde el *sulcus extensorius*: 0, relativamente somero, no extendiéndose más allá del 50% del largo total; 1, más profundo, puede tener una cresta medialmente, se extiende mucho más allá del 50% del largo total. (=Worthy y Lee 2008: carácter 110).

147. *Cristae plantaris lateralis*, acercamiento a *facies dorsalis*: 0, gradual, cercano a la *trochlea metatarsi IV*; 1, abrupto, lejano a la *trochlea metatarsi IV*; 2, gradual, lejano a la *trochlea metatarsi IV*.

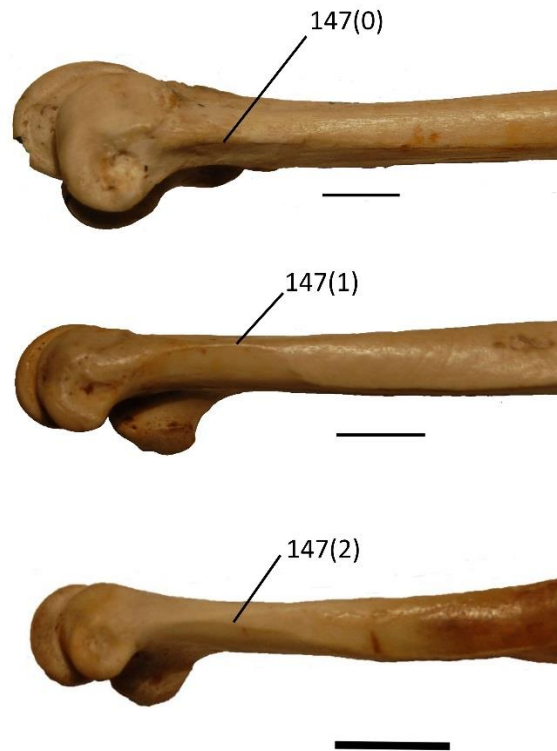


Figura 7.8. Carácter 147 en (de arriba abajo) tarsometatarsos izquierdos de *Chauna*, *Cygnus* y *Lophonetta*.

148. *Fossa metatarsi I*: 0, presente; 1, ausente. (=Livezey 1986: carácter 71, Livezey 1996b: carácter 91, Ericson 1997: carácter 47, Worthy y Lee 2008: carácter 113).

149. Pasaje ligamentario anterior (de dos) entre *trochlea metatarsi III* y *trochlea metatarsi IV* (en la pared distal del *foramen vasculare distale*): 0, oculto en vista anterior por hueso; 1, mayoritariamente o completamente expuesto anteriormente debido a reducción de la cubierta ósea. (=Livezey 1986: carácter 69, Worthy y Lee 2008: carácter 112).

150. Abertura posterior del *foramen vasculare distale*: 0, dirigida plantarmente, a nivel de la superficie del eje; 1, dirigida distoplantariamente, con un receso en una depresión inmediatamente proximal a la *incisura intertrochlearis lateralis*. (=Livezey 1986: carácter 77, Livezey 1996b: carácter 92, Ericson 1997: carácter 46, Worthy y Lee 2008: carácter 115).

151. *Trochlea metatarsi* II, expansión medial: 0, si, como un ala *Anseranas*; 1, no, facies medial aplanada. (=Livezey 1986, carácter 73, Livezey 1996b: carácter 93, Worthy y Lee 2008: carácter 114).

152. *Trochlea metatarsi* II, extension distal: 0, aproximadamente igual a la tróclea del dígito IV en extensión distal; 1, proximal a la tróclea del dígito IV, pero se extiende hasta o distal a la *incisura intertrochlearis lateralis*; 2, proximal a la tróclea del dígito IV, pero su extremo distal proximal a la *incisura intertrochlearis lateralis*. (=Worthy y Lee 2008: carácter 105, modificado de Livezey 1986: carácter 68, Livezey 1996a: carácter 75, Livezey 1996b: carácter 94, Ericson 1997: carácter 48).

153. Surco *trochlea metatarsi* II, vista plantar: 0, ausente; 1, presente

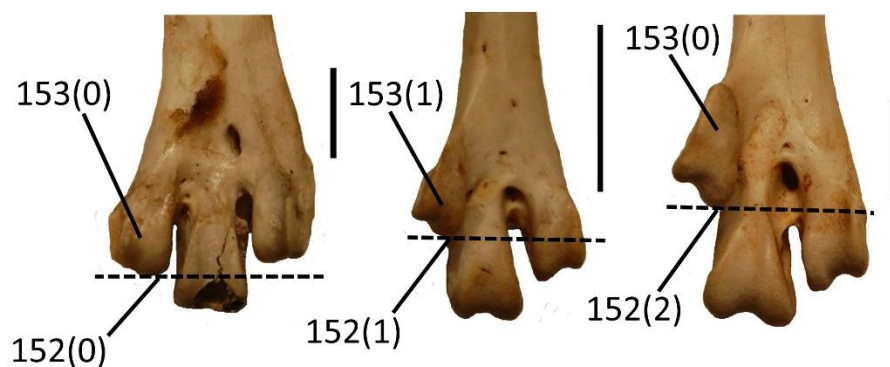


Figura 7.9. Caracteres 152 y 153 en tarsometatarsos derechos en vista plantar de *Chauna torquata* (izquierda), *Dendrocygna viduata* (centro) y *Cygnus melancoryphus* (derecha).

154. Surco *trochlea metatarsi* II, vista distal: 0, somero, apenas visible (eg. *Chauna*); 1, profundo.

Stictonetta y *Thalassornis* codificados desde Livezey (1988).

155. Bordes de la *trochlea metatarsi* II, vista distal: 0, borde mesial mucho menor que el lateral, tróclea marcadamente asimétrica; 1, Bordes aproximadamente iguales, tróclea aproximadamente simétrica.

Stictonetta y *Thalassornis* codificados desde Livezey (1988).

(Los caracteres 153, 154 y 155 han sido modificados del carácter 74 de Livezey (1986), 79 de Livezey 1996 y 109 de Worthy (2008) con el propósito de describir mejor la variación en la *trochlea metatarsi* II (ver Cenizo y Agnolín 2010 para una discusión del carácter).

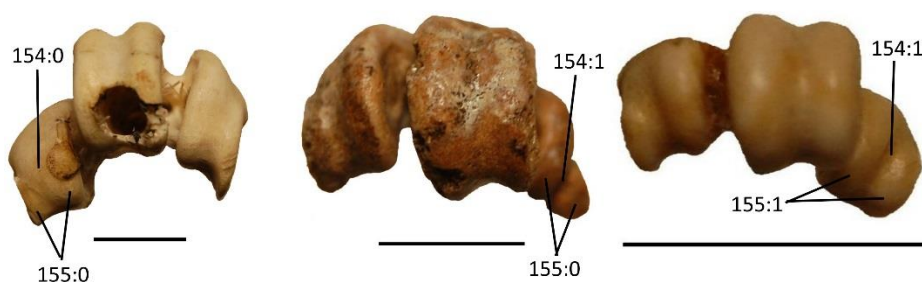


Figura 7.10. Caracteres 154 y 155 en tarsometatarsos (de izquierda derecha) *Chauna* (derecho), *Cayaoa* (izquierdo) y *Aix* (izquierdo).

156. Margen lateral en vista anterior: 0, *Trochlea metatarsi* IV deflecionada de la línea de la mitad distal del eje (en la mayor parte de los taxa); 1, TIV sin deflección lateral en relación a la mitad distal del eje (*Biziura*/ *Oxyura*). (=Worthy y Lee 2008: carácter 111).

157. Largo del tarsometatarso en relación al largo del fémur: 0, más largo que el fémur; 1, aproximadamente igual (+5%) que el fémur; 2, más corto que el fémur. (=Worthy y Lee 2008: carácter 118).

7.2.2. Análisis filogenético

El análisis fue realizado con cinco grupos externos, tres pertenecientes al clado Anseriformes (*Chauna*, *Presbyornis* y *Anseranas*) y dos no Anseriformes: *Odontophorus capueria* (Galliformes, Odontophoridae) y *Eudromia elegans* (Tinamiformes, Tinamidae) el cual se utilizó como raíz del árbol y anclaje externo a la familia Anatidae. La codificación de cada carácter y sus estados fue realizado a través de la observación directa de los materiales, a excepción de *Anseranas semipalmata*, *Presbyornis*, *Biziura lobata*, *Thalassornis leuconotus*, *Tadorna radjah*, *Anser rossi*, *Malacorhynchus membranaceus*, *Stictonetta naevosa* y *Cereopsis* para los cuales se siguió la codificación de Worthy (2009), ya que no se logró tener acceso a especímenes de dichos taxones. *Vegavis iai* (Clarke *et al.* 2005) fue excluido del análisis por su incompletitud, porque el descubrimiento de nuevos restos (Clarke *et al.* 2016) y las dudas sobre la afinidad de *Vegavis* con los Anseriformes (Mayr 2016, Worthy *et al.* 2017) hacen que dicho taxón requiriera una redescricción, tarea que está por fuera del objetivo de la presente tesis.

Siguiendo a Worthy y Lee (2008), se realizó un análisis eliminando aquellos caracteres que presentaran estados propios de taxones buceadores y por lo tanto relacionados directamente al buceo, considerando que pueden ser homoplásicos y por lo tanto generar agrupamientos más allá de las relaciones de parentesco. Para que un carácter en este análisis sea considerado como relacionado al buceo, debe cumplir con un criterio doble. Dentro de Anatidae, debe ser exclusivo de las especies buceadoras (Worthy y Lee 2008), y fuera de Anatidae, debe estar presente en los tres clados de buceadores propulsados por los miembros posteriores que presentan un mayor número de especies, es decir en Podicipedidae, Gaviidae y Phalacrocoracidae.

A su vez se realizó un análisis cladístico forzando la monofilia de los grandes clados, definidos en base a los resultados de análisis moleculares (por ejemplo de Eo *et al.* 2009 y Huang *et al.* 2014), siguiendo la metodología de Worthy y Lee (2008) y Worthy (2009). Los clados forzados están explicitados en la Tabla 7.1.

Tabla 7.1. Monofilias forzadas, géneros contenidos en cada clado forzado y fuentes que obtuvieron esos clados previamente.

Clado	Géneros contenidos	Fuente
Anatidae	<i>Thalassornis, Dendrocygna, Malacorhynchus, Stictonetta, Biziura, Oxyura, Nomonyx, Anser, Coscoroba, Cereopsis, Cygnus, Branta, Chloephaga, Tadorna, Aythya, Netta, Mergus, Somateria, Aix, Amazonetta, Lophonetta, Tachyeres, Anas</i>	Eo et al. 2008, Huang et al. 2014, Worthy y Lee 2008, Worthy 2009
Dendrocygnae	<i>Thalassornis, Dendrocygna</i>	Eo et al. 2008, Huang et al. 2014
Oxyurinae+ Anserinae+ Tadorninae- Anatinae	<i>Malacorhynchus, Stictonetta, Biziura, Oxyura, Nomonyx, Anser, Coscoroba, Cereopsis, Cygnus, Branta, Chloephaga, Tadorna, Aythya, Netta, Mergus, Somateria, Aix, Amazonetta, Lophonetta, Tachyeres, Anas</i>	Eo et al. 2008, Huang et al. 2014
Oxyurinae	<i>Malacorhynchus, Stictonetta, Biziura, Oxyura, Nomonyx</i>	Worthy y Lee 2008, Worthy 2009 (en parte)
Anserinae+Tadorninae-Anatinae	<i>Anser, Coscoroba, Cereopsis, Cygnus, Branta, Chloephaga, Tadorna, Aythya, Netta, Mergus, Somateria, Aix, Amazonetta, Lophonetta, Tachyeres, Anas</i>	Eo et al. 2008, Huang et al. 2014, Worthy y Lee 2008, Worthy 2009

Tabla 7.1. (Continuación). Monofilias forzadas, géneros contenidos en cada clado forzado y fuentes que obtuvieron esos clados previamente.

Anserinae	<i>Anser, Coscoroba, Cereopsis, Cygnus, Branta</i>	Eo <i>et al.</i> 2008, Huang <i>et al.</i> 2014, Worthy y Lee 2008, Worthy 2009
Tadorninae- Anatinae	<i>Tadorna, Aythya, Netta, Mergus, Somateria, Aix, Amazonetta, Lophonetta, Tachyeres, Anas</i>	Huang <i>et al.</i> 2014, Worthy y Lee 2008, Worthy 2009
Chloephaga	<i>Chloephaga</i>	Eo <i>et al.</i> 2008, Huang <i>et al.</i> 2014, Worthy y Lee 2008, Worthy 2009
Aythinae	<i>Netta, Aythya</i>	Eo <i>et al.</i> 2008, Huang <i>et al.</i> 2014, Worthy y Lee 2008, Worthy 2009
Merginae	<i>Mergus, Somateria</i>	Eo <i>et al.</i> 2008, Worthy y Lee 2008, Worthy 2009
Aix	<i>Aix</i>	Eo <i>et al.</i> 2008, Huang <i>et al.</i> Worthy y Lee 2008, Worthy 2009
Anatinae	<i>Amazonetta, Anas, Lophonetta, Tachyeres</i>	Huang <i>et al.</i> 2014, Fulton <i>et al.</i> 2012

Por último, el conjunto de datos fue dividido en las siguientes particiones: cráneo, cintura pectoral, húmero, ulna, carpometacarpo, cintura pélvica, fémur, tibiotarso,

tarsometatarso, y se realizaron análisis cladísticos con todas las particiones que poseyeran más de diez caracteres (cráneo, cintura pectoral, húmero, carpometacarpo, fémur y tarsometatarso), con el fin de analizar la señal filogenética de cada partición. Dado que no todos los materiales pueden ser referibles a la especie *Cayaoa bruneti* con igual grado de certeza, se ha realizado un análisis filogenético con monofilias forzadas considerando exclusivamente los caracteres provenientes del holotipo de la especie. Dicho análisis a su vez evaluará con mayor rigor los resultados obtenidos con el conjunto total de caracteres.

Todos los análisis fueron realizados con pesos iguales utilizando el programa TNT versión 1.0 (Goloboff *et al.* 2008). Se realizaron búsquedas heurísticas mediante 1000 réplicas de árboles de Wagner (con una secuencia de adición de taxa aleatoria) seguido de intercambio de ramas (bisección y reconexión, guardando diez árboles por réplica). El soporte de las ramas fue evaluado mediante un remuestreo con la metodología de Bootstrap con frecuencias absolutas y mediante soportes absolutos de Bremer, salvo en el caso del árbol con la topología restringida donde no fue posible calcular los soportes de Bremer.

7.3. Resultados

7.3.1. Análisis con todos los caracteres y sin monofilias forzadas

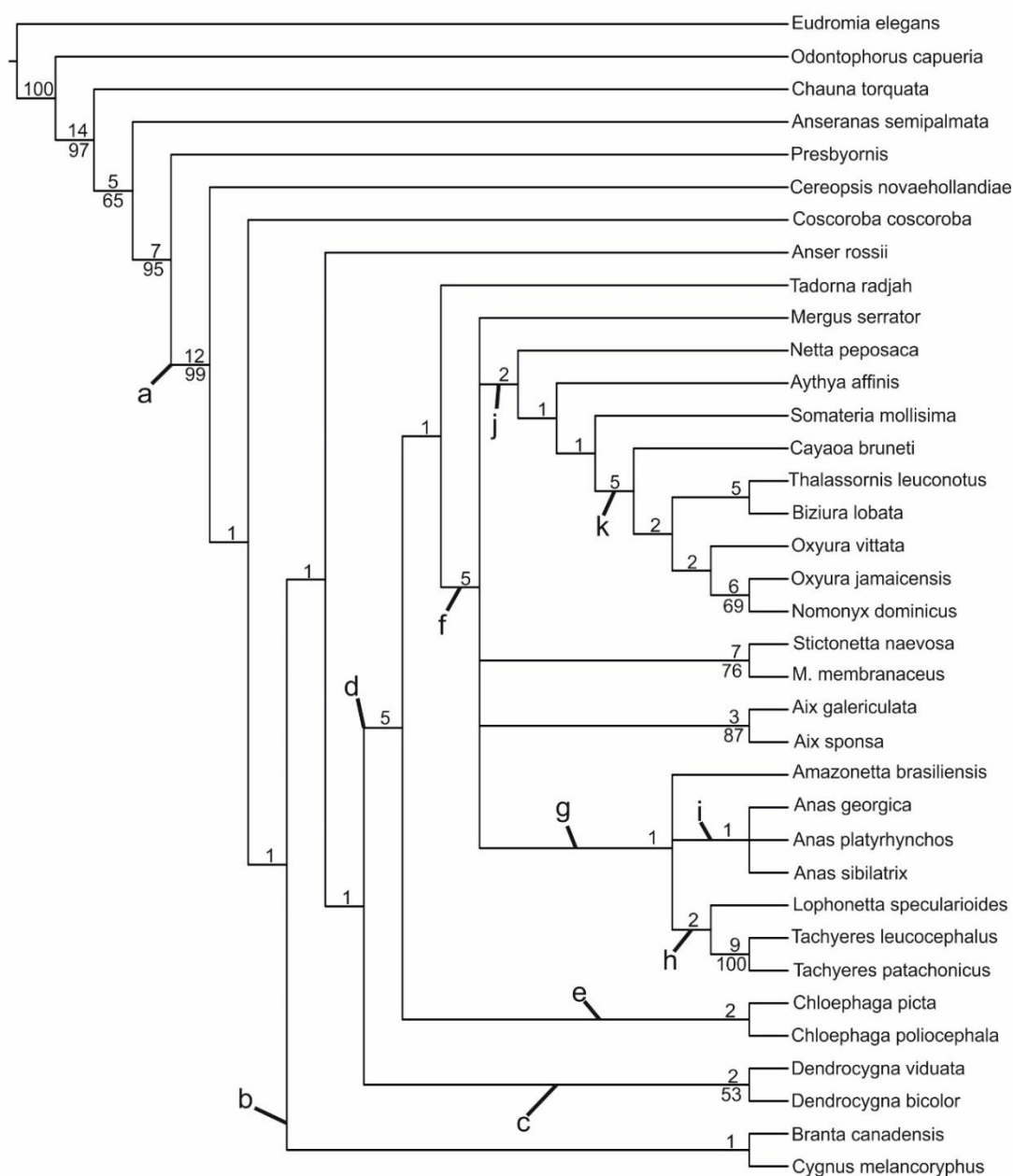


Figura 7.11. Consenso estricto de los árboles obtenidos con el análisis con todos los caracteres y sin monofilias forzadas. Soportes de Bremer por encima de las ramas y Bootstrap por debajo.

El análisis cladístico dio como resultado seis árboles de 817 pasos con un IR: 0,618 y IC: 0,294. Un consenso estricto de los árboles resultantes se observa en la figura 7.11. El clado Anatidae (señalado como a en figura 7.11) conserva su monofilia bien sustentada por 15 sinapomorfías no ambiguas (soporte de Bremer absoluto: 12), las cuales provienen de caracteres del cráneo, la cintura pectoral, el esternón y los miembros. En el cráneo, el *processus supraorbitalis* del *lacrimalis* pasa a ser grande y grueso (carácter 5: estado 2), se presentan ensanchamientos posteriores a la *zona elástica craniofacialis* (carácter 14: estado 1) en la mandíbula el *recessus conicalis* está presente y profundo (carácter 33: estado 1); menos de la mitad del cuerpo esternal presenta *processus costalis* (carácter 44:1); el foramen neumático del *corpus coracoidei* cercano al proceso procoracoideo está formado por ligamentos osificados (carácter 57:2); en el coracoides el *processus acrocoracoideus* presenta un área amplia de forámenes neumáticos (carácter 58:2); en el húmero, el *sulcus scapulotricipitalis* (carácter 86:1) pasa a estar presente; en el carpometacarpo, el borde externo de la *trochlea carpalis* presenta una muesca marcada (carácter 93:1); en la pelvis, el *recessus caudalis fossae* (carácter 112:1) pasa a estar ausente; en el fémur, la *línea intermuscularis caudalis* (carácter 117:3) está orientada hacia el *caput femoris* y conecta tubérculos a mitad del largo y debajo del *caput*; el plano anteromedial de la *facies articularis antitrochanterica* (118:1) presenta su superficie convexa; el límite distal del *condylus medialis* (120:1) es distintivamente menor al del *condylus lateralis*; la *facies posterior*, a mitad del eje, presenta una inserción ligamental prominente (124:1); en el tarsometatarso está ausente la *fossa metatarsi I* (148:1) y la abertura posterior del *foramen vasculare distale* está dirigida distoplantariamente (150:1).

Como miembro más basal de Anatidae se ubica *Cereopsis*, seguido de un clado conformado por *Cygnus* y *Branta* (b en figura 7.11) (*Cereopsis*(*Cygnus-Branta*) que está sustentado por cinco sinapomorfías no ambiguas, casi todas provenientes de caracteres craneanos salvo por una proveniente del húmero. En el cráneo el extremo anterior de la *pila supranasalis* es mucho más angosto que el posterior (2:1); está presente el *sulcus* de las glándulas nasales (16:1); la *lamina parasphenoidalis* tiene una elevación mesial pronunciada (21:2); la superficie palatal del *os premaxillare* tiene una fosa ancha y sólidamente emarginada (25:1); y en el húmero el *processus flexorius* es corto (82:0). Al clado de *Cygnus+Branta* le sigue *Anser*, que es el grupo hermano del clado que une las dos especies de *Dendrocygna*, por lo que Anserinae resulta parafilético. Las dos especies de *Dendrocygna* conforman un clado (c en figura 7.11) que tiene un soporte de Bremer de 2 y está sustentado por 18 sinapomorfías no ambiguas provenientes en

mayor medida de caracteres craneanos y del carpometacarpo, aunque también de esternón, el húmero y el tarsometatarso. En el cráneo el extremo posterior de la *pila supranasalis* en vista dorsal es mucho mayor que el anterior (2:1); el *processus supraorbitalis* del *os lacrimale* está ausente (5:0); la *depressio frontalis* es un surco somero entre el área interorbital (17:2); y la primera parte de la órbita pasa de cóncava a recta (18:0); en el cuadrado el margen dorsolateral que se extiende desde el *processus oticus* hasta el *processus orbitalis* forma una línea recta (28:0). En el esternón, la *spina externa* está ausente (46:0); en el coracoides la impresión del músculo supracoracoideo en la *facies ventralis* es profunda (63:2); en el húmero la cicatriz del *latissimus dorsi anterioris* comienza proximal al límite distal con la cresta deltoidea y se alinea a éste antes de extenderse distalmente por la diáfisis (81:0); en el carpometacarpo el borde externo de la tróclea carpal no está interrumpido por una muesca (93:0), la *fossa infratrochlearis* es profunda (97:1), el *processus extensorius* es redondeado en vista apical (99:0), las inserciones ligamentarias cerca del borde proximal carpal general una sola cicatriz distintiva (102:0), la inserción del músculo *extensor carpiulnaris* forma dos rugosidades (103:0); en el tarsometatarso la *fossa parahypotarsalis medialis* es somera (138:1), la *crista medialis* del hipotarso tiene una extensión similar al del resto de las crestas (141:0), y lo mismo ocurre con la *crista lateralis* (144:0); en vista distal la tróclea metatarsal del dedo II tiene su borde mesial de mucho menor tamaño que el borde lateral (155:0).

Dendrocygna es el grupo hermano del clado Tadorninae-Anatinae (clado d en figura 7.11), que contiene a las especies más derivadas y al género más diverso de Anatidae, Anas. Este clado tiene un soporte de Bremer absoluto de 5 y está sustentado por 12 sinapomorfías no ambiguas, provenientes en mayor medida de caracteres craneanos: el largo del *os lacrimale* previo al proceso ventrocaudal es mayor al largo anteroposterior del proceso ventrocaudal (6:2); la *facies dorsalis* inmediatamente anterior a las órbitas es más ancha que la *zona elástica craniofacialis* (15:1); la pestaña ósea que limita ventrolateralmente al *recessus tympanicus* forma lateralmente un piso plano (20:2); los *processus costalis* más distales en el esternón están localizados aproximadamente en el punto medio del *corpus sterni* (44:2) por lo que parece haber una progresión a lo largo de Anatidae en la restricción de estos procesos a una parte cada vez más anterior del esternón; la *extremitas sternalis coracoidei* tiene una faceta no prominente (64:1); en el húmero, el *tuberculum dorsale* es elongado en dirección dorsoventral (76:2), en vista anconal la *crista bicipitalis* es aproximadamente igual de ancha que su largo próximo-distal (79:1), y el *sulcus scapulotricipitalis* se extiende alrededor del epicóndilo dorsal (86:2); en la ulna, el *tuberculum bicipitale ulnare* forma

dos puntos de inserción distintivos (91:1); En el carpometacarpo, el *os minus* presenta un surco distintivo (100:2); y la *facies articularis digitalis minoris* termina más proximal que la *facies articularis digitalis major* (107:2); en el tarsometatarso el surco de la tróclea metatarsal del dedo II está presente en vista plantar (153:1), por lo que la presencia de este surco en este análisis resulta ser sinapomorfía de Tadorninae-Anatinae y no su ausencia ser una autapomorfía de *Dendrocygna*.

El clado más basal dentro de Tadorninae-Anatinae es aquel que une las dos especies de *Chloephaga* (e en 7.11), sustentado por cinco sinapomorfías no ambiguas. Las sinapomorfías que sustentan a este clado son: presencia de surcos de glándulas de la sal (16:1), convergente en aves cercanas a ambientes marinos; la profundidad de la región del coronoides es marcadamente más profunda que la porción anterior del dentario (30:2); en el carpometacarpo el *processus extensorius* es elongado en vista ventral (98:1); en el fémur el límite distal de la diáfisis la *crista supracondylaris medialis* forma una muesca en la unión con el cóndilo (126:2); y en el tibiotarso la inserción ligamentaria está separada de la línea intermuscular que se desplaza lateralmente del margen medial (132:1). El clado con los *Chloephaga* es continuado por un clado que tiene a *Tadorna* como grupo hermano de un clado que contiene a los Anatinae, *Aix*, *Malacorhynchus*, *Stictonetta* y todos los buceadores

(Tadorna(Mergus-(Stictonetta-Malacorhynchus)-Aix-Buceadores-Anatinae).

Este último clado (f en 7.11) presenta un soporte de Bremer de 5 y está sustentado por siete sinapomorfías no ambiguas, mayoritariamente provenientes del apéndice anterior, una sola del cráneo, otra del esternón y otra del miembro posterior. En el cráneo el proceso supraorbital del *os lacrimale* está ausente o reducido (5:0); el *corpus sterni* del esternón carece de poros neumáticos (42:2); presencia de tuberosidad prominente en la *facies articularis acrocoracoidea* de la fúrcula (50:2); en el húmero menos del 30% de la *crista deltopectoralis* se extiende distal a la unión de la *crista bicipitalis* con la diáfisis (74:2), el perfil proximal del húmero tiene una muesca clara producida por la *incisura capitis* (78:2); en el carpometacarpo cerca del borde carpal se hallan dos cicatrices, de las cuales la del ligamento externo escafoelno no es elongada y es de menor tamaño que la otra (102:1); y el tarsometatarso no es más largo que el fémur (157:1 2).

El clado Anatinae (g en 7.11) (*Anas-Amazonetta-Lophonetta*)*Tachyeres*) está sustentado por cuatro sinapomorfías no ambiguas. Las sinapomorfías que lo sustentan provienen del lacrimal y la pelvis El *os lacrimale* es robusto (8:1), y presenta una punta en forma de estaca en la parte anterior del proceso ventrocaudal (10:1); en la pelvis, el forámen ilioisquiádico abarca aproximadamente 1/2 de la longitud del isquion desde el

foramen acetabular (113:2) y el *tuberculum preacetabulare* es poco prominente y carece de muesca (114:1). Las tres especies analizadas del género *Anas* conforman un clado (h en 7.11) sustentado por una sola sinapomorfía no ambigua: que la superficie palatal del pico tiene un surco medial que termina proximalmente en una fosa ancha y sólidamente emarginada (25:2). Otro clado presente es aquel que reúne a *Tachyeres* y *Lophonetta* (i), con un soporte de Bremer de 2 y sustentado por cuatro sinapomorfías: el *processus supraorbitalis* del *os lacrimale* es robusto (5:2), están presentes los surcos para las glándulas nasales (16:1), la presencia de *processus supraorbitalis* del lacrimal y surcos para las glándulas nasales también sucede en *Somateria*, sin embargo en *Chloephaga* los surcos de las glándulas nasales no están acompañados por un desarrollo de los *processus supraorbitalis*. En el coracoides el *sulcus supracoracoidei* está excavado por debajo de la *facies articularis humeralis* (61:0); y en el húmero la *crista deltopectoralis* es anconalmente cóncava (73:0) a diferencia de lo que se observa habitualmente en Tadorninae-Anatinae y coincidente con lo que se observa en Anserinae y Dendrocygninae.

El clado que abarca a las dos especies de *Aix*, tiene un soporte de Bremer de 3 y está sustentado por cuatro sinapomorfías no ambiguas: el *processus retroarticularis* de la mandíbula está adelgazado caudalmente y presenta una curvatura ligera (32:0), una característica basal que también se observa en *Chloephaga*; la *apophysis furculae* de la fúrcula forma una cresta o lóbulo prominente (51:2); en el carpometacarpo la *fossa infratrochealis* es profunda (97:1); y en el tarsometatarso la *crista medialis hypotarsi* termina abruptamente (142:1). El clado que une a *Stictonetta* y *Malacorhynchus*, tiene un soporte de Bremer de 7 y está sustentado por 9 sinapomorfías no ambiguas, mayormente provenientes del cráneo y el esternón: el extremo anterior de la *pila supranasalis* es mucho menor que el posterior en vista dorsal (2:1), una característica que se observa en Anatidae basales; el proceso ventrocaudal del *os lacrimale* es muy ancho (8:0) como en *Nomonyx* y *Oxyura jamaicensis*; la *lamina parasphenoidalis* es plana o cóncava (21:0); el surco central de la superficie palatal del pico se abre en las narinas en un foramen mal definido (25:0); los *processus costalis* más distales del esternón están la mitad distal del esternón y el largo costal del esternón es mayor a 1/2 del largo total del esternón (44:0), una característica propia de Anseriformes más basales; la *pila coracoidea* del esternón no está engrosada (48:1), al igual que en *Nomonyx* y *Oxyura*; el *margo caudalis* no tiene una cresta engrosada (49:1); el *scapus scapulae* tiene un grosor uniforme (54:0); y el *tuberculum supracondylare dorsale* del húmero está presente (83:0). Finalmente dentro de Tadorninae-Anatinae se posiciona el clado que contiene a todos los patos buceadores salvo los *Tachyeres* y *Mergus* (j en

7.11), que tiene un soporte de Bremer de 2 y está sustentado por cinco sinapomorfías no ambiguas, ninguna del cráneo y una sola de la mandíbula: la región del coronoides es más del doble de profunda que el resto del dentario (30:2); la *apophysis furculae* de la fúrcula es robusta, con forma de “u” y sin divergencia dorsal (53:2); en el húmero, la *fossa pneumaticipitalis dorsalis* es igual o más ancha que la ventral (68:2); la inserción del músculo *scapulo humeralis cranialis* es elongada y termina muy por debajo de la unión de la cresta bicípita y la diáfisis (85:1) y en el tarsometatarso la tróclea del dedo II termina proximal al comienzo de la *incisura intertrochlealis lateralis* (152:2). Dentro de ese clado, *Cayaoa bruneti* está presente como el miembro más basal de un clado que también contiene a *Biziura*, *Oxyura*, *Thalassornis* y *Nomonyx*. Este clado (k en 7.11) está sustentado por un soporte de Bremer de 5 y presenta once sinapomorfías no ambiguas. Como es de esperarse dados los elementos del esqueleto por los que se conoce a *Cayaoa*, todas las sinapomorfías provienen de los huesos de los miembros, sin embargo cabe resaltarse la gran cantidad de caracteres del húmero que resultan sinapomórficos en este clado: entre un 30 y 40% de la cresta deltoidea se extiende distal a la unión de la cresta bicípita con la diáfisis (74:2), el *tuberculum dorsale* es prominente (75:0), este carácter observado en Anatidae más basales mientras el primero es compartido con *Anas*. La diáfisis del húmero está angostada distalmente (80:1), la cicatriz de *latissimus dorsi anterioris* comienza proximal a y se alinea con el límite distal de la cresta deltoidea antes de extenderse por la diáfisis (81:0), la faceta del *tuberculum supracondylare ventrale* no está apuntalada sobre el eje (84:0) y la inserción del *scapulo humeralis cranialis* es elongada y robusta (85:2). En el carpometacarpo el metacarpal II distal al *processus alularis* pero proximal al espacio intermetacarpal es más ancho que largo (101:1), la inserción del *extensor metacarpi ulnaris* está dada por dos rugosidades distintivas (103:0), el *spatium intermetacarpale* es homogéneo en su amplitud (105:0), y la *facies digitalis minoris et major* tienen igual extensión distal (107:1), también estos tres últimos caracteres observados en especies más basales dentro de Anatidae. En el tarsometatarso finalmente, la *crista intermedia hypotarsalis medialis* tiene forma de cuña (143:0).

7.3.2. Análisis cladístico sin los caracteres propios de los buceadores

Según los criterios mencionados, los caracteres que se removieron por presentar estados exclusivos de las aves buceadoras analizadas fueron la profundidad del trocánter (carácter 119) que es igual a la del caput, la curvatura del eje en vista lateral

(122) que es pronunciada, la presencia de una cresta que continúa distalmente a la *crista cnemialis cranialis* (130) y la extensión anterior de los cóndilos del tibiotarso es equivalente (136). Otros caracteres comunes de los buceadores como la falta de neumaticidad en la *fossa pneumaticipitalis ventralis* y que el límite distal de la *trochlea metatarsi* II sea proximal a la *incisura intertrochlearis lateralis*, no son exclusivos de buceadores (la *fossa pneumaticipitalis ventralis* no es neumática en *Malacorhynchus* y la *trochlea metatarsi* II tiene su límite distal proximal a la *incisura intertrochlearis lateralis* en *Cygnus*).

El análisis resultó en nueve árboles más parsimoniosos de 802 pasos cada uno (IC: 0,293; IR: 0,616), es decir que es 15 pasos más corto que el análisis con todos los caracteres recién mencionados, cosa esperable debido a que el número de caracteres es menor. Los índices de Retención y Consistencia dan valores similares.

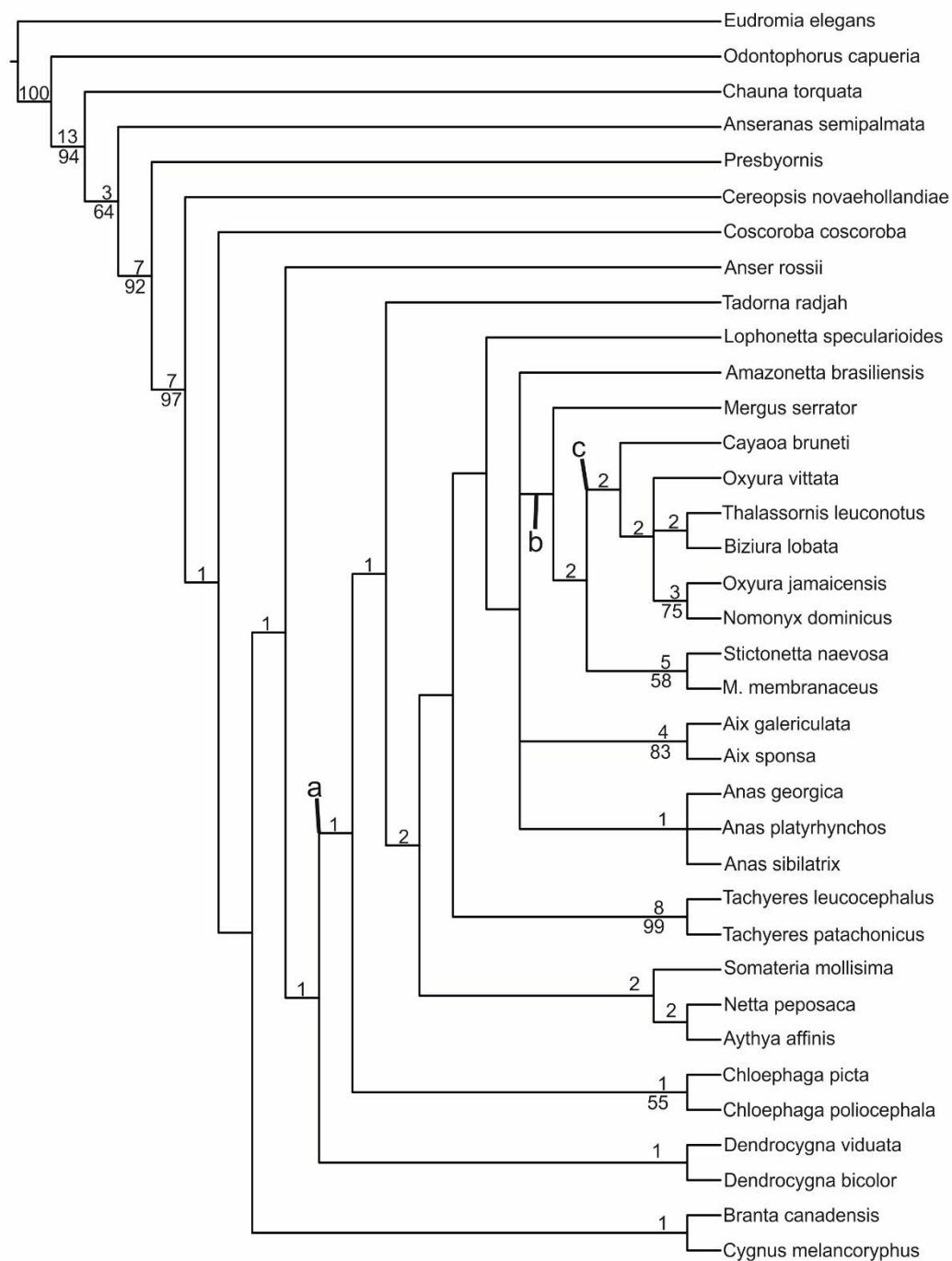


Figura 7.12. Consenso estricto producto del análisis filogenético excluyendo los caracteres directamente relacionados al buceo. Soportes de Bremer por encima de las ramas y bootstrap por debajo.

En un consenso estricto de las topologías obtenidas (figura 7.12) se observan relaciones filogenéticas muy similares a las obtenidas con todos los caracteres, con la excepción de que las relaciones dentro de Tadorninae-Anatinae (a en 7.12) están menos

definidas, *Tachyeres*, *Lophonetta*, *Amazonetta* y *Anas* no forman un grupo monofilético y tampoco lo hacen los buceadores exceptuando a *Mergus*. Otra diferencia notable es que se recupera el clado Oxyurinae (b en 7.12) en el sentido de Worthy y Lee (2008) y Worthy (2009), es decir: *Oxyura*, *Biziura*, *Nomonyx*, *Thalassornis*, *Malacorhynchus* y *Stictonetta*, sumado *Cayaoa*. Este clado tiene un soporte de Bremer de 2 y está sustentado por cinco sinapomorfías no ambiguas, la mayor parte del tarsometatarso. En el carpometacarpo, la parte distal del borde interno de la *trochlea carpalis* tiene un espesor mayor que la parte proximal (94:1), la *fóvea carpalis caudalis* es profunda (96:1); en el tarsometatarso la *crista medialis hypotarsi* tiene una extensión plantar mayor a las otras crestas (140:1), la profundidad de la diáfisis es menor que su ancho (145:0), y la *trochlea metatarsi* IV no está lateralmente deflectada (156:1).

Dentro de este clado, *Cayaoa bruneti* es el miembro basal de un clado (c en 7.12) que también contiene a *Oxyura*, *Biziura*, *Nomonyx* y *Thalassornis*. Este clado tiene un soporte de Bremer de dos y lo sustentan cuatro sinapomorfías no ambiguas: en el húmero entre el 30 y el 40% del largo de la *crista deltopectoralis* es distal a la *cristabicipitalis* (74:2), la faceta del *tuberculum supracondylare ventrale* no está apuntalada anteriormente (84:1); en el carpometacarpo, la *facies caudalis* del os *metacarpalis minus* tiene un surco somero (100:1), y la incursión del *extensor metacarpi ulnaris* presenta dos rugosidades distintivas (103:0).

7.3.3. Análisis con monofilia forzada

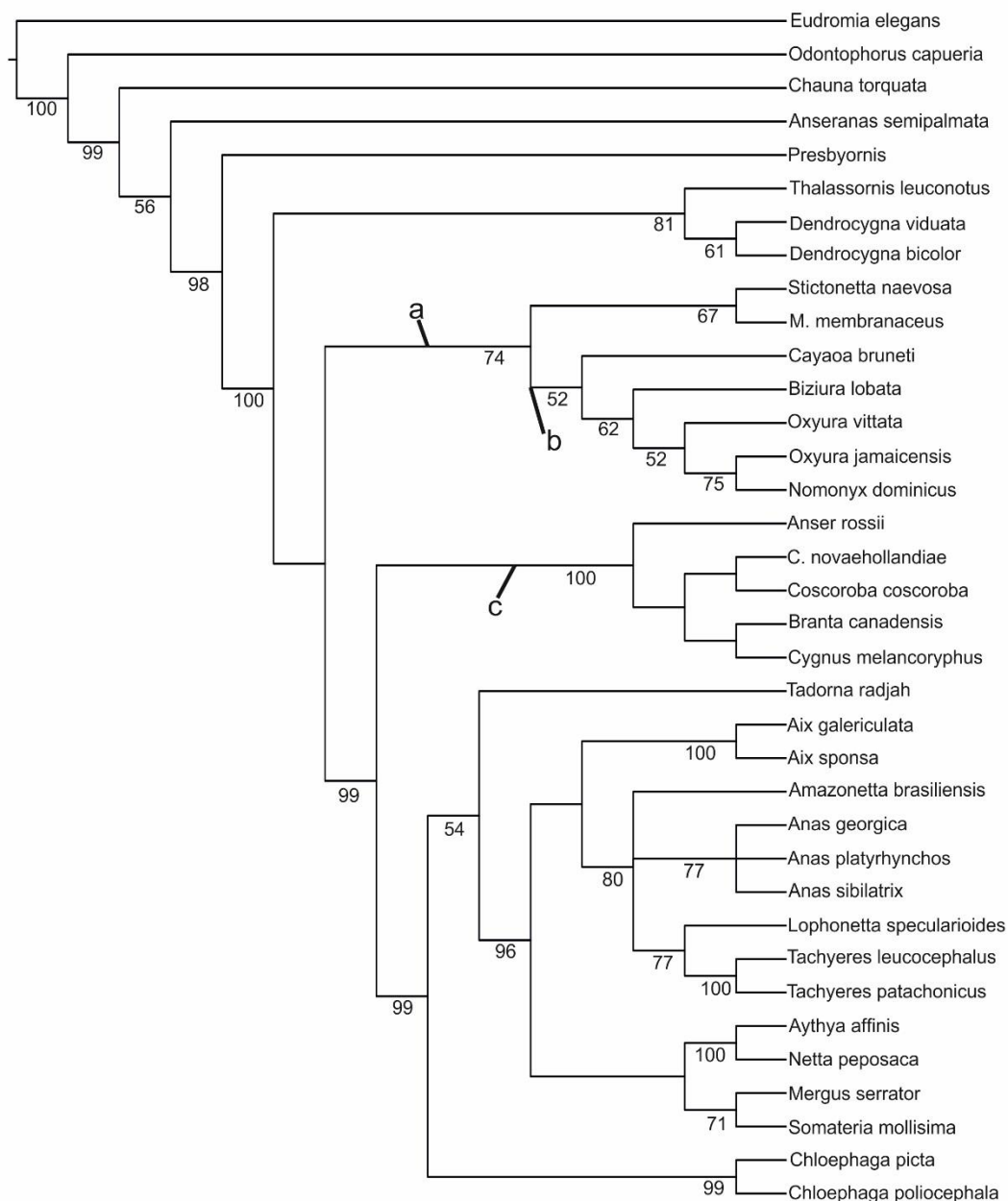


Figura 7.13. Árbol de consenso estricto producto del análisis con los clados mayores con monofilia forzada. Valores de bootstrap debajo de las ramas.

En el caso del análisis con los grandes clados con monofilia forzada según resultados previamente publicados de análisis moleculares, se obtuvieron dos árboles más parsimoniosos de 841 pasos cada uno (IC: 0,285; IR: 0,602), así que es 24 pasos más largo que el árbol sin los clados con monofilia forzada. Los índices de Consistencia

y Retención son algo más bajos en este caso (0,016 y 0,009 respectivamente). La figura 7.13 muestra un consenso estricto de las distintas topologías. En este caso, *Cayaoa bruneti* está dentro de Oxyurinae (a en 7.13), clado sustentado por seis sinapomorfías no ambiguas: la única sinapomorfía craneana es que el límite anterior del premaxilar presenta una curvatura pronunciada de una sección angosta (24:0); en el cuerpo esternal los poros neumáticos están ausentes (42:2), lo cual podría ser entendible considerando la pérdida de neumaticidad propia de los taxa buceadores, sin embargo los Oxyurinae más basales (*Stictonetta* y *Malacorhynchus*) no son taxa buceadores. En la fúrcula las tuberosidades de la *facies articularis acrocoracoidea* son prominentes (50:2); el *margo caudalis* del húmero está dirigido hacia la tuberosidad externa (67:2), el perfil proximal del húmero está claramente interrumpido por la *incisura capitis* (78:2); y el tarsometatarso es aproximadamente igual en longitud que el fémur (157:1). Este clado de Oxyurinae se divide en dos ramas, una que contiene a *Malacorhynchus* y *Stictonetta* y la otra que contiene a las formas buceadoras, con *Cayaoa* como basal (b en 7.13). Este último clado está sustentado por cuatro sinapomorfías no ambiguas: en el carpometacarpo la inserción del *extensor metacarpi ulnaris* está dada por dos rugosidades distintivas (103:0), un carácter ampliamente distribuido entre las formas basales como *Dendrocygna*; en el fémur la extensión dorsoventral del trocánter solamente iguala la del *caput* (119:1), la diáfisis presenta una curvatura dorsoventral (122:1 2) y los cóndilos del tibiotarso tienen una extensión aproximadamente igual (136:1), estos últimos tres caracteres propios de los taxa de hábito buceador.

7.3.4. Análisis de las particiones

Aunque no se conocen restos craneanos para la especie *Cayaoa bruneti*, es interesante observar cómo los caracteres craneanos pueden estructurar la topología, considerándose a priori al cráneo como la partición menos afectada por las convergencias producidas por la adopción del hábito buceador. El análisis exclusivamente con los caracteres del cráneo dio como resultado 516 árboles más parsimoniosos de 119 pasos cada uno, de los cuales la figura 7.14 muestra un consenso estricto.

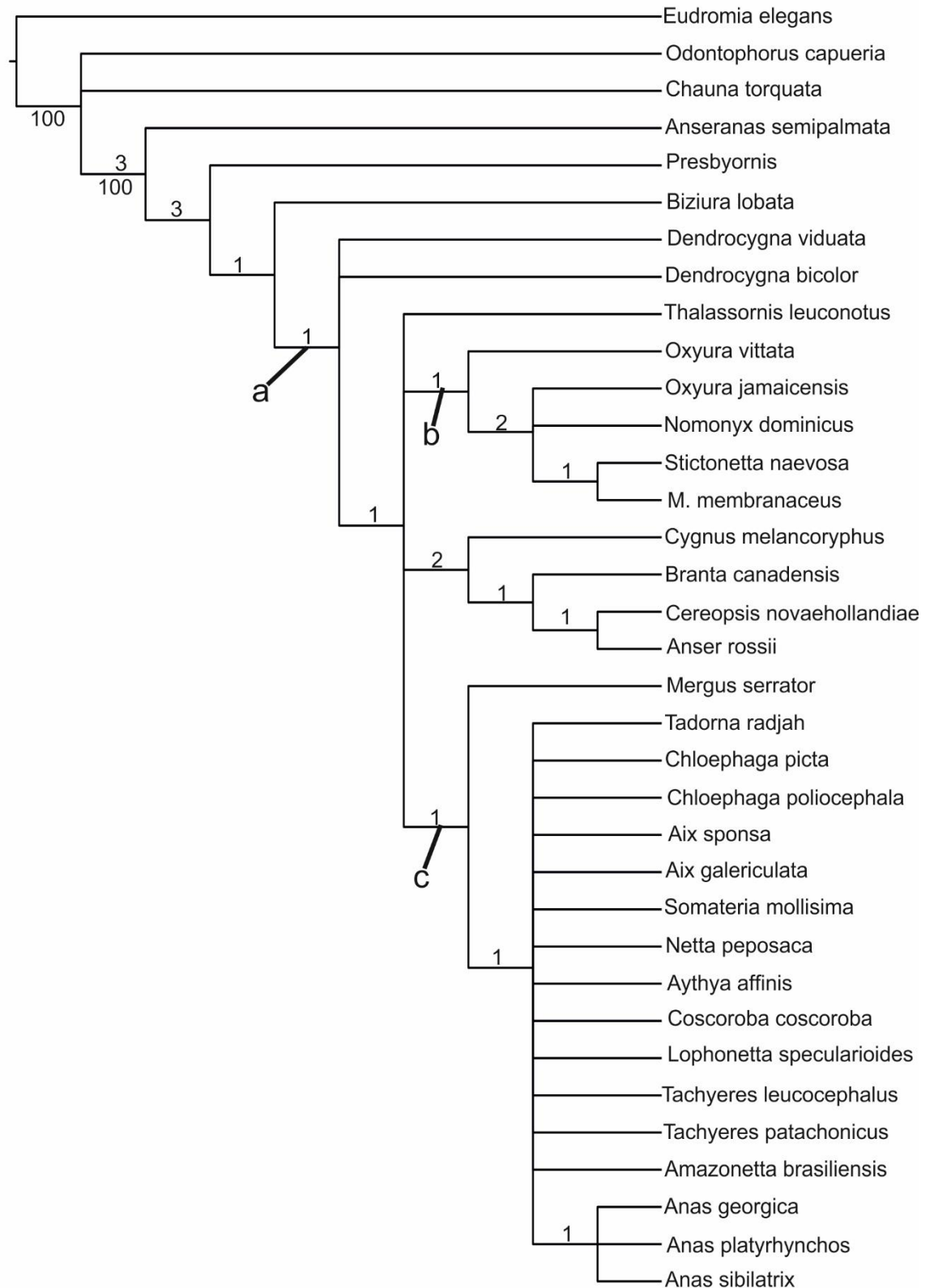


Figura 7.14. Árbol de consenso producto del análisis exclusivamente con los caracteres craneanos. Soportes de Bremer por encima de las ramas.

En este caso *Biziura*, es el grupo hermano de un clado politómico (a en 7.14) entre las dos especies de *Dendrocygna* y otro clado que también es una politomía, que contiene a *Thalassornis*, Anserinae, Oxyurinae (b en 7.14) y Tadorninae-Anatinae (c en 7.14), sin embargo este nodo no está sustentado por sinapomorfías no ambiguas. El clado Oxyurinae (b en 7.14) contiene a *Oxyura*, *Nomonyx*, *Malacorhynchus* y *Stictonetta*, y está sustentado por una única sinapomorfía no ambigua: que el complejo lacrimal-ectethmoides está bien desarrollado (11:2).

El análisis utilizando únicamente los caracteres de la cintura pectoral generó 246 árboles más parsimoniosos de 67 pasos (IC: 0,388; IR: 0,696) de los cuales la figura 7.15 muestra un consenso estricto. Anatidae+Presbyornithidae conforman una politomía (a en 7.15), con unos pocos clados resueltos, uno que reúne a *Somateria*+*Biziura* (b en 7.15), otro (c en 7.15) que une a *Amazonetta* con los *Anas* y *Aix*, estos últimos en su propio clado junto con *Anas platyrhynchos*.

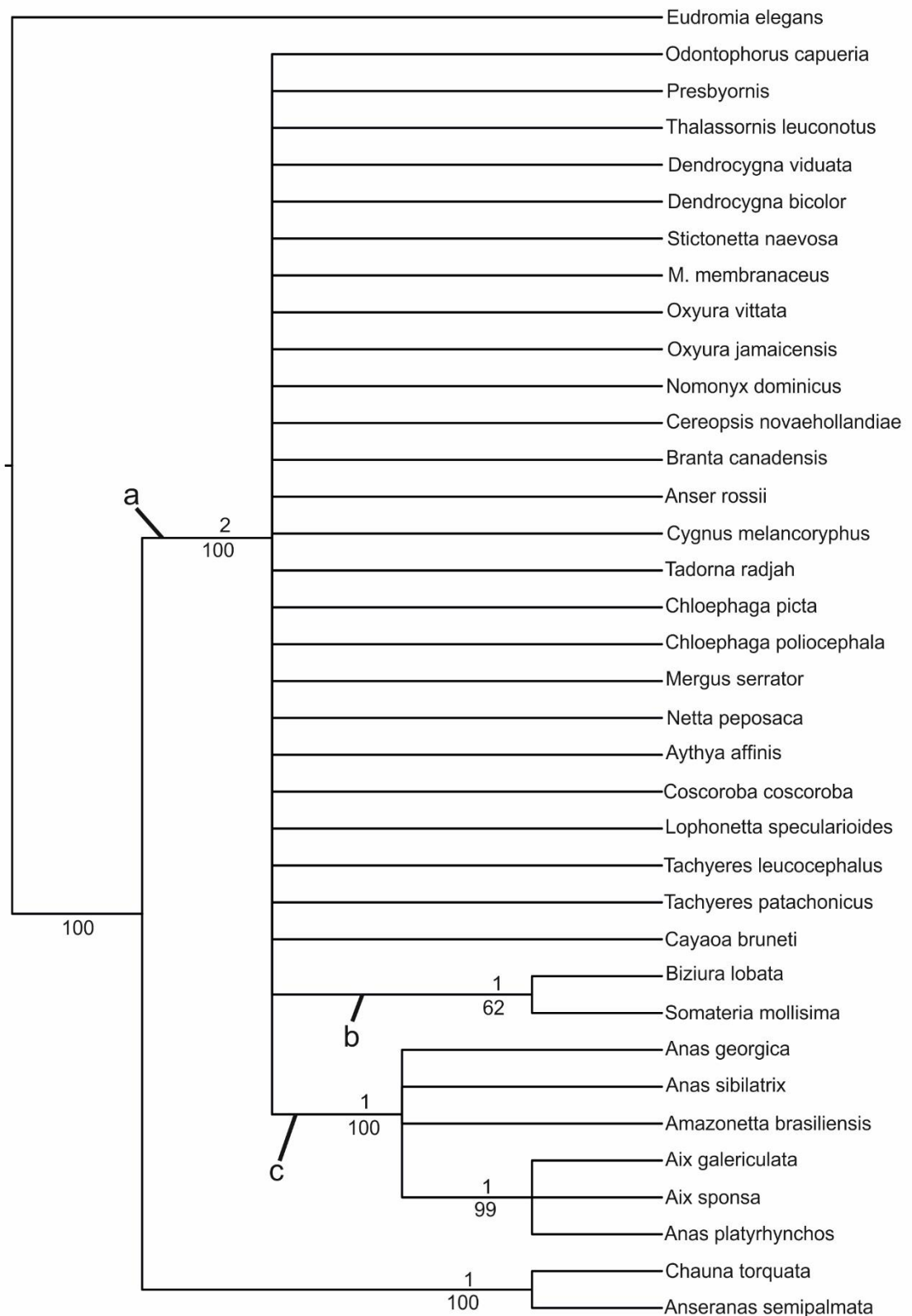


Figura 7.15. Árbol de consenso estricto producto del análisis exclusivamente con los caracteres de cintura pectoral. Soportes de Bremer por encima de las ramas y bootstrap por debajo.

En el caso del análisis filogenético realizado únicamente con caracteres del húmero, se muestra en la figura 7.16 un consenso estricto de los 33 árboles más parsimoniosos de 122 pasos (IC: 0,303; IR: 0,730). En este caso hay una politomía basal (Anseranatidae- Presbyornithidae-Anatidae), que contiene un clado de Tadorninae-Anatinae (a en 7.16) que incluye a todos los buceadores. Este clado de Tadorninae-Anatinae está sustentado por tres sinapomorfías no ambiguas: el *tuberculum dorsale* es ovado, con su eje mayor en dirección dorsoventral (76:2), la *crista bicipitalis* en vista anconal es aproximadamente igual de ancha que de larga en dirección próximo-distal (79:1) y el *sulcus scapulopectoralis* se extiende alrededor del cóndilo dorsal (86:2). Los buceadores no se encuentran unidos en un solo clado, sino que (*Netta*((*Aythya-Somateria*)((*Tachyeres*(*Amazonetta* (*Mergus*(*Oxyura jamaicensis*-*O. vittata*-*Nomonyx-Cayana bruneti* - (*Thalassornis* - *Biziura lobata*))))) (*Lophonetta* (*Anas platyrhynchos*(*Anas georgica*-*Anas sibilatrix*-*Aix*)))))) (b en 7.12). Este clado de *Mergus*+*Oxyurinae* (c en 7.12) está sustentado por una sinapomorfía, la *incisura capitis* abre en un surco elevado (70:1). El clado de *Oxyurinae* (d en 7.12) está sustentado por dos sinapomorfías no ambiguas: la *fossa pneumotricipitalis ventralis* está cerrada en forma de bolsillo (72:1), carácter generalizado en taxa buceadores aunque no exclusivo ni ubicuo, y el *tuberculum dorsale* es prominente y está elevado por encima del eje (75:0).

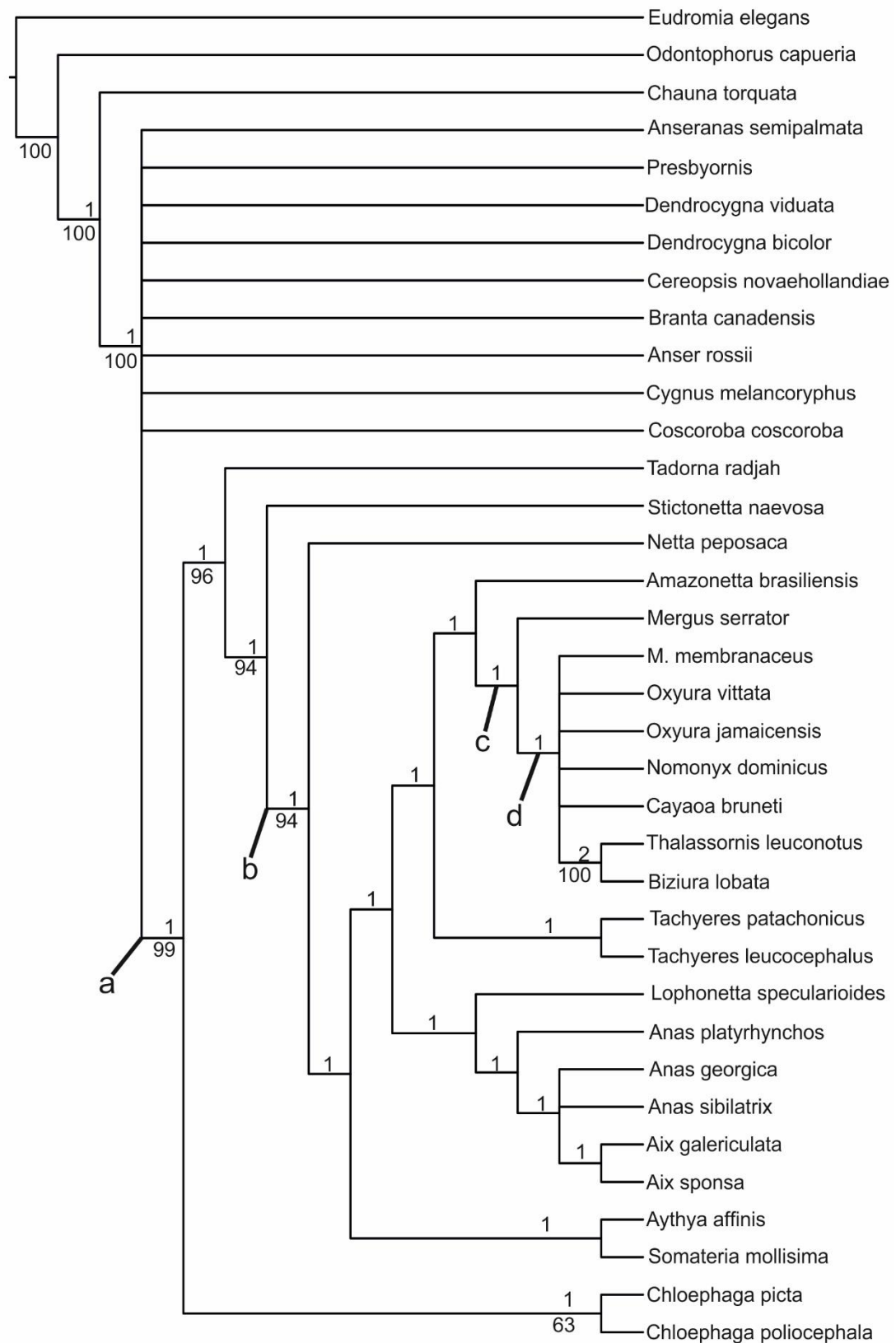


Figura 7.16. Árbol de consenso producto del análisis exclusivamente con caracteres de número. Soportes de Bremer por encima de las ramas y bootstrap por debajo.

En análisis con la partición de carpometacarpo dio como resultado 406 árboles más parsimoniosos de 52 pasos cada uno (consenso estricto en figura 7.17). También se observa una politomía basal a nivel de (Anseranatidae-Presbyornithidae-Anatidae). En esta politomía hay un clado de (*Anser* (*Presbyornis* (*Cayaoa bruneti* (*Oxyura*+*Nomonyx*+*Biziura*) - (*Anseranas*(*Dendrocygna*-*Thalassornis*)))) (a en 7.17). Otro clado resuelto contiene a los Tadorninae-Anatinae (que incluye a *Malacorhynchus* y *Stictonetta*) (b en 7.17) que tiene solo resueltas las dos especies de *Aix* y un clado que une a *Aythya* y *Somateria* (c en 7.17). Este clado de *Anser*, *Presbyornis*, *Cayaoa*, Oxyurinae, *Anseranas* y *Dendrocygninae* (a en figura 7.17) está sustentado por una sinapomorfía no ambigua: que la sinostosis entre los metacarpales II y III distal al espacio intermetacarpal es corta (106:0). El clado que une a *Cayaoa* con Oxyurinae, *Anseranas*, *Dendrocygna* y *Thalassornis* (d en 7.17) está sustentado por una única sinapomorfía, que la inserción del músculo *extensor metacarpi ulnaris* presenta dos rugosidades distintivas (103:0).

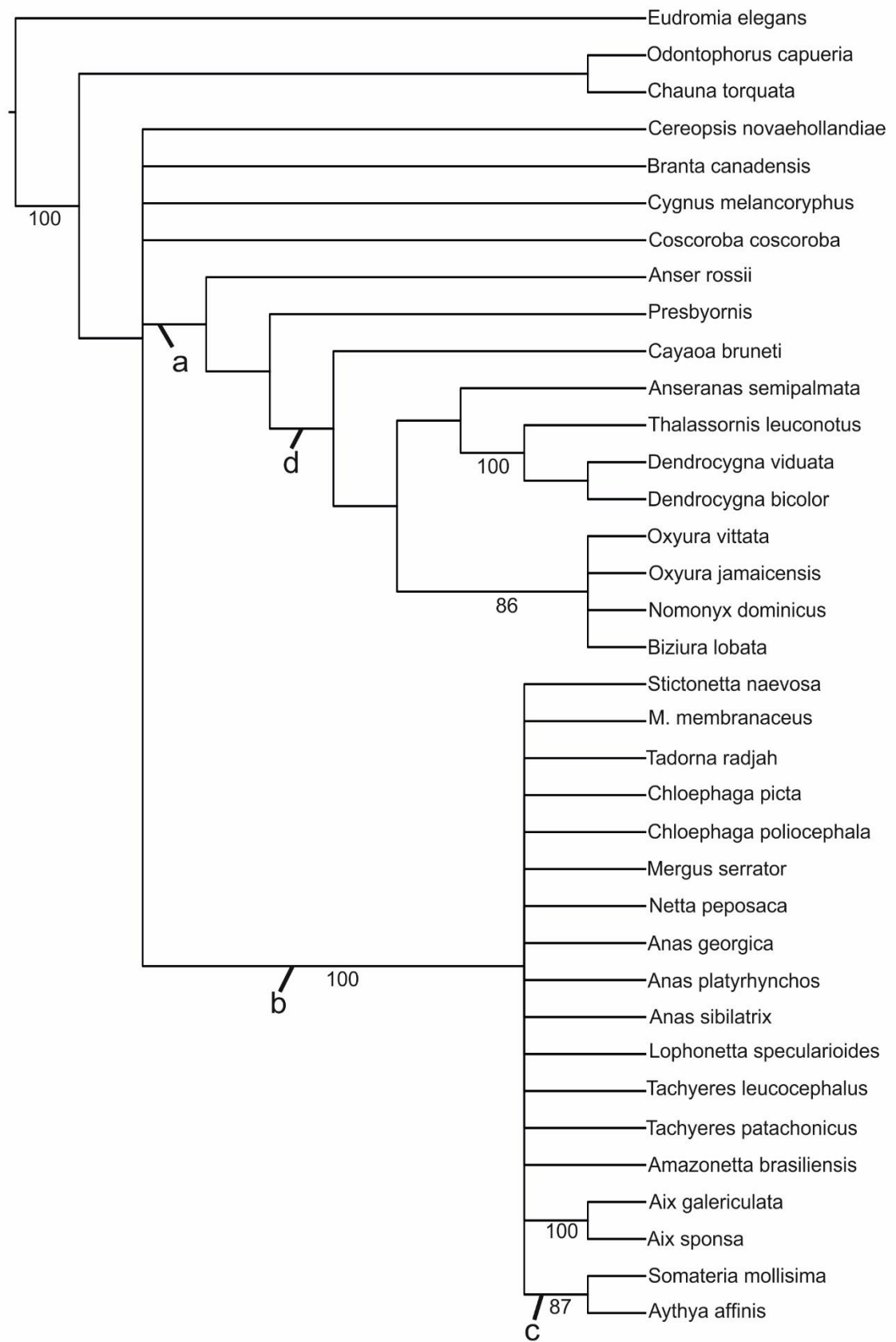


Figura 7.17. Árbol de consenso estricto producto del análisis filogenético utilizando exclusivamente caracteres craneanos. Bootstrap por debajo de las ramas.

En el caso del análisis filogenético realizado únicamente con caracteres del fémur, se obtuvieron 48 árboles más parsimoniosos de 36 pasos (IC: 0,472; IR: 0,827). Se encuentra un consenso estricto de los 48 árboles en la figura 7.18. En este caso se observa que el clado de Anatidae (a en 7.18) está poco resuelto. Presenta un clado que contiene a los dos *Chloephaga* (b en 7.18), otro que une *Branta* con *Anser* y *Cereopsis* (c en 7.18), y otro clado (d en 7.18) que contiene a Anatinae, *Aix*, los buceadores y *Malacorhynchus*, que está sustentado por una única sinapomorfía no ambigua, que el tubérculo del músculo *gastrocnemialis lateralis* forma una cresta angosta que más de un 50% de su extensión es proximal al *sulcus patellaris* (123:2). En ese clado, *Cayaoa* está unido al resto de los buceadores (e en 7.18) en una politomía sustentada por una sinapomorfía, que el trocánter está reducido en su extensión anterior en relación a la profundidad dorsoventral del *caput* (119:1), carácter típico de taxa con hábito buceador.

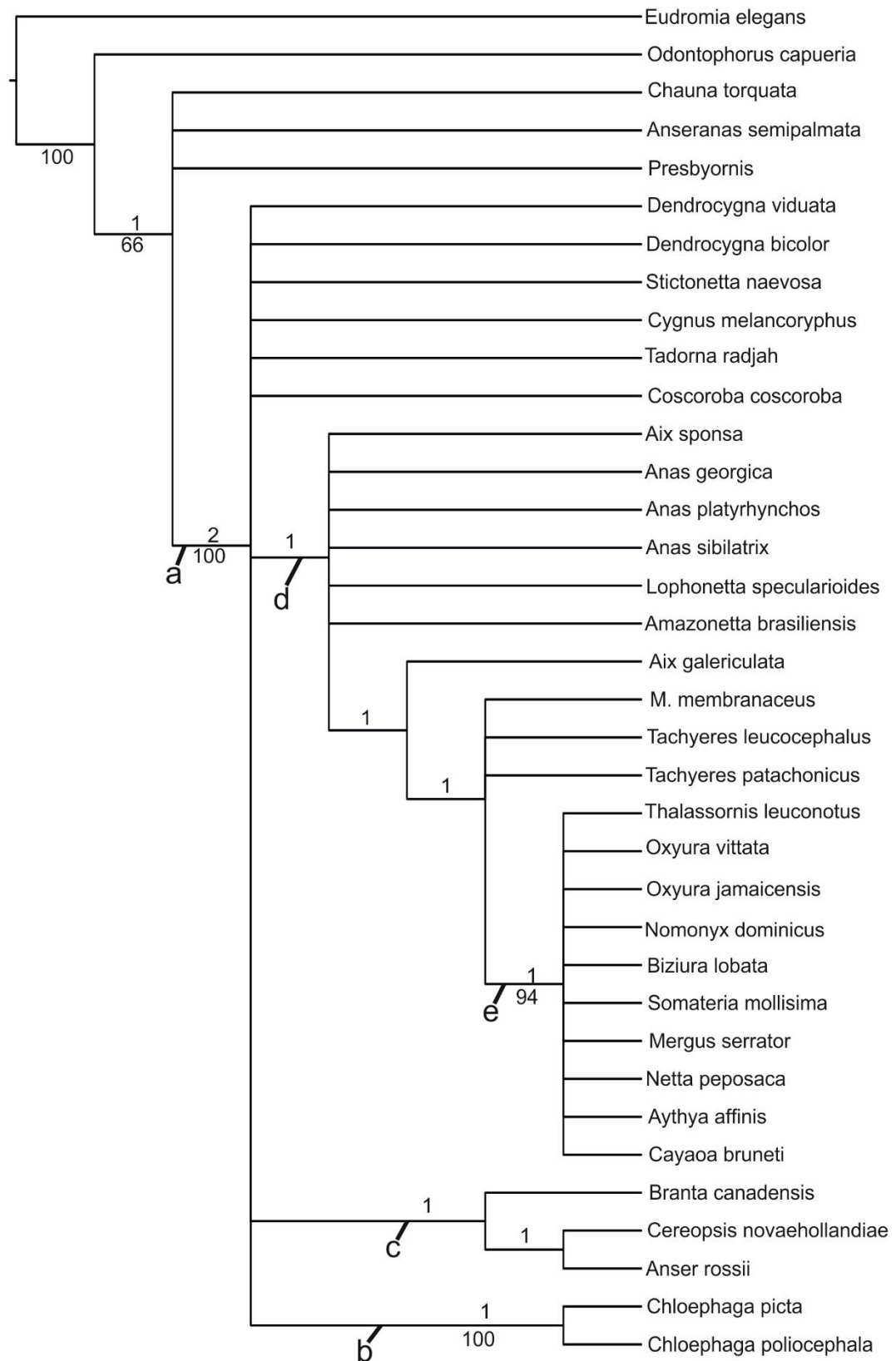


Figura 7.18. Árbol de consenso producto del análisis utilizando exclusivamente los caracteres de fémur. Bootstrap por debajo de las ramas y soportes de Bremer por encima.

En el caso del tarsometatarso, el análisis resultó en 1728 árboles más parsimoniosos de 70 pasos (figura 7.19: consenso estricto). En este caso, *Coscoroba* resultó basal a una politomía que tiene resueltos un clado de *Aix*, un clado de *Tachyeres* y un clado con *Presbyornis*, *Anseranas*, *Odontophorus* y *Chauna* (a en figura 7.19).

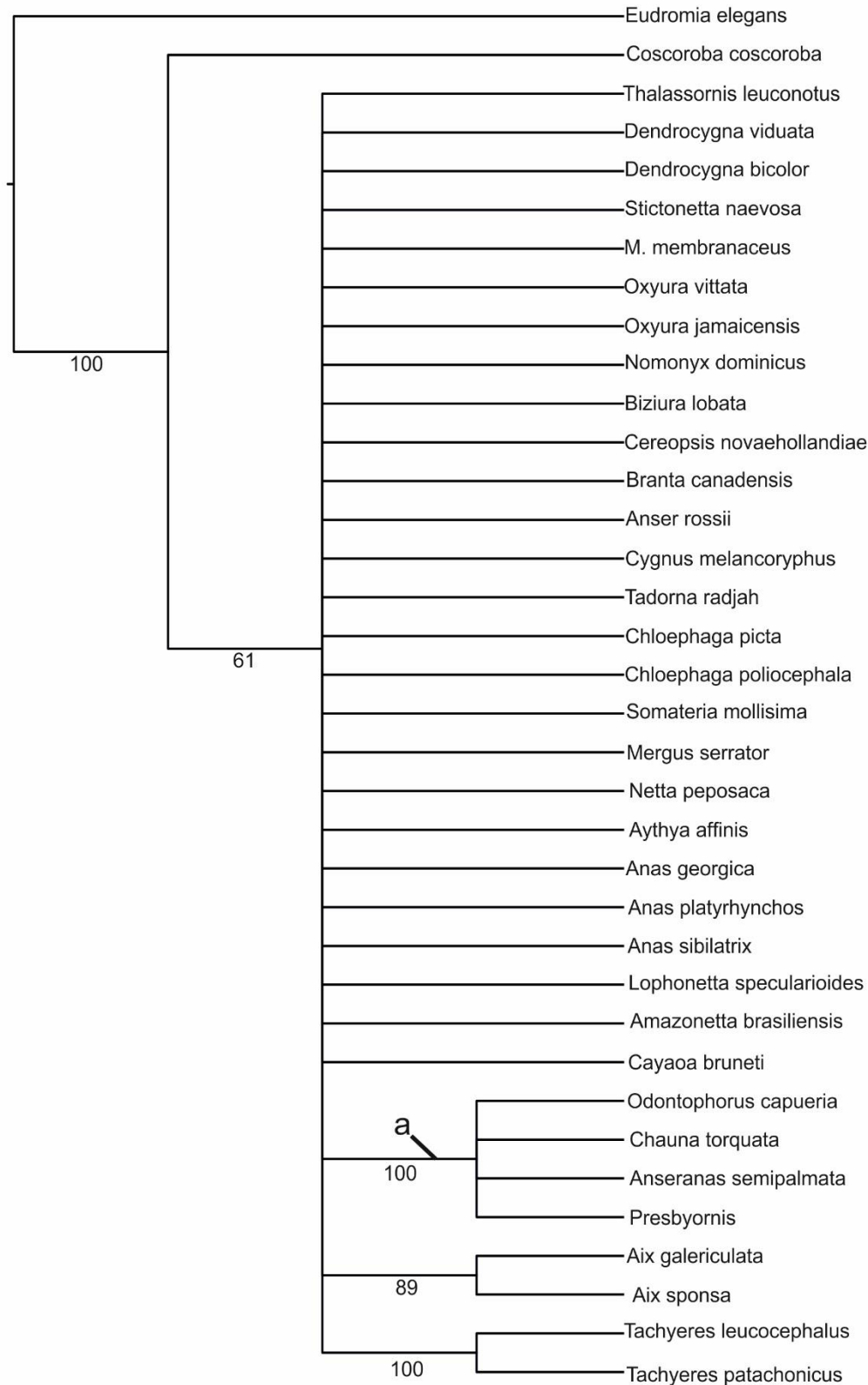


Figura 7.19. Árbol de consenso estricto producto del análisis filogenético exclusivamente con los caracteres de tarsometatarso. Valores de Bootstrap por debajo de las ramas.

Aunque el análisis con todos los caracteres y sin restringir la monofilia de grupos, une a todos los buceadores en un solo clado, hay un conjunto importante de sinapomorfias que distinguen a *Cayaoa* y los Oxyurinae (ver figura 7.11, clado señalado con la letra k). Muchos caracteres del carpometacarpo que unen a los Oxyurinae dentro del clado de buceadores en el análisis general, al ser analizados aisladamente unen grupos basales en un solo clado (figura 7.17, clado b), y son considerados como plesiomórficos en el análisis realizado con restricción de monofilia. En el caso del húmero, aunque los caracteres generan la inclusión de los Oxyurinae en Anatinae, distinguen claramente a los Oxyurinae de los buceadores más relacionados a Anatinae en el análisis con la monofilia forzada en algunos clados según datos moleculares, como *Aythya* y *Somateria*.

7.3.5. Análisis con los caracteres del holotipo

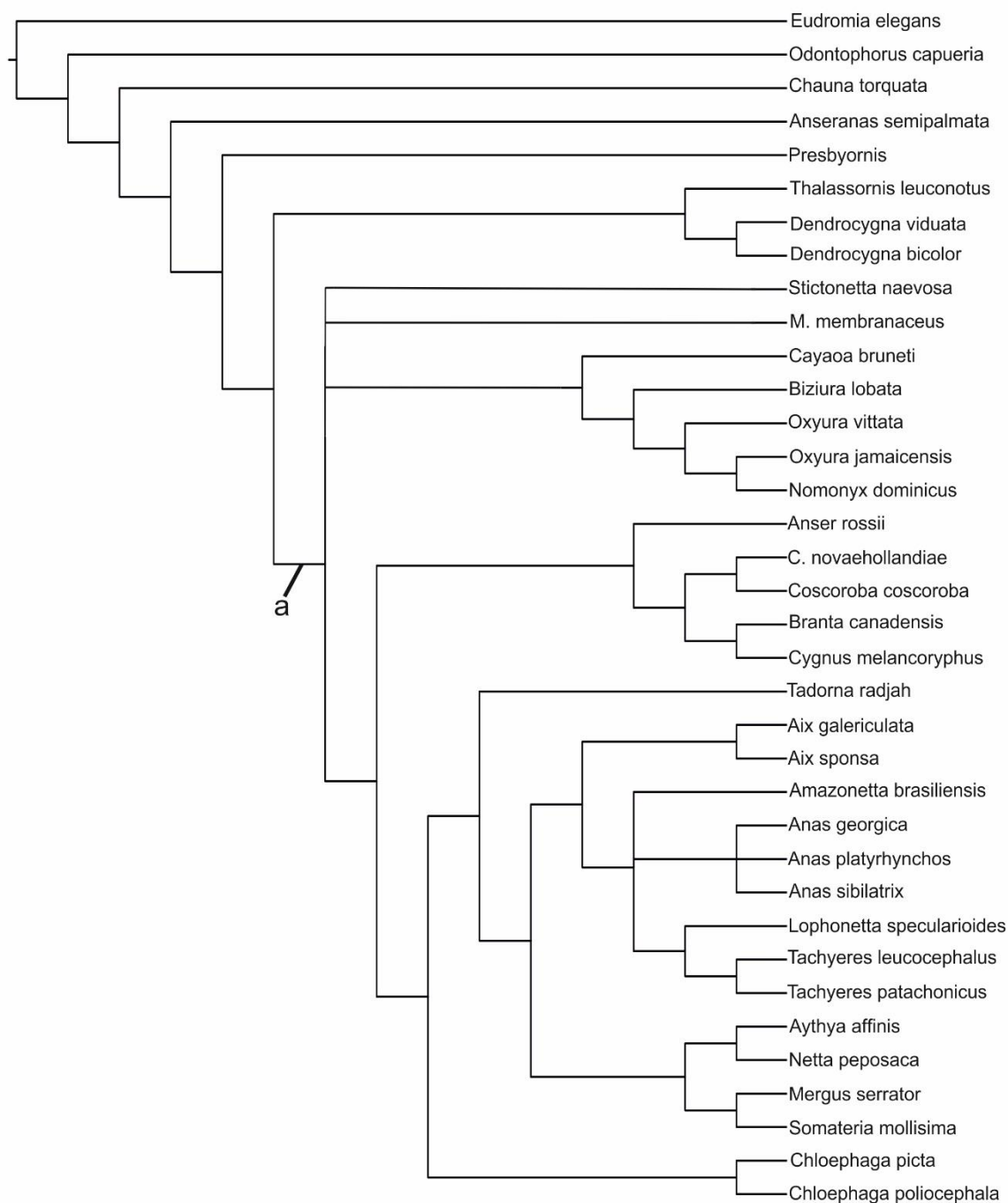


Figura 7.20. Árbol de consenso estricto producto del análisis filogenético exclusivamente con los caracteres del holotipo de *Cayaoa bruneti*.

El análisis cladístico utilizando exclusivamente los caracteres del holotipo de *Cayaoa bruneti* y con monofilias restringidas dió como resultado 12 árboles más parsimoniosos con 826 pasos cada uno (IR: 0.603 y IC: 0,289). El consenso estricto se

muestra en la figura 7.20. *Cayaoa bruneti* carece de autapomorfías no ambiguas, se haya ubicado formando parte de una politomía (clado a en la figura 7.20) junto con *Malacorhynchus*, *Stictonetta*, el resto de Oxyurinae y Anserinae+Tadorninae Anatinae (*Cayaoa*, *Malacorhynchus*, *Stictonetta*, Oxyurinae, (Anserinae+Tadorninae-Anatinae). Este clado está sustentado por dos sinapomorfías no ambiguas, las cuales son que el hipotarso es trisulcado (139:2) y que el surco de la *trochlea metatarsi* II en vista distal es profundo (153:1).

7.4. Discusión

7.4.1. Posición filogenética de *Cayaoa bruneti* dentro de Oxyurinae

Los análisis con caracteres acotados, el análisis general y el análisis basado en el forzamiento de la monofilia de grupos con sustento en análisis moleculares brindan topologías diferentes para la resolución del clado Anseriformes. Sin embargo, cuando no se obtiene una politomía (e.g. en el análisis con la monofilias restringidas o el análisis con todos los caracteres y sin restricciones), *Cayaoa* resulta ser un taxón basal al clado de los Oxyurinae buceadores, independientemente de si en este clado están o no incluidos *Thalassornis* o *Biziura*.

Considerando a *Cayaoa* en esta posición, cabe destacar que la presencia de un Oxyurinae, con características de buceador derivadas, en el Mioceno temprano de América del Sur coincide con la de otros registros de Oxyurinae, que indicarían una radiación global durante el Oligoceno-Mioceno (Worthy 2009). Representantes de esta radiación se encuentran en el Oligoceno-Mioceno Nueva Zelanda, como *Pimpanetta* (Worthy 2009), *Manuherikia*, *Dunstanetta* (Worthy y Lee 2008), en el Mioceno de Europa representado por *Mionetta* (Worthy 2009, Zelenkov 2011) y en Mongolia en el Mioceno medio probablemente por *Nogussuna* (Zelenkov 2011). Los géneros actuales más basales del clado serían *Stictonetta* y *Malacorhynchus* de Australia (Worthy y Lee 2008) y *Heteronetta* de América del Sur. Las relaciones filogenéticas entre estos últimos taxones son desconocidas.

Las hipótesis filogenéticas planteadas en el presente trabajo y con los caracteres aquí utilizados, indican que el buceo tuvo un origen único en la subfamilia Oxyurinae en la cual parece quedar anclado *Cayaoa*. Sin embargo, dado que el hábito buceador es

muy propenso a producir convergencias (e.g. por fuera de Anseriformes entre Gaviiformes, Podicipediformes y Hesperornithiformes Mayr y Clarke 2003), la posibilidad de orígenes independientes del hábito buceador no puede ser descartada.

7.4.2. Diferentes resoluciones según los distintos conjuntos de caracteres

Este fenómeno ya había sido enunciado por McCracken *et al.* (1999) aunque no había sido descrito en detalle. La partición de cráneo revela relaciones filogenéticas de Anatidae mucho más similares a las encontradas mediante caracteres moleculares, con los Oxyurinae apartados del resto de los buceadores (figura 7.14, Oxyurinae clado b), que forman parte del clado Tadorninae-Anatinae (figura 7.14, clado c). Mientras que la partición de fémur une en un clado a todos los taxa buceadores (figura 7.18 clado e), y la partición de húmero los anida en distintos clados dentro de Tadorninae-Anatinae.

Aunque las relaciones filogenéticas de una especie son inferenciales, determinadas hipótesis de relaciones filogenéticas pueden ser más confiables si se enuncian a partir de líneas de evidencia independientes (en este caso los caracteres craneanos y los caracteres moleculares). De aceptarse como más confiable la hipótesis filogenética producto del análisis con caracteres moleculares (siguiendo a McCracken *et al.* 1999, a Worthy y Lee 2008 y a Worthy 2009), es esperable que caracteres provenientes del fémur produzcan agrupamientos basados en convergencias. Este elemento comparte en las aves buceadoras propulsadas por los miembros posteriores numerosos caracteres tales como ser curvado y relativamente corto, el trocánter reducido y el borde externo de la *trochlea fibularis* tan grande como la *crista tibiofibularis*. Dichos caracteres asociados al hábito buceador fueron discutidos y eliminados en el análisis de Worthy y Lee (2008), aunque según estos autores no modificaba en gran medida las relaciones filogenéticas y a su vez otros caracteres, como los asociados a la terrestrealidad, empezaban a tomar importancia y generar nuevos agrupamientos basados en convergencias (Worthy y Lee 2008).

Dado que el húmero no participa directamente de la locomoción subacuática y su participación indirecta difiere entre las distintas especies de patos buceadores, las convergencias en este elemento entre los patos buceadores son menos esperables que en el caso del fémur. Sin embargo, según Livezey y Humphrey (1986) los patos buceadores coinciden en tener alas relativamente pequeñas y mayores cargas alares que el resto de los Anatidae, seguidos por los Anatinae y por último los Anserinae como

Anser o *Branta*. Según estos mismos autores, la escasa superficie de las alas en los buceadores les permitiría mantener mejor la temperatura corporal (ya que una mayor superficie en relación al volumen es una característica generalizada para facilitar intercambios) y reducir la flotabilidad (ya que una relación superficie/volumen alta implica también una menor densidad). Es esperable, por lo tanto, que este aumento de la carga alar convergente entre los buceadores basales (como *Oxyura*) y los Anatinae y buceadores dentro de Tadorninae-Anatinae (como *Aythya*) esté relacionado con una fuerte convergencia en el húmero aun no estando este elemento implicado directamente en la locomoción subacuática.

En el caso del análisis cladístico conteniendo exclusivamente los caracteres codificados solamente en el holotipo de *Cayaoa bruneti* (figura 7.20), las diferencias respecto a los resultados obtenidos con el conjunto total de caracteres pueden ser explicables considerando el número reducido de caracteres disponibles del tarsometatarso. Estos caracteres fueron insuficientes para sustentar la monofilia del clado Oxyurinae (aunque si de los buceadores sin *Cayaoa*). El sustento del clado politómico que contiene a *Cayaoa* (a en 7.20) también es parcialmente explicable por falta de información, ya que el carácter 139 no fue codificado para *Thalassornis* debido a la imposibilidad de acceso al material, sin embargo, se infiere que tendría el estado 2 como el resto de Anatidae y si fuera ese el caso, dicha sinapomorfía sustentaría al nodo que incluye a toda la familia y no solo al nodo que incluye (Oxyurinae(Anserinae (Tadorninae-Anatinae))). Algo similar sucede con el carácter 153 sobre el surco de la *trochlea metatarsi* II, aunque en este caso es más difícil inferir el estado de dicho carácter en *Thalassornis*. Más allá de estas imprecisiones, la posición basal de *Cayaoa* compartida con *Malacorhynchus* y *Stictonetta* está de acuerdo con la hipótesis filogenética obtenida desde el análisis con el total de caracteres.

7.4.3. Relaciones filogenéticas dentro de Anserinae

El interés filogenético en esta tesis se centra en la posición de *Cayaoa bruneti* y por lo tanto las relaciones entre los grupos de patos buceadores. Aún así, es interesante notar que en el caso donde Anserinae fue forzado como un grupo monofilético (figura 7.13, clado c) la cercanía resultante entre *Coscoroba* y *Cereopsis* se observa también en los resultados de Eo *et al.* (2009), con *Cygnus* como grupo hermano. Sin embargo, la lejanía entre *Branta* y *Anser* no se refleja en ningún otro resultado previo.

7.4.4. Posición filogenética de *Tachyeres*

Aunque los intereses de la presente tesis se enfocan en la posición filogenética de *Cayaoa bruneti*, en este caso en el análisis filogenético utilizando todos los caracteres y sin forzar las monofilias se obtuvo un clado de Anatinae que incluye a *Amazonetta*, *Anas* y un clado compuesto por *Lophonetta* y *Tachyeres* (figura 7.11). Los géneros *Amazonetta*, *Lophonetta*, *Specularnas* y *Tachyeres* han sido recuperados como un clado de Anatinae sudamericanos de divergencia temprana según diversos análisis moleculares (Eo *et al.* 2009, Fulton *et al.* 2012, Huang *et al.* 2014). Sin embargo, los análisis basados en evidencia morfológica los recuperaban en distintas posiciones dentro de Tadorninae-Anatinae (e.g. Livezey 1986). El presente trabajo corresponde, por lo tanto, al primer conjunto de datos basado en caracteres morfológicos que permite recuperar una resolución de todos estos géneros en un mismo clado, en coincidencia con los resultados obtenidos a partir de los datos moleculares.

7.4.5. Evolución de la región naso-lacrimonasal en Anatidae

Entre los grupos de Anseriformes, muchas de sus diferencias se observan en particular en el sector comprendido por la región nasal y lacrimonasal del cráneo (ver figuras 7.2, 7.3 y 7.4). La *pila supranasalis* en vista dorsal tiene forma triangular, con el borde posterior expandido, en todos los Anseriformes basales como *Chauna*, Dendrocygninae, Oxyurinae y parte de Anserinae, mientras que en otros Anserinae y Tadorninae-Anatinae tanto el borde anterior como el posterior de la *pila supranasalis* tiene expansiones laterales conspicuas. El tamaño de la abertura nasal también varía de forma gradual entre los Anseriformes, con las formas más basales presentando una mayor abertura nasal y en general (con la excepción de *Somateria* y *Chloephaga*) las formas contenidas en Tadorninae-Anatinae presentando aberturas nasales de menor tamaño.

El largo del *os lacrimale* previo al proceso ventrocaudal varía de manera muy semejante a los caracteres antes mencionados. El lacrimonasal aumenta su espacio previo al proceso ventrocaudal en Tadorninae-Anatinae, mientras que este espacio es menor en las formas más basales. Dentro de Anatidae el proceso ventrocaudal es

característicamente largo, ancho en algunos Oxyurinae, algunos Anserinae y en Anatinae, con una expansión distal generalmente en Anatinae y algunos Anserinae, y formando un arco suborbital completo en algunos *Dendrocygna* (no en *Dendrocygna viduata*). Forma un complejo fusionado con el ectetmoides en muchos Oxyurinae, siendo una característica propia de la subfamilia, mientras que el ectetmoides está ausente o apenas osificado en la mayor parte de los Anseriformes.

7.4.6. El surco en la *trochleametatarsi* II en Anatidae

La ausencia del surco en la tróclea del dedo dos ha sido considerada una condición apomórfica de *Dendrocygna* (Livezey 1986, Ericson 1997). Sin embargo, como fue discutido por Cenizo y Agnolín (2010), la ausencia de dicho surco en Anseriformes basales a los Anatidae, como se observa en *Ankonetta* y *Romainvilia* además del mencionado *Dendrocygna* (Mayr 2008), hace suponer que ese carácter es una condición plesiomórfica en Anseriformes.

En el presente trabajo, también coincidiendo con Cenizo y Agnolín (2010) se redefine la presencia/ausencia del surco en la *trochlea metatarsi* II. En vista plantal este surco está ausente en los Anatidae más basales, estando presente en *Oxyura*, *Nomonyx* y el clado Tadorninae-Anatinae (figura 7.9). Este surco se encuentra presente en *Cayaoa bruneti* y en *Dendrocygna viduata*, en los cuales puede observarse en vista distal (figura 7.10). Por otra parte, la forma de la *trochlea metatarsi* II varía independientemente a la presencia de dicho surco (figura 7.10), con una marcada asimetría entre sus bordes, como ocurre en los Anseriformes basales, Dendrocygninae y Oxyurinae. Mientras que los bordes de la *trochlea metatarsi* II son simétricos en Anserinae y en Tadorninae-Anatinae, con la excepción de *Somateria mollissima*.

7.5. Conclusiones

Los resultados de los presentes análisis indican que *Cayaoa bruneti* es un Oxyurinae basal, que habría formado parte de la radiación global de Oxyurinae durante el Oligoceno-Mioceno. Aunque los análisis con todos los caracteres unen a todos los buceadores en un clado dentro de Tadorninae-Anatinae, los caracteres craneanos

generan agrupaciones generales (figura 7.14) más similares a las recuperadas a través de los análisis realizados utilizando caracteres moleculares.

Cayaoa bruneti no está representado por restos craneanos, sin embargo, los caracteres del húmero y carpometacarpo permiten separar entre sí a los buceadores, entre aquellos más basales y aquellos más derivados, aunque no contribuyan a resolver los grandes clados dentro de Anatidae. *Cayaoa* en este caso es resuelto entre los buceadores más basales, cercano a *Oxyura* y *Nomonyx*.

En líneas generales, los caracteres del húmero tienden a resolver a todos los buceadores dentro de Tadorninae-Anatinae, mientras que los caracteres del fémur agrupan a todos los buceadores en un clado monofilético.

Los caracteres del tarsometatarso distinguen a Anatidae del resto, mediante la agrupación de los grupos externos como un clado basado en caracteres que son plesiomórficos en los análisis con todo el conjunto de caracteres (clado a en figura 7.19). Sin embargo, no resuelven las relaciones internas de Anatidae.

Al trabajar en grupos de aves donde hay ejemplares de hábito buceador el analizar por separado distintos conjuntos de caracteres permite observar las topologías resultantes según cada elemento y llamar la atención sobre convergencias que puedan generar agrupaciones espurias.

Diagnosis enmendada: Anatidae buceador y no volador de gran tamaño, con los miembros anteriores reducidos especialmente el carpometacarpo. Se distingue de otros Anatidae por la siguiente combinación de caracteres (autapomorfías señaladas con asterisco): Húmero con aproximadamente un 50% de la crista deltopectoralis extendiéndose distalmente a la unión de la crista bicipitalis y la diáfisis*; carpometacarpo reducido con la porción distal del borde interno de la trochlea carpalis con espesor uniforme*; fémur robusto fuertemente curvado con trocánter reducido y crista supracondylaris medialis corta formando una muesca en su unión con el cóndilo interno; tibiotarso con el sulcus para el músculo fibularis con un puente óseo anterior* y una muesca en el borde del cóndilo interno*; tarsometatarso tan largo como el fémur, con la diáfisis aproximadamente igual de ancha que de profunda*, fossa parahypotarsalis medialis ausente, sulcus extensorius profundo, diáfisis ligeramente curva, trochlea metatarsi II con bordes marcadamente asimétricos y surco profundo en vista distal pero no visible en vista plantar.

Capítulo 8. Masa corporal y carga alar

8.1. Masa corporal

8.1.1. Introducción:

En los animales, la masa corporal incide sobre casi la totalidad de las variables biológicas ya sean morfológicas, fisiológicas, biomecánicas y ecológicas y puede ser estimada en animales extintos de diferentes maneras. En este último caso, la estimación de la masa corporal es fundamental para efectuar caracterizaciones paleoautoecológicas (Serrano *et al.* 2015, Mendoza 2005).

La masa corporal es una magnitud escalar que se expresa en kilogramos (kg) según el Sistema Internacional de Unidades (SI), que representa la cantidad de materia que ocupa un cuerpo en el espacio. El peso es una magnitud vectorial expresada en Newtons (N) en el SI o kilogramos fuerza en el Sistema Técnico de Unidades (ST) y representa la fuerza de la atracción gravitatoria sobre dicho cuerpo, surgiendo la relación entre su masa con la aceleración de la gravedad. En la superficie terrestre, en promedio, una masa de un kilogramo pesa un kilogramo fuerza (9,8 N), por lo cual estas dos medidas (masa y peso) en la práctica son equivalentes. En este contexto, en este capítulo se emplea indistintamente masa y peso, aunque se aclara si la variable es masa estimada a partir de un cálculo o peso producto de una medición instrumental.

Hay dos grandes campos metodológicos utilizados en la literatura para el cálculo de la masa corporal: los métodos basados en medidas lineales (Anderson *et al.* 1985, Campbell y Marcus 1992, Fariña, Vizcaíno y Bargo 1998, Field *et al.* 2013) y los métodos volumétricos (Brassey *et al.* 2013, Brassey y Sellers 2014). Los métodos basados en medidas lineales encuentran su fundamento en que el esqueleto es el principal soporte de la masa corporal de los tetrápodos, por lo cual es esperable que pueda establecerse una relación matemática entre la masa corporal y las medidas lineales de los elementos esqueléticos (Campbell y Marcus 1992). Dicha relación podría utilizarse como predictor. Dado que el tamaño y forma de los elementos esqueléticos puede responder a otras exigencias funcionales además del sostén del cuerpo, se prefieren medidas lineales que varíen principalmente según la masa corporal, analizando cuáles se ajustan mejor a ésta según regresiones lineales. A su vez, las diferencias taxonómicas y autoecológicas modifican las relaciones entre las medidas lineales de los elementos óseos y la masa corporal (Campbell y Marcus 1992) por lo cual también se intenta restringir el grupo según el hábito locomotor y el grupo taxonómico cuando se exploran regresiones. En las aves, Campbell y Marcus (1992) analizaron la aptitud como predictor

de los elementos de los miembros posteriores, estableciendo que la medida más relacionada al soporte de la masa corporal es la menor circunferencia del fémur, seguida por la menor circunferencia del tibiotarso. Estos autores aumentan la precisión de sus cálculos al discriminar los siguientes diez grupos morfológicos según modo de vida y relaciones de parentesco: Anseriformes, Charadriiformes, aves pesadas, aves de miembros posteriores largos, aves marinas voladoras, aves no-Passeriformes, aves depredadoras voladoras, Passeriformes, Apodiformes y nadadoras.

Field *et al.* (2013) analizaron una gran cantidad de medidas lineales exclusivamente en aves voladoras y llegaron a la conclusión que el tamaño de la fosa glenoidea del coracoides es el mejor predictor de la masa corporal en este grupo, ajustándose aún mejor a la masa corporal que la circunferencia menor del fémur. Además, según estos autores, la ventaja principal de la fosa glenoidea respecto a otras medidas lineales es que presenta una menor variación entre distintos órdenes de aves y distintos modos de vida. Según estos autores, la gran variación interordinal de algunas medidas lineales hace que las inferencias basadas en éstas deban ser restringidas a aves fósiles que estén anidadas en el grupo-corona de los distintos clados, mientras que el largo máximo de la fosa glenoidea podría aplicarse incluso en aves voladoras más basales, como *Ichthyornis*. Otros métodos basados en regresiones alométricas incorporan sendas variables osteológicas dentro de un mismo cálculo a través de regresiones múltiples. Al incorporar una mayor cantidad de elementos óseos en los cálculos, el esqueleto y por lo tanto la forma general del ave, se ve mejor representada (ver Serrano *et al.* 2015 para su utilización en aves mesozoicas). Aunque las estimaciones de masa corporal pueden ser más precisas (Biknevicius 1999, Palmqvist *et al.* 2002, Mendoza, Janis y Palmqvist 2006, Figueirido *et al.* 2011, De Esteban-Trivigno y Köhler 2011), su generalidad y aplicabilidad en individuos no incluidos en el conjunto de datos original ha sido puesta en cuestión (Smith 2002).

Por otro lado, el procedimiento para el cálculo de masa corporal mediante los métodos volumétricos implica la generación de un volumen a escala del animal; de ese volumen se extraerá el peso despejándolo de una densidad promedio de las diferentes densidades de tejidos y órganos (Alexander 1985, 1989, Fariña 1995, Fariña Vizcaíno y Bargo 1998, Brassey *et al.* 2013, Brassey y Sellers 2014). Tradicionalmente (Alexander 1985, 1989, Fariña 1995, Fariña Vizcaíno y Bargo 1998) el volumen se obtiene a partir de la generación de un modelo físico a escala que se sumerge en un líquido de densidad conocida (agua), donde el volumen de líquido desplazado equivale al volumen del modelo a escala según el principio de Arquímedes; el peso calculado debe ser escalado nuevamente al orden de magnitud del animal para obtener finalmente su peso. Recientemente, Brassey *et al.* (2013) y Brassey y Sellers (2014) han reconstruido el

volumen mediante la generación de modelos virtuales de los huesos y la construcción de formas convexas alrededor, aproximando la morfología del animal en vida. El volumen final se obtiene de la sumatoria de los volúmenes de cada una de las formas convexas, para finalmente calcular la masa despejándola de la densidad promedio del animal. Estos métodos incorporan en sus cálculos, la mayor cantidad de elementos esqueléticos posibles (trabajando directamente sobre ellos o utilizándolos como evidencia de una forma general que pueda ser recreada en el modelo a escala), evitando sesgos a los cuales son susceptibles los métodos basados en piezas aisladas (Brassey y Sellers 2014), cuyas medidas lineales pueden estar sujetas a selección y divergir de la relación alométrica. Sin embargo, han sido criticados dado que se desconocen los niveles de error asociados a la estimación de las proporciones de tejidos y órganos (Grand 1990) y es difícil cuantificar el efecto de los pulmones y sacos aéreos en la densidad corporal (Campione y Evans 2012).

Para avanzar con estimaciones biomecánicas, funcionales y paleoautoecológicas de *Cayaoa bruneti* es indispensable contar con una estimación de su masa corporal; su obtención es el objetivo del presente apartado. A su vez se analiza la evolución de dicho parámetro dentro de los Anseriformes.

8.1.2. Métodos

Para calcular la masa corporal de *Cayaoa bruneti* se midió la menor circunferencia del fémur izquierdo (MLP 69-III-29-13) utilizando un papel y un calibre digital de 0,01 milímetros de precisión. Esta medida se utilizó como predictor comparando con los grupos de Campbell y Marcus (1992) AN (Anseriformes) SW (Buceadores) y ALL (todas las aves analizadas) adaptando a *Cayaoa bruneti* la fórmula de Campbell y Marcus (1992):

$$\text{Log } 10 \text{ Masa grupo Campbell y Marcus} / \text{Log } 10 \text{ circunferencia fémur grupo Campbell y Marcus} = \text{Log } 10 \text{ Masa } \textit{Cayaoa bruneti} / \text{Log } 10 \text{ circunferencia fémur } \textit{Cayaoa bruneti}.$$

Con el fin de evaluar los resultados obtenidos, se calcularon las masas corporales de otros Anatidae buceadores y no buceadores (ver tabla 8.1) y se compararon los valores obtenidos con los valores reales expuestos en Dunning (2008) para ejemplares vivientes.

La ecuación propuesta como óptima por Field *et al.* (2013) requiere la utilización de medidas lineales del coracoides, es aplicable exclusivamente para aves voladoras.

Dado que la especie carecía del hábito volador en tanto presentaba una extrema reducción de los miembros anteriores, no se cumplen en *Cayaoa bruneti* los supuestos funcionales que justifican la relación alométrica descrita por dichos autores.

Se descartó la posibilidad de estimar la masa de *Cayaoa bruneti* a partir de métodos volumétricos dado que el material conocido se reduce a los elementos apendiculares y están ausentes los elementos del esqueleto axial y cinturas, imposibilitando derivar volúmenes totales desde material tan escaso.

La historia de la masa corporal en los Anseriformes fue reconstruida con el programa Mesquite versión 3.04 (Maddison y Maddison 2017), con la metodología de parsimonia, utilizando el árbol de consenso de las hipótesis de relaciones filogenéticas obtenido en el Capítulo 7 de la presente tesis. Este método de reconstrucción (parsimonia) minimiza el número de pasos requeridos para una transformación de carácter con respecto a las relaciones filogenéticas establecidas y la distribución asumida de los caracteres, siguiendo la premisa que los procesos evolutivos son económicos para los seres vivos.

8.1.3. Resultados

La Tabla 8.1 resume los resultados obtenidos. La masa corporal calculada para *Cayaoa bruneti* fue de 3,8 Kg según la ecuación de Anseriformes, 3 Kg según la ecuación general (ALL) y 2,3 Kg según la ecuación de buceadoras. En la mayor parte de las especies actuales analizadas (11 de 15), el valor de masa corporal estimado más aproximado al peso tomado directamente del animal o de la literatura (Dunning 2008), ha sido calculado mediante la ecuación de Anseriformes. En todos los casos excepto en dos (*Mergus serrator* y *Anas bahamensis*), los valores del peso medido superaron a los valores calculados. La mayor diferencia (2,6 Kg) se manifestó en *Tachyeres pteneres*, aunque dado que este valor fue obtenido de la literatura (Dunning 2008), es probable que el ejemplar utilizado en el presente capítulo sea particularmente pequeño. En el caso de *T. leucocephalus* MLP 14437, el peso medido del ejemplar tomado en vida (4,1 Kg) fue mayor que la masa corporal calculada según las ecuaciones de Anseriformes en 0,8 Kg. En *Dendrocygna viduata* el valor más cercano al peso promedio según Dunning (2008) (excediéndolo ligeramente) fue el calculado según las ecuaciones de todas las aves (ALL), al igual que en *Aix galericulata*, aunque en este caso también es cercano al de nadadores (SW). Finalmente, en dos casos (*Netta peposaca* y *Oxyura jamaicensis*) los valores fueron ligeramente superiores a los calculados según la ecuación de nadadoras.

Tabla 8.1. masas corporales calculadas para Anseriformes según distintas ecuaciones y comparadas con las obtenidas de Dunning (2008) o la medida en el individuo (m).

Individuo	Especie	Sexo	mm	cm	MasaANSg	MasaALLg	MasaSWg	MRealg
MACN54788	<i>Aythya affinis</i>	?	14	1,4	730,9	483,9	599,3	820
MACN54477	<i>Mergus serrator</i>	Masc	18	1,8	1318,5	841,3	1062,0	1135
MACN68424	<i>Netta peposaca</i>	fem	17	1,7	1232,0	789,4	994,4	1000
MACN68400	<i>Oxyura ferruginea</i>	Masc	15	1,5	861,2	564,3	702,6	784
MACN68554	<i>T. leucocephalus</i>	Masc	24	2,4	2947,5	1788,4	2317,4	3013
MACN54416	<i>T. patachonicus</i>	Fem	22	2,2	2208,2	1364,2	1751,3	2600
MACN68541	<i>T. pteneres</i>	Masc	23	2,3	2698,4	1646,3	2127,1	5344
MLP14437	<i>T. leucocephalus</i>	Masc	25	2,5	3316,9	1997,7	2598,5	4100 m
	<i>Cayaoa</i>	?	27	2,7	3847,0	2296,0	3000,0	?

El trazado o mapeo de la masa en el árbol de consenso se muestra en la figura 8.1. Los nodos basales, más inclusivos, presentan valores medios (2,13 Kg a 3,45 Kg), *Chauna torquata*, el grupo externo más alejado de los Anatidae, presenta un aumento importante de la masa corporal (4,4 Kg), el valor del siguiente nodo (Anatidae) es ligeramente menor, hasta descender a los menores valores en el clado de Dendrocygninae (0,37 Kg a 1,25 Kg, a en figura 8.1), y aumentar un poco en el nodo que lleva a Oxyurinae y al resto de los clados (3 Kg a 3,45 Kg). Dentro de Oxyurinae (b en figura 8.1) hay un aumento hacia la rama conformada por *Cayaoa* y un descenso a los menores valores en el clado *Oxyura-Nomonyx* (0,37 Kg a 0,8 Kg). En el siguiente clado (Anserinae más Tadorninae-Anatinae) hay un aumento hacia los Anserinae (3,45 Kg a 3,9 Kg, c en figura 8.1) y un descenso hacia el clado Tadorninae-Anatinae (2,13 Kg a 2,6 Kg, d en figura 8.1), donde los clados en general presentan todos los valores menores (0,37 Kg a 1,69 Kg), salvo *Chloephaga* que presenta valores más cercanos a los medios (1,69 Kg a 2,6 Kg) y *Tachyeres* que aumenta dentro de Anatinae presentando valores medios/altos (3 Kg a 3,45 Kg).

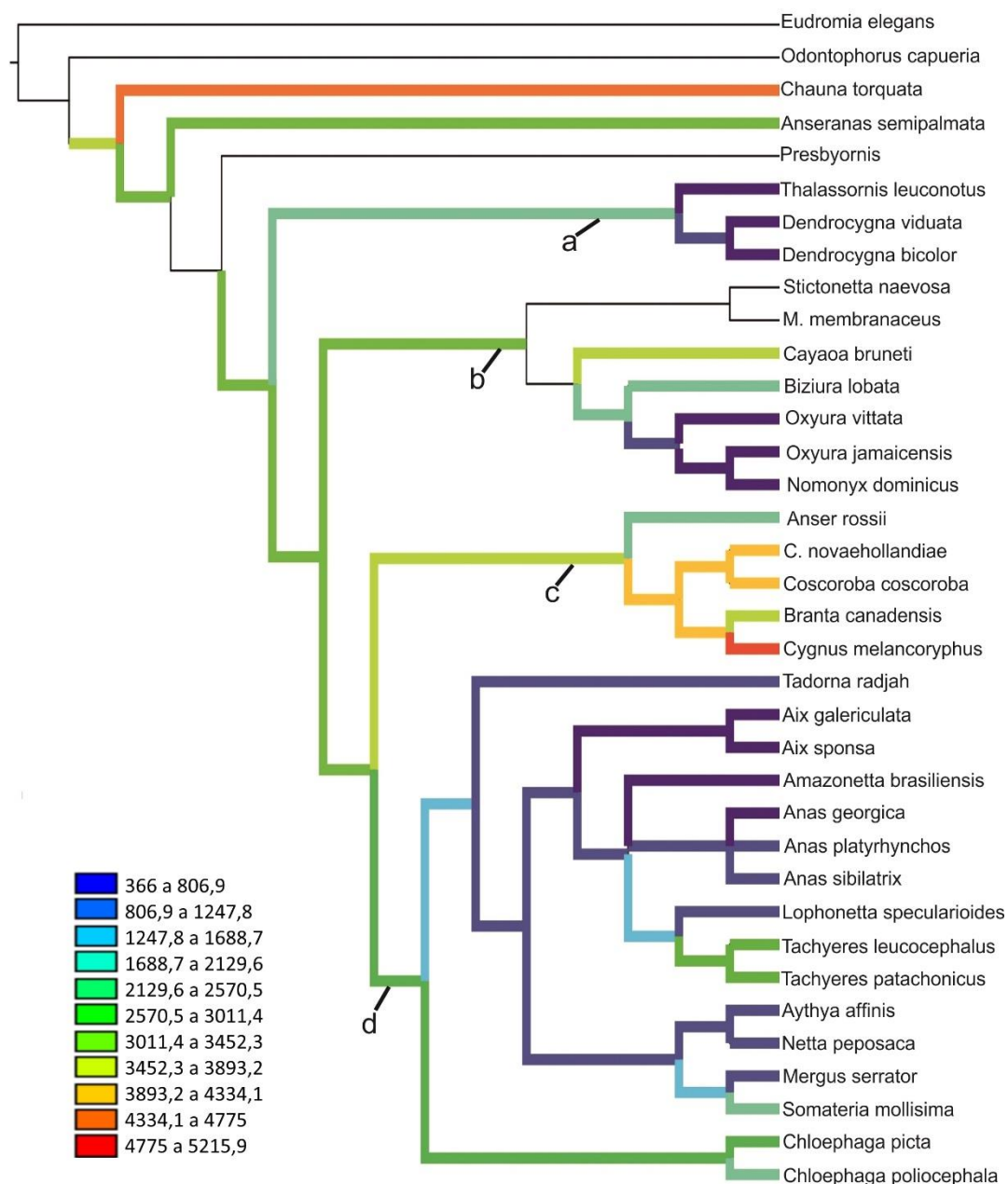


Figura 8.1. Evolución de la masa corporal en Anatidae, trazada en el árbol filogenético obtenido en el Capítulo 7 (figura 7.13). Las ramas y nodos sin colorear representan los valores desconocidos o ambiguos.

8.1.4. Discusión

En la mayor parte de los ejemplares pertenecientes a especies actuales utilizados en el presente trabajo (en particular en los mayores a 1,5 kg de peso), la masa corporal calculada según la ecuación de anseriformes es la que más se aproxima al

peso medido o tomado de la literatura. En los casos en que hubo disparidad entre las medidas calculadas y reales, la primera resultó subestimada (ver tabla 8.1). Es probable que éste también sea el caso para *Cayaoa bruneti*. Por lo tanto, *Cayaoa bruneti* poseía una masa corporal muy similar a la de *Tachyeres leucocephalus* o *T. pteneres*, presentando una forma corporal relativamente similar, asignable a un pato buceador no-volador. *Cayaoa* se diferenciaba de las especies de *Tachyeres* mencionadas por presentar alas proporcionalmente más pequeñas. Se trataba de un pato de gran tamaño, incluso mayor que el de otros patos que presentan claras adaptaciones esqueléticas para el buceo, como por ejemplo, los machos de *Somateria mollissima*, que alcanzan un máximo de 3 Kg según Dunning (2008). En comparación con otras aves buceadoras propulsadas por los miembros posteriores, *Cayaoa* sería considerablemente más pesado que el mayor de los Podicipedidae conocidos (*Podiceps major*, 1,6 Kg, Dunning, 2008) aunque menor que algunos Gaviidae (e.g. *Gavia immer*, los machos con un promedio de 5,5 Kg según Dunning 2008). Algunos buceadores propulsados por las alas han alcanzado pesos mayores (38 Kg en *Aptenodytes forsteri sensu* Dunning, 2008). Un objetivo a futuro corresponde a poder contrastar el valor aquí estimado con uno obtenido a través de métodos volumétricos, para lo cual es necesario contar con elementos del esqueleto axial y cintura aún no conocidos para *Cayaoa*.

En cuanto a la evolución de la masa corporal (figura 8.1), el ancestro común de todos los Anseriformes presenta valores medios de masa corporal (aproximadamente 3 Kg). Hay al menos tres grandes grupos que convergen en valores pequeños (menor a 3 kg), Dendrocygninae (a en figura 8.1), los *Oxyura-Nomonyx* dentro de Oxyurinae (b en 8.1) y el clado Tadorninae-Anatinae (d en 8.1), presentando el morfotipo “pato” (véase capítulo dos). Los mayores valores (más de 3,45 kilos) están en los grupos más terrestres (*Chauna*, Anserinae y *Chloephaga*) y en *Coscoroba* y *Cygnus*. Los buceadores habrían evolucionado independientemente hacia valores bajos (dentro de Oxyurinae) como altos (*Somateria* o *Tachyeres*). Aunque mecánicamente las masas corporales altas favorecen al buceo, sus tamaños corporales también están relacionados a otras variables ambientales, ya que los buceadores de ambiente marino presentan masas corporales mayores que los de ambiente límnic (véase Capítulo 2).

8.2. Postura corporal

La postura, definida como la posición del organismo en el espacio, es variable en las aves. Está condicionada por la relación entre todas las estructuras y articulaciones del cuerpo y se mantiene por la coordinación en la actividad muscular. En

los animales bípedos (como los humanos o las aves) el área de soporte corporal en tierra es menor que en los cuadrúpedos por lo cual es más costoso mantener una postura estable y en equilibrio.

La posición de los miembros influye en el patrón de movimiento y sobre la actividad muscular que produce la propulsión en agua (Biewener 2005) o el desplazamiento en tierra, por lo cual es sumamente condicionante. Una característica común de las aves buceadoras es que las extremidades posteriores están ubicadas muy por detrás del cuerpo (Johnsgard 2008). En particular, las buceadoras propulsadas por los miembros posteriores poseen fémures cortos, tibiotarsos muy largos (aproximadamente el doble de largo que el fémur) y tarsometatarsos de tamaño similar al del fémur. Estas características y el diseño corporal resultado de las mismas no favorecen el desplazamiento en tierra y en consecuencia son torpes caminadoras. Para poder mantenerse en pie, los patos buceadores deben asumir una postura más erguida que los chapoteadores, ubicándose el centro de gravedad por encima del punto de apoyo (Raikow 1993, Storer 1971). En algunos gávidos de gran tamaño (e.g.: *Gavia immer*) esta disposición de los miembros posteriores les dificulta mantenerse en pie obligándolos a desplazarse arrastrando sus vientres durante el poco tiempo que permanecen en tierra firme (Johnsgard 2008).

La premisa funcional para el modelo de regresiones de Campbell y Marcus (1992) para estimar masas, considera el rol de los miembros posteriores como sostén del peso corporal. Teniendo en cuenta el diseño típico de un ave buceadora, esta premisa no necesariamente se cumpliría, es decir, en estas aves el área de la sección transversal de los elementos posteriores no tendría necesariamente que haber aumentado en relación con el peso corporal del animal. En este sentido, es posible que el método subestime la masa corporal real. Sin embargo, en ausencia de otros elementos más confiables, en esta tesis se acepta la conclusión establecida en el apartado anterior para las estimaciones de masa.

Respecto a la posición de los miembros anteriores durante el buceo, Noriega *et al.* (2008) sugieren que *Cayaoa bruneti* habría tenido un gran desarrollo del músculo *braquialis* debido a la profundidad de la fosa en el húmero de este músculo aductor del ala. De esta manera, se puede plantear la hipótesis de que las alas estuvieran flexionadas y aducidas durante la inmersión y no fueran utilizadas para la natación (Noriega *et al.* 2008, Livezey 1993). Una situación similar se observa en ejemplares de los géneros *Mergus*, *Oxyura*, y *Aythya* (Livezey y Humphrey 1984, Tome y Wrubleski 1988) en los cuales las alas permanecen aducidas durante la locomoción subáqua. Contrariamente, otros patos buceadores extienden eventualmente las alas o las utilizan

activamente durante la natación (*Tachyeres sp.*, *Somatheria mollissima* o *Histrionicus histrionicus*).

8.3. Vuelo: superficie y carga alares

8.3.1. Introducción

El peso de un ave es una característica directamente relacionada con su capacidad de vuelo. El ave voladora más pesada es la avutarda (*Otis tarda*), alcanzando los machos hasta 18 Kg (Dunning 2008). Aves con masas corporales mayores no tienen capacidad de vuelo (por ejemplo, *Casuarius casuarius*: 44 Kg, *Aptenodytes forsteri*: 38 Kg, Dunning 2008). Sin embargo, y más allá de la magnitud que alcance el peso, muchas aves tampoco pueden volar, aún con pesos menores. Entre estas últimas, se ubican muchos anseriformes.

Un atributo mecánico relacionado directamente con el vuelo para cualquier objeto volador sea una aeronave o un animal, es la carga alar (Meunier 1951) que se define como la relación entre la superficie (área) y el peso total. En otras palabras, es un indicador del peso que puede soportar un ala con una superficie determinada (Greenewalt 1975, Livezey y Humphrey 1986, Thom 1988, Livezey 1989, 1993). La carga alar está relacionada con la velocidad de vuelo y con la eficiencia energética; así en el caso de las aeronaves, aquellas con menor carga alar son las más lentas (como una aeronave comercial) mientras que lo contrario ocurre en las aeronaves con mayor carga alar (como un jet supersónico) (Filippone 2000). Esta situación es análoga a la de las aves, en las cuales la velocidad de vuelo está significativamente correlacionada con la carga alar, siendo los patos buceadores los que se encuentran en el extremo positivo de esta correlación (Alerstam *et al.* 2007). La carga alar en un animal está, a su vez, relacionada con su capacidad de maniobrabilidad (Greenewalt 1975) definida ésta como la habilidad en la ejecución de movimientos.

Noriega *et al.* (2008) en su redescrición de *Cayaoa bruneti* asignaron varios elementos desconocidos para esta especie, entre ellos elementos de miembro anterior extraordinariamente reducidos (MPEF-PV-3100 a 3105, húmeros parciales y carpometacarpos de ambos lados) y sin mediar análisis mecánicos, establecieron que carecería de capacidad de vuelo. En el presente apartado, se calcula la carga alar de *Cayaoa* a fin de corroborar o refutar esta hipótesis. Asimismo, se evalúa la variación de la carga alar de Anseriformes, incluyendo *Cayaoa*, en un contexto filogenético.

8.3.2. Métodos

Para obtener una medida de la superficie alar (S) de *Cayaoa bruneti* se utilizó una ecuación desarrollada por Greenewalt (1975) que la relaciona con la envergadura (b) de la siguiente manera:

$$b = \alpha S^{\beta}$$

Siendo α y β los valores para la ordenada al origen ($\alpha=1,9861$) y la pendiente ($\beta=0,5725$) obtenidos por Greenewalt (1975) en su modelo lineal para “patos”. La envergadura (b) para el caso de *Cayaoa* se calculó asumiendo igual proporción respecto de largo del húmero que en *Tachyeres brachypterus*, Este último valor (89 cm, Ogilvie y Young 2002) se utilizó por dos razones: corresponde a un anseriforme no volador y buceador de gran tamaño y es de la única especie con tales características de la cual se dispone del valor de envergadura en la literatura conocida.

En la fórmula de la carga alar (Meunier 1951), se calcula la razón entre la masa corporal del animal y la superficie alar (masa corporal/ Sup. Alar). La carga alar se compara con un valor límite teórico de $2,5 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$, superado el cual el ave no tendría la capacidad de volar (Meunier 1951).

La carga alar de *Cayaoa* fue evaluada frente a la de otros Anatidae en un contexto filogenético utilizando el árbol de consenso obtenido en el Capítulo 7 (figura 7.3). Las cargas alares de los otros Anatidae fueron obtenidas de la literatura cuando fue posible (*Somateria mollissima* y *Mergus serrator* de Livezey, 1993; *Tachyeres patachonicus* y *Tachyeres leucocephalus* de Livezey y Humphrey, 1986) o fue calculada siguiendo las mismas metodologías que para *Cayaoa* desde datos de envergadura brindados de Vuilleumier (2011a) y Vuilleumier (2011b) y pesos corporales promedio extraídos de Dunning (2008).

8.3.3. Resultados

8.3.3.1. Superficie alar

La envergadura de *Cayaoa bruneti* obtenida fue de 60,5 cm y la superficie alar de $390,58 \text{ cm}^2$, es decir que sería más pequeña que las de los patos vapor no voladores,

todas mayores a un metro cuadrado (Livezey y Humphrey 1986) siendo que estas aves tienen una masa corporal similar o menor a *Cayaoa bruneti*.

8.3.3.2. Carga alar

La carga alar de *Cayaoa bruneti* fue de $9,73 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$. Teniendo en cuenta que el límite teórico para un ave voladora es de $2,5 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$, se estima que *Cayaoa bruneti* soportaría unos 7 gramos más por centímetro de superficie de sustentación que el máximo teórico que podría soportar un ave para retener una capacidad voladora. Las demás cargas alares se resumen en la tabla 8.2. Al mapear la carga alar como carácter en el árbol de consenso (figura 8.2), dada la gran diferencia de la carga alar de *Cayaoa* respecto a las demás calculadas u obtenidas de la literatura, todos los demás valores quedan bajos o moderados. Al realizar la misma operación sin tener en cuenta el valor de carga alar para *Cayaoa* (figura 8.3), el valor más alto lo presenta *Tachyeres leucocephalus* y hay valores moderados a altos en los Merginae (a en la figura 8.3), *Tachyeres patachonicus* y *Anser rossii* ($1,96 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$ a $2,34 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$). La mayor parte de los nodos intermedios presentan valores moderados a bajos ($1,38 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$ a $1,76 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$), y el nodo de Anatidae presenta valores bajos ($1,18 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$ a $1,38 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}$, nodo señalado con la letra b en figura 8.3).

Tabla 8.2. Cargas alares tomadas de la literatura o calculadas según datos de envergadura tomados de Ogilvie y Young (2002).

Especie	Envergadura cm	superficie alar cm^2	Masa g	Carga alar
<i>Dendrocygna bicolor</i>	89	766,52	757	0,99
<i>Branta canadensis</i>	150	1907,69	3727	1,95
<i>Aix sponsa</i>	69,5	497,64	658	1,32
<i>Anas platyrhynchos</i>	88,5	759,01	1041	1,37
<i>Aythya affinis</i>	73	542,23	820	1,51
<i>Oxyura jamaicensis</i>	59	373,82	609	1,63
<i>Anser rossii</i>	110	1109,75	1636	1,47
<i>Somateria mollissima</i>				2,1 Livezey (1993)
<i>Mergus merganser</i>				1,8 Livezey (1993)
<i>Tachyeres patachonicus</i>				2,09 Livezey y Humphrey (1986)
<i>Tachyeres leucocephalus</i>				2,91 Livezey y Humphrey (1986)

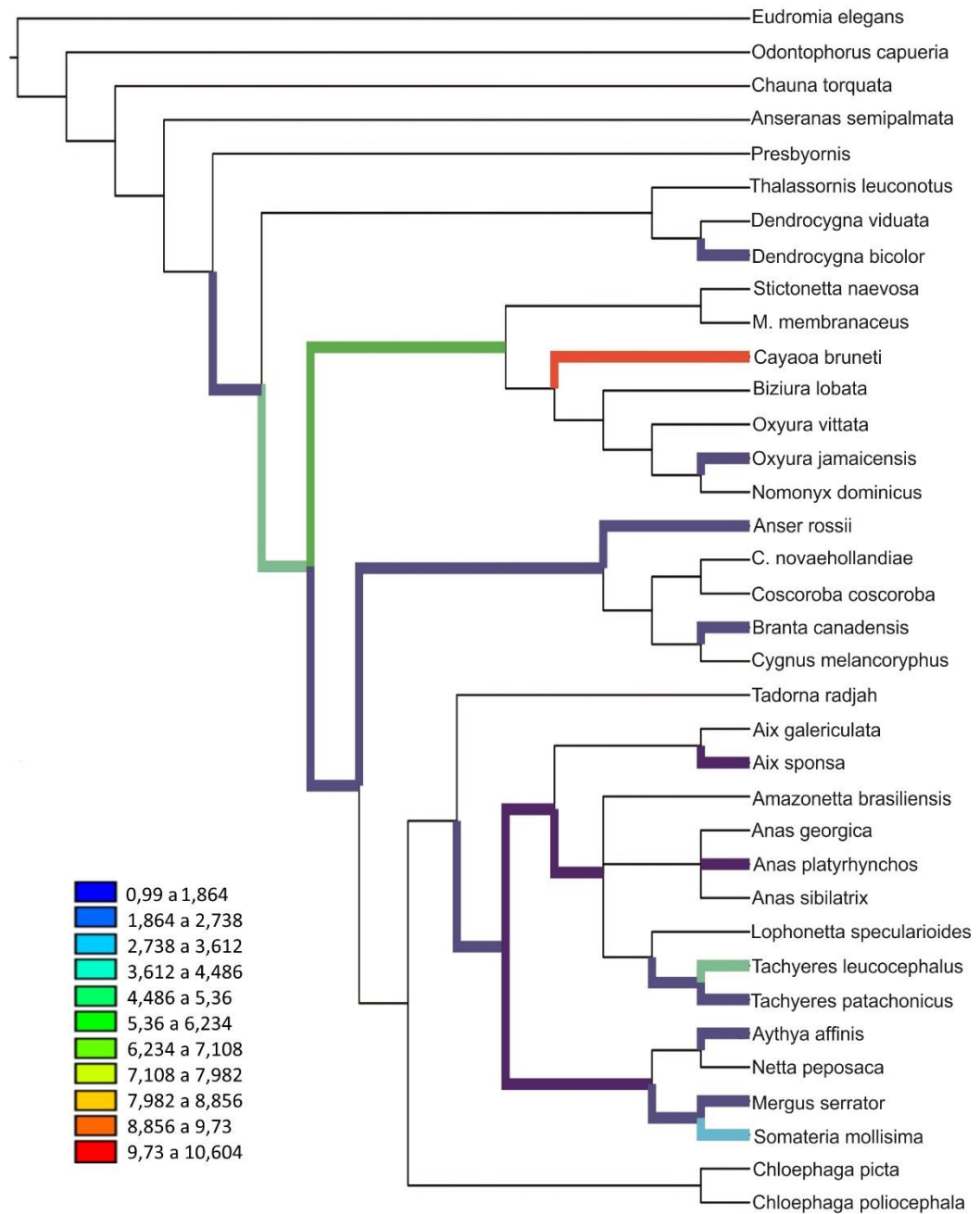


Figura 8.2. Evolución de la carga alar en Anatidae teniendo en cuenta a *Cayaoa bruneti*. Trazado de la carga alar en el árbol de consenso producto del análisis llevado a cabo en el Capítulo 7 (figura 7.13). Las ramas y nodos sin colorear representan los valores desconocidos o ambiguos.

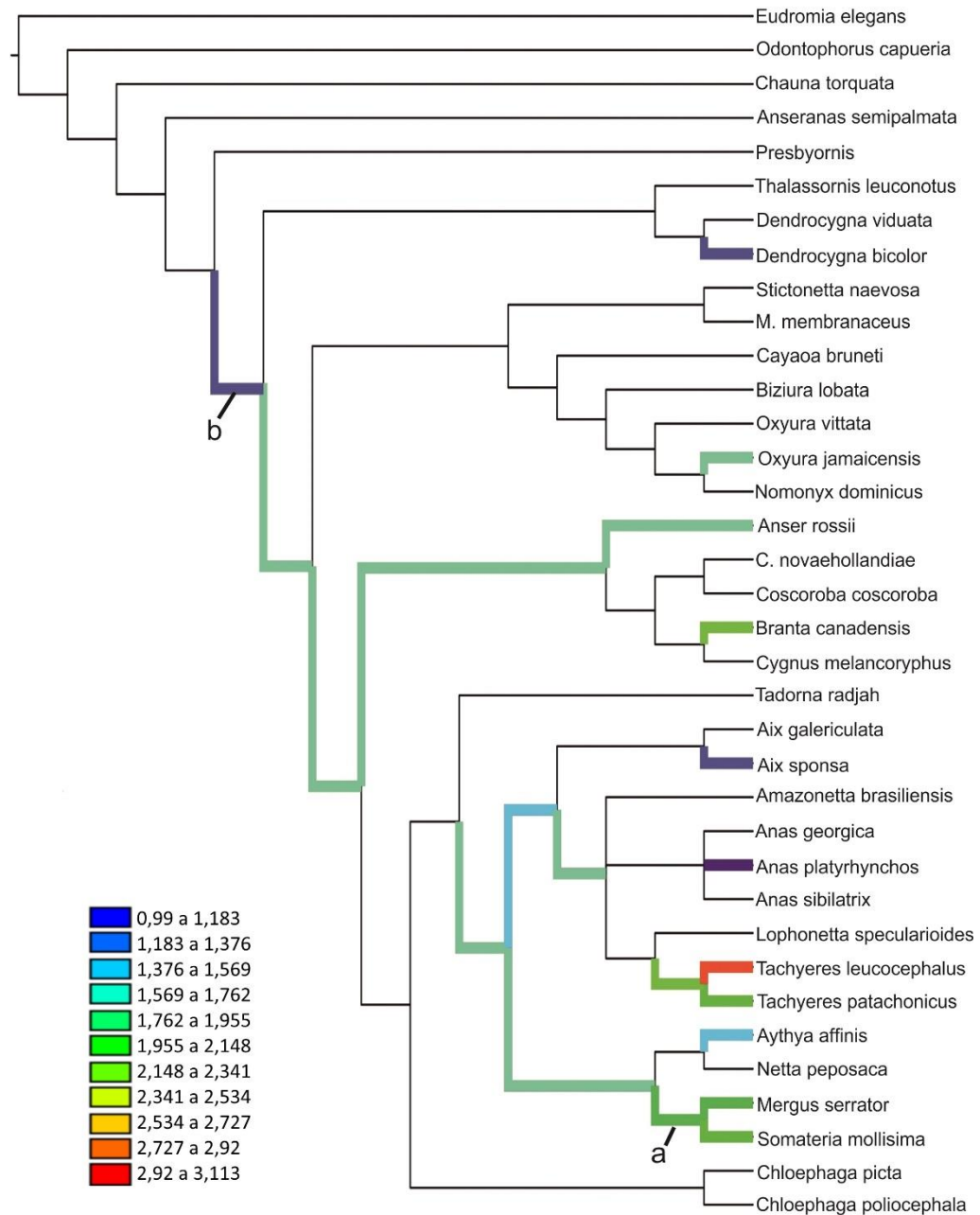


Figura 8.3. Evolución de la carga alar en Anatidae sin los datos de *Cayaoa bruneti*. Carga alar trazada en el árbol de consenso producto del análisis filogenético llevado a cabo en el Capítulo 7 (figura 7.13). Las ramas y nodos sin colorear representan los valores desconocidos o ambiguos.

8.3.4. Discusión

El trabajo original de Tonni (1979) en el cual nomina a la especie *Cayaoa bruneti* consiste principalmente en la descripción del tarsometatarso que constituye su holotipo,

el cual supone morfológicamente similar al de *Tachyeres*. Noriega y colaboradores (2008), incorporaron al hipodigma gran cantidad de nuevos materiales, entre ellos elementos de los miembros anteriores, aunque no habían sido encontrados en conexión con las otras partes del esqueleto. Debido al tamaño relativamente pequeño de los elementos del miembro anterior, dichos autores supusieron un hábito no volador para esta especie fósil, pero no brindaron un contraste empírico de dichas conclusiones. El presente estudio confirma la hipótesis de ausencia de capacidad del vuelo según el parámetro mecánico de la carga alar, que relaciona directamente la superficie de sustentación con el peso corporal. La carga alar de *Cayaoa bruneti*, de $9,73 \text{ g*cm}^{-2}$ es mucho más alta que el límite teórico de vuelo y con una diferencia mucho mayor que en el caso de los patos vapor (e.g. $3,18 \text{ g*cm}^{-2}$ en machos de *Tachyeres leucocephalus*, $4,97 \text{ g*cm}^{-2}$ en machos de *Tachyeres pteneres*, según Livezey y Humphrey 1986), similar al obtenido por Livezey (1993) para *Chendytes lawi* ($9,1$ o $13,4 \text{ g*cm}^{-2}$).

En base a los análisis efectuados, la carga alar se ha distribuido de manera homogénea en la historia de los Anatidae y los aumentos que se observan en determinados grupos tienen más que ver con casos de evolución puntual en distintas especies que con inercia filogenética. Esto último se sostiene a partir de la distribución de la carga alar en distintos clados en vez de concentrarse en unos pocos o un solo clado que presente un aumento gradual de la carga alar. En Aves, el factor histórico tiene una importante relación con la frecuencia de pérdida del vuelo dentro de los grandes clados (Roff 1994). Sin embargo, según los presentes resultados, se supone que dentro de Anatidae esta situación en distintos linajes está relacionada a otros factores, por ejemplo la presencia de un comportamiento buceador.

Livezey y Humphrey (1986) discuten por qué sería seleccionado positivamente la pérdida de vuelo en patos vapor según dos parámetros morfológicos, el aumento de la masa corporal y la reducción de las alas. Las ventajas de una elevada masa corporal serían la defensa territorial y enfrentamiento ante depredadores, el buceo y la termorregulación; mientras que las alas pequeñas serían seleccionadas positivamente debido a que favorecen el combate, el desplazamiento superficial a gran velocidad [*steaming*] y el buceo, así como el ahorro de energía (Livezey y Humphrey 1986) y evitar la pérdida de calor. Las mismas ventajas se podrían considerar a la hora de hablar de la reducción de las alas, el aumento de masa corporal y la consiguiente pérdida de vuelo en *Cayaoa bruneti*.

Capítulo 9. Morfología funcional

“La forma del casco de un caballo es tanto una imagen de la estepa por la que pasa como la impresión que deja es una imagen del casco” (Konrad Lorenz)

9.1. Introducción

La morfología funcional es una aproximación a la forma causal, comparativa e inferencial que se concentra en la función como intermedio entre la forma y la biología (Vizcaíno *et al.* 2016 y bibliografía allí citada). Dicha aproximación intenta generar hipótesis sobre cómo la forma permite o restringe un determinado número de funciones. El conjunto de funciones que puede realizar una estructura condiciona a la forma de manera que responda a una situación biomecánica promedio, que es la integración de esta información funcional en un perfil mecánico de cada elemento (Oxnard 1984).

En paleontología, dado que la función es imposible de verificar *in vivo*, la aproximación a ésta es de carácter inferencial y comparativo. Esta comparación se realiza con modelos cuyos atributos funcionales son conocidos (Vizcaíno *et al.* 2016), es decir organismos actuales (cuyas funciones sean observables) o análogos mecánicos. El objetivo es buscar estructuras de función conocida cuya forma se asemeje a aquella cuya función nos interesa averiguar, es decir, encontrar análogos funcionales.

En el presente capítulo se describirán posibles análogos funcionales en los cuales, se explora la posible función de propulsión durante el buceo de los miembros posteriores, y posibles análogos funcionales para los miembros anteriores de *Cayaoa bruneti*. Finalmente se contrastan las similitudes en el aspecto general del cuerpo o fisonomía entre distintos clados de buceadores propulsados por los miembros posteriores, con el fin de buscar posibles patrones comunes que puedan colaborar en la reconstrucción del aspecto de esta especie extinguida y de su historia evolutiva.

9.2. Metodología

Los potenciales análogos funcionales que se explorarán de manera comparativa con *Cayaoa bruneti* son aves buceadoras, tanto pertenecientes a los Anatidae como a otros grupos, de las cuales se describirán en detalle qué características comparten entre ellas y con *Cayaoa* de manera exclusiva. A su vez, el fémur se analizará comparado con un análogo mecánico. En el caso de la comparación fisonómica se utilizarán animales por fuera del clado Aves.

9.3. Resultados

9.3.1. Fémur en aves buceadoras

En *Cayaoa*, como la mayor parte de los patos buceadores con la excepción de *Tachyeres*, el *trocánter femoris* no está desarrollado y su longitud dorsoventral es similar a la del *caput femoris*. Esto es igual en otras aves buceadoras propulsadas por los miembros posteriores que no se encuentran cercanamente emparentadas entre sí ni con Anatidae, como Gaviidae, Podicipediidae, Anhingidae y Phalacrocoracidae. En las aves actuales esto les permite mantener el fémur hacia adelante, pero en una postura fuertemente esparrancada, lo que deja a la articulación fémoro-tibiotarsal en posición lateral pero el fémur fuertemente abducido, evitando una posible fuente de arrastre durante el buceo (figura 9.1, Raikow 1972).



Figura 9.1. Postura esparrancada mantenida durante la inmersión por la mayor parte de las aves buceadoras propulsadas por los miembros posteriores. Tomado de Raikow (1972).

Otro rasgo coincidente en distintas aves buceadoras, dentro y fuera de los Anatidae, es que el tamaño del borde lateral de la *trochlea fibularis* es más semejante al de la *crista tibiofibularis* que en otras aves, rasgo también presente en *Cayaoa*.

En *Cayaoa*, patos buceadores (excepto *Tachyeres*) y otras aves buceadoras propulsadas por los miembros posteriores, el fémur se encuentra fuertemente curvado en dirección dorsoventral. Esta curvatura permite la reducción del arrastre, ayudando a que el perfil lateral del ave durante el buceo sea fusiforme, sin proyecciones. En cuanto a la robustez, el fémur en Podicipediidae y *Mergus* es un elemento relativamente corto y robusto, mientras que es notablemente más delgado en *Oxyura vittata*, presentando *Cayaoa* una robustez intermedia.

En cuanto a su sección transversal (figura 9.2), en general el fémur de las aves es de sección circular, forma que favorece los esfuerzos en dirección del eje mayor (un análogo mecánico de esto sería el mango de una pala) y los esfuerzos torsionales (siendo el eje de un destornillador un análogo mecánico). Este segundo tipo de esfuerzo es el más común en las aves (De Margerie *et al.* 2005). Sin embargo, *Cayaoa*, *Podiceps*, *Phalacrocorax*, *Mergus* y otras aves buceadoras se apartan ligeramente de la

circularidad, siendo mayor el eje dorsoventral que el eje mesial-lateral. Esta condición favorece la resistencia a los esfuerzos de flexión en la dirección del eje dorsoventral. Los mangos de martillos, picos o hachas son posibles análogos funcionales. Al contrario de lo que ocurre con los esfuerzos de flexión, la resistencia a los esfuerzos torsionales se ve favorecida por un elemento de paredes delgadas (Alexander 1968, Swartz *et al.* 1992, De Margerie *et al.* 2005).

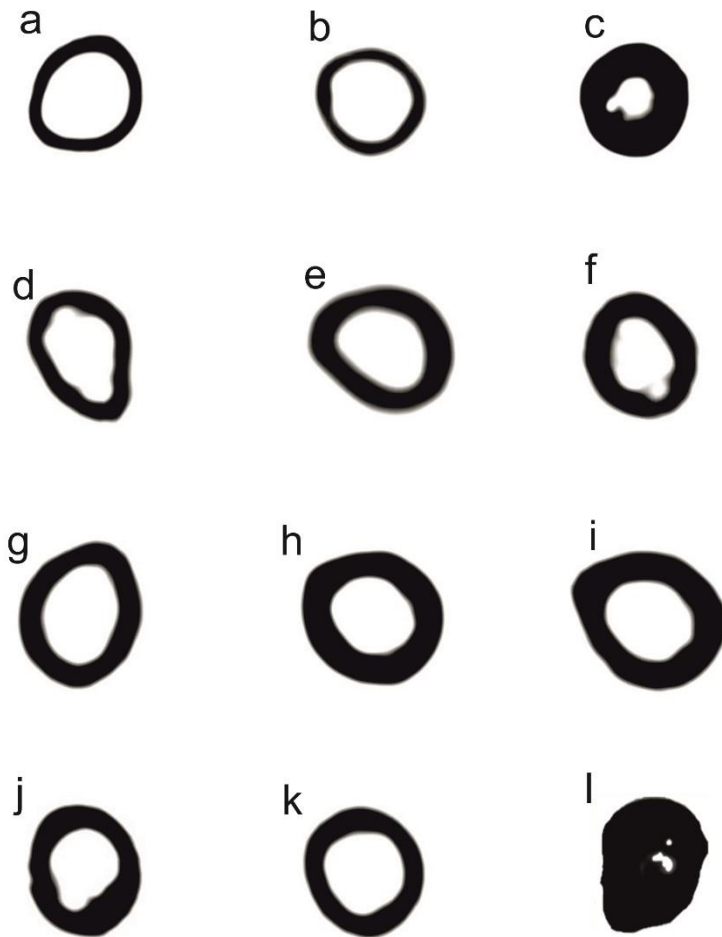


Figura 9.2. Sección transversal de la mitad de la diáfisis del fémur de aves seleccionadas. **a)** *Cygnus melancoryphus*, **b)** *Larus* sp., **c)** *Pygoscelis papua*, **d)** *Oxyura jamaicensis*, **e)** *Aythya affinis*, **f)** *Mergus serrator*, **g)** *Tachyeres patachonicus*, **h)** *T. leucocephalus*, **i)** *T. pteneres*, **j)** *Phalacrocorax magellanicus*, **k)** *Podiceps major*, **l)** *Cayaoa bruneti*. Siluetas no a escala.

9.3.2. Tibiotarso en aves buceadoras

En los patos buceadores como *Cayaoa* el tibiotarso tiene su facies frontal ancha, y la *crista cnemialis cranialis* es proximalmente extensa. Esta característica se ve aumentada en otras aves buceadoras, como en Gaviidae y Podicipediidae, debido a que estas aves carecen de *patella*. En Anatidae la extensión de la *crista cnemialis cranialis* aleja a la *patella* de la *facies dorsalis* del fémur, lo cual modifica la inserción del músculo *ambiens* (ver Raikow, 1972: figura 13, pag. 21). Otra característica común de las aves buceadoras propulsadas por los miembros posteriores y también compartida con *Cayaoa*, es que el cóndilo medial tiene un desarrollo similar al del cóndilo lateral, a diferencia de lo que se observa en aves no buceadoras donde el cóndilo medial está menos desarrollado.

9.3.3. Tarsometatarso en aves buceadoras

Los tarsometatarsos en aves buceadoras son notablemente heterogéneos. En el caso de Phalacrocoracidae, es un elemento ancho cuyas trócleas están separadas y ligeramente alineadas y el eje que las atraviesa está alineado al eje mayor de las *cotylae*. Al contrario, en Gaviidae y Podicipediidae el tarsometatarso es un elemento angosto y las trócleas están muy cercanas entre sí, y el eje que las atraviesa está rotado respecto al eje mayor que atraviesa ambas *cotylae*. El caso en Anatidae es intermedio, con las trócleas rotadas pero el elemento siendo relativamente corto y ancho. La *trochlea metatarsi* II es relativamente angosta en patos buceadores, lo opuesto a los patos caminadores. Todas estas características típicas de patos buceadores están presentes en *Cayaoa*.

9.3.4. Miembros anteriores

Los miembros anteriores de *Cayaoa bruneti* son notablemente pequeños. Su tamaño y la carga alar estimada (Capítulo 8) permite sostener que se encontraba incapacitado para volar. En la mayor parte de los patos buceadores y en *Cayaoa bruneti*

también la *fossa pneumotricipitalis ventralis* carece de neumatización, un rasgo usualmente asociado al hábito buceador y común entre aves con ese hábito (e.g. Podicipedidae, *Somateria*, *Aythya*). Sin embargo, esta característica no es ubicua (ya que *Mergus* tiene la fossa neumatizada) ni exclusiva, ya que *Malacorhynchus* no es un pato buceador y carece de neumatización (Worthy y Lee 2008, Noriega *et al.* 2008).

El carpometacarpo carece de las rugosidades y espolones que caracterizan a las especies que utilizan las alas para combates intraespecíficos. En el caso de *Plectropterus* el espolón no se halla en el carpometacarpo sino en el *os carpi radiale* (Rand 1954), hueso desconocido para *Cayaoa* por lo que no se puede descartar su presencia. Además, la mayor parte de las especies de Anatidae tienen combates intraespecíficos y aun así carecen de espolones y rugosidades.

El pequeño desarrollo y delgadez de la parte distal del húmero y del carpometacarpo permiten descartar la posibilidad de una propulsión dada principalmente por los miembros anteriores, como en el caso de pingüinos, alcas, ptoptéridos y el Anatidae fósil *Bambolinetta lignitifila* (Mayr y Pavia 2014). Sin embargo, no es posible descartar movimientos subacuáticos con los miembros anteriores, como en *Somateria* (Humphrey y Livezey 1984), ni el comportamiento de “steaming”, es decir la utilización de las alas como remos y estabilizadores en una veloz locomoción sobre el agua propulsada por los miembros posteriores (Livezey y Humphrey 1983). Este último es el desplazamiento observado en *Tachyeres* (Livezey y Humphrey 1983) en el cual el movimiento de las alas asemeja a los remos de los antiguos barcos a vapor de ruedas y que le otorgan su nombre vulgar de “patos vapor” (también observado en *Somateria*, Gough *et al.* 2015). Los movimientos subacuáticos de *Somateria* y los movimientos de steaming son realizados con las alas plegadas, independientemente de su tamaño, por lo cual no se descarta que *Cayaoa* hubiera podido realizarlos de modo análogo.

9.4. Discusión

Tanto el fémur, como el tibiotarso y tarsometatarso de *Cayaoa bruneti* presentan características típicas de aves buceadoras, en particular en Anatidae con hábitos buceadores y propulsados a través de los miembros posteriores. Estas características permiten inferir para *Cayaoa* un modo de vida y hábitos comparables.

En el caso particular del fémur de aves buceadoras, si los mismos están sometidos a mayores esfuerzos de doblado que los de las demás aves, tal como puede inferirse según la forma transversal de la diáfisis, el aumento de grosor de sus paredes también podría ser seleccionado debido a este fenómeno y no solamente debido a la mayor eficacia para la inmersión al reducir la flotabilidad. Por lo tanto se puede suponer que la osteosclerosis en el fémur de aves buceadoras propulsadas por los miembros posteriores podría responder a varios factores de selección interrelacionados en vez de exclusivamente al relacionado con el descenso de la flotabilidad.

El miembro anterior extremadamente pequeño no le habría permitido al animal volar y no presenta las características propias de las aves buceadoras propulsadas por las alas. Sin embargo, podría haber sido utilizado para algunos movimientos subacuáticos o dentro del mecanismo de steaming.

9.4.1. Fisonomía de buceadores propulsados por los miembros posteriores

El buceo propulsado por los miembros posteriores es una característica que ha evolucionado de manera independiente en distintos clados de animales terrestres que han vuelto al medio acuático. Además de las múltiples evoluciones en Anatidae y otras familias de Neornithes (Gaviidae, Phalacrocoracidae, Podicipediidae), ha evolucionado en los Ornithuromorpha Hesperornithiformes del Cretácico, entre los anfibios en muchos anuros, especialmente las ranas más acuáticas de la familia Pipidae y entre los insectos en los escarabajos buceadores de la familia Dytiscidae. En el caso de las ranas, los miembros posteriores se hayan notablemente agrandados respecto al largo corporal, característica compartida con las ranas más adaptadas al salto, sin embargo los miembros anteriores son comparativamente más pequeños que los posteriores en las ranas más adeptas al buceo respecto a las más saltadoras (Nauwelaerts *et al.* 2005). En los escarabajos buceadores (Rivera *et al.* 1997), las patas más anteriores permanecen plegadas por debajo del torax, las patas del medio son utilizadas como estabilizadores, y las posteriores son notablemente más largas. En el caso de las ranas y de los escarabajos, la forma corporal es redondeada y fusiforme, y las patas propulsoras se extienden al principio de la fase de ataque a los lados del cuerpo y quedan por detrás posteriormente al impulso (figura 9.3). Entre las aves buceadoras, el movimiento natatorio es muy similar en Gaviidae, Podicipediidae y Anatidae, habiéndose desarrollado de manera independiente en cada uno de esos casos.

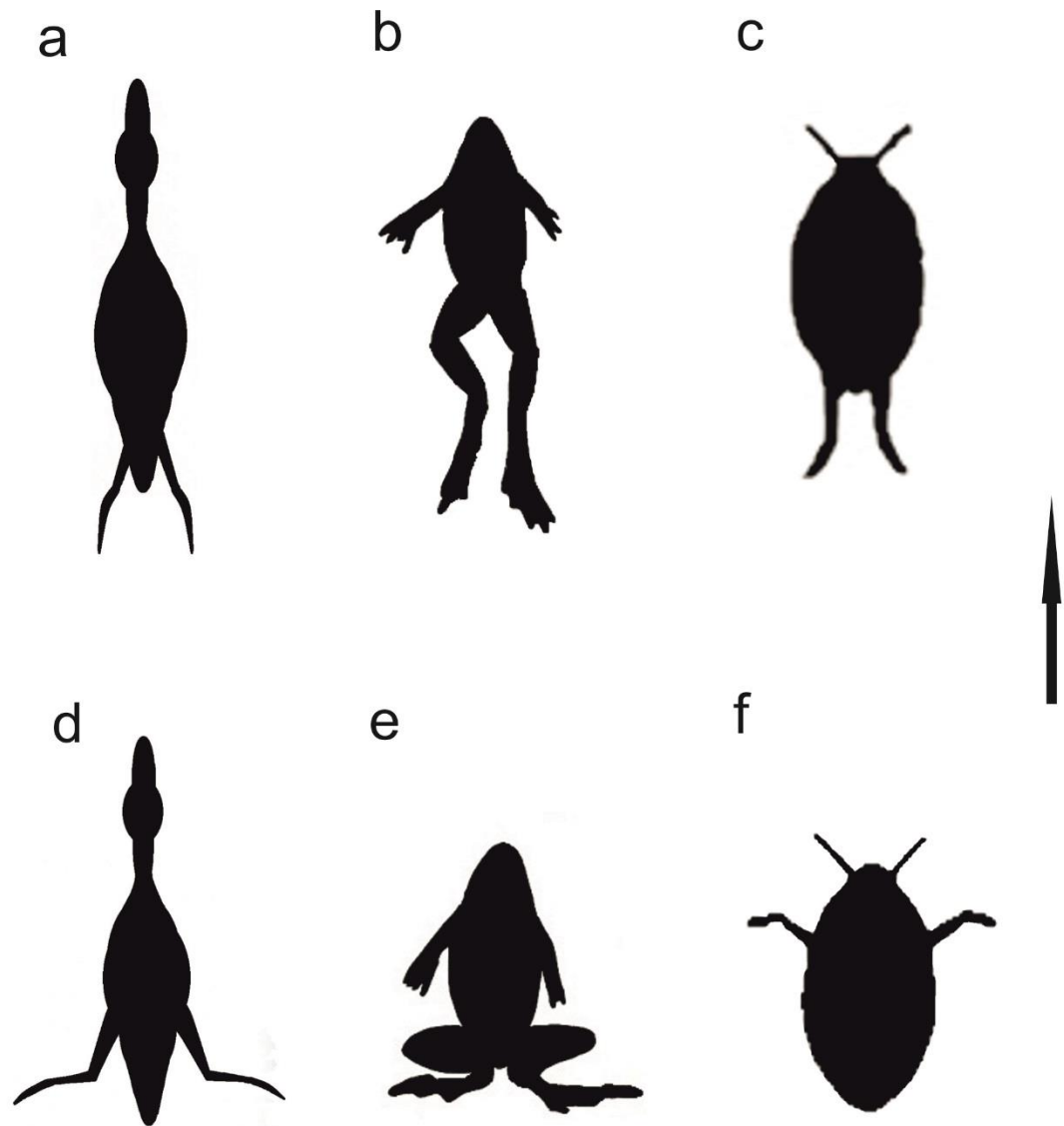


Figura 9.3. Siluetas en vista dorsal de tres animales buceadores propulsados por los miembros posteriores, un Anatidae (**a, d**), un Pipidae (Anura: **b, e**), y un Dysticidae (Coleoptera **c, f**). El comienzo de la fase de ataque del movimiento de buceo se esquematiza en **d, e** y **f**, y el final en **a, b** y **c**. En **a, b** y **c** se observa que los miembros quedan replegados detrás del cuerpo por lo que el contorno aumenta sus cualidades hidrodinámicas. Siluetas no a escala.

9.4.1.1. Aythynización: el hábito buceador en Anatidae

Borradaile (1916) definió un proceso de carcinización que identifica la adquisición independiente de una morfología de cangrejo de distintos linajes de crustáceos. En un ensayo de revisión de la bibliografía sobre el tema, Scholtz (2014) afirmó que en realidad la carcinización es un resultado de distintos procesos más o menos similares de transformación morfológica a mayor o menor escala. Dichos procesos están relacionados con la adquisición de un hábito bentónico o parasitario, y no requiere de restricciones internas específicas ni tendencias o paralelismos comunes (Scholtz 2014).

En el caso de Anatidae, la adquisición de un hábito buceador ha llevado a la adquisición independiente de un conjunto de características comunes no solo de las estructuras propulsoras sino de la fisonomía general, entre ellos la adquisición de alas pequeñas y altas cargas alares, lo que probablemente sea el motivo de la gran convergencia a nivel de caracteres de húmero que generan agrupaciones espurias en los análisis filogenéticos basados en datos osteológicos, inclusive los de esta misma tesis. Siguiendo la lógica de Borradaile (1916), esta convergencia es denominada en esta tesis como aythynización, basado en el nombre de la subfamilia Aythinae, vulgarmente conocida como “patos buceadores”.

En la carcinización, el término “cangrejo” identifica a un constructo mental que alude inequívocamente a una forma general claramente identificable (Scholtz 2014). En cambio, el nivel de convergencia de los patos buceadores y relativo a la aythynización, es observable mediante análisis detallados de los caracteres osteológicos y se evidencia en las topologías obtenidas de análisis filogenéticos. Es por esto que en esta tesis no se aplica el término a las otras aves buceadoras propulsadas por los miembros posteriores. Sin embargo, tanto en Anatidae como en Gaviidae y Podicipediidae, los caracteres del miembro posterior coinciden con la posesión de altas cargas alares, y de hecho estas dos últimas familias suelen resultar hermanas en análisis filogenéticos basados en datos morfológicos (e.g. Livezey y Zusi 2007, Mayr y Clarke 2003), incluso se han agrupado estas familias con otro grupo de buceadores que se ubica actualmente por fuera de Neornithes, los Hesperornithiformes (e.g. Cracraft 1982). En Phalacrocoracidae las diferencias son mayores y la carga alar no es tan alta (Noriega 2001), por lo que el resultado de su evolución al buceo sería distinto a una aythynización.

Desde el punto de vista de la biomorfodinámica, ambos casos son explicables como de selección de la forma global, y aunque algunas formas estarían preadaptadas

para la carcinización en decápodos o para la aythynización en Anatidae, el proceso no requeriría de trayectorias evolutivas muy similares ni de mecanismos de autoorganización específicos compartidos.

Capítulo 10. Biomecánica

10.1. Introducción

La propulsión durante el buceo en *Cayaoa bruneti* y otros patos buceadores está dada por los miembros posteriores, específicamente por la extensión de la porción de la pata vinculada al tarsometatarso. El movimiento posterior del extremo distal de dicho elemento hace retroceder a los dedos con sus membranas interdigitales extendidas. Este mecanismo funciona como una palanca de tercera clase donde el principal extensor del tarsometatarso, el músculo gastrocnemio, se inserta en el hipotarso (Raikow 1972), por lo cual, en este sistema el pivote estaría en la articulación con el tibiotarso, la distancia entre éste y la parte posterior del hipotarso representaría el brazo de entrada y la distancia entre el pivote y el extremo del elemento representaría el brazo de salida (ver figura 10.1).

En esta tesis se ha estimado un índice de capacidad propulsora. Cuanto más elevados sean los valores de este índice, mayor será la fuerza propulsora transmitida por dicha palanca.

10.2. Metodología

Se midió el brazo de entrada y de salida en el tarsometatarso de distintos Anatidae. Siguiendo la lógica del índice de habilidad fosorial que desarrollaron Vizcaíno *et al.* (1999) para mamíferos, se construyó el siguiente índice de capacidad propulsora:

$$ICP = (BE / (BS - BE)) * 100$$

Donde BE representa el brazo de entrada, la distancia entre el extremo proximal del tarsometatarso y el extremo distal de las *cristas intermediae* del hipotarso, las cuales fueron consideradas por sobre la *crista medialis* porque en el extremo distal de dicha

cresta se inserta también el músculo *flexor hallucis brevis* (Raikow 1972) y la forma de dicha cresta es mucho más variable.

BS representa el brazo de salida, y equivale al largo total del tarsometatarso.

Se utilizó dicho índice por la similitud en el tipo de palanca entre el miembro anterior de los mamíferos fosoriales y el miembro posterior de las aves buceadoras y la semejanza entre el recorrido de la ulna durante el movimiento de excavación y el del tarsometatarso durante la fase de propulsión.

Con el fin de observar si había diferencias significativas entre los valores del índice en Anatidae de hábito buceador y no buceador, se utilizó a cada grupo como una muestra distinta en un test de T, el análisis estadístico fue realizado en el software Past (Hammer *et al.* 2001).

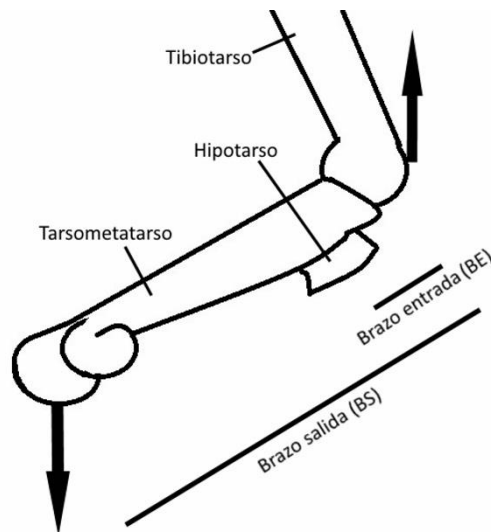


Figura 10.1. esquema del índice de capacidad propulsora.

10.3. Resultados

Las medidas y el índice se encuentran en la tabla 10.1. El promedio de ICP de los no buceadores es de 18,406 y el de buceadores es de 20,468. Las diferencias entre la media de buceadores y no buceadores son significativas con una $p=0,01$.

Tabla 10.1. Índices de capacidad propulsora en distintos Anatidae

Especie e individuo	BE	BS	ICP
<i>Aix galericulata</i> 85	4,12	38,57	11,959
<i>Aix sponsa</i> 68872	5	35,05	16,639
<i>Amazonetta brasiliensis</i> 54812	5,92	33,24	21,669
<i>Amazonetta brasiliensis</i> 54813	6,66	35,19	23,344
<i>Amazonetta brasiliensis</i> 61815	6	34,82	20,819
<i>Anas flavirostris</i> 68261	5	33,03	17,838
<i>Anas georgica</i> 68387	6,8	41,14	19,315
<i>Anas georgica</i> 68395	6,5	42,60	18,005
<i>Anas sibilatrix</i> 68414	6	40,52	17,381
<i>Anas sibilatrix</i> 68416	6,84	40,42	20,369
<i>Aythya affinis</i> 54780	6,82	37,02	22,583
<i>Branta canadensis</i> 54725	13,33	94,64	15,081
<i>Branta canadensis</i> 54787	16	101,72	20,34588
<i>Cayaoa bruneti</i>	11,5	72,00	19,008
<i>Chloephaga picta</i> 14479	14,54	82,73	21,323
<i>Chloephaga picta</i> 14501	13,08	85,38	18,091
<i>Chloephaga picta</i> 568	12,14	85,44	16,562
<i>Chloephaga poliocephala</i> 68401	12,14	69,35	21,220
<i>Chloephaga poliocephala</i> 68575	11,43	70,56	19,330
<i>Coscoroba coscoroba</i> 68692	15	105,08	16,652
<i>Cygnus melancoryphus</i> 565	10,71	88,19	13,823
<i>Cygnus melancoryphus</i> 68716	12,5	86,86	16,810

Tabla 10.1 (continuación). Índices de capacidad propulsora en distintos Anatidae.

<i>Dendrocygna bicolor</i> 54459	7,73	51,57	17,632
<i>Dendrocygna bicolor</i> 54811	7,92	51,89	18,012
<i>Dendrocygna viduata</i> 88	9,28	60,56	18,097
<i>Lophonetta specularioides</i> 68445	7,73	47,23	19,57
<i>Lophonetta specularioides</i> 68493	8,5	50,27	20,349
<i>Lophonetta specularioides</i> 68556	7,5	49,13	18,016
<i>Lophonetta specularioides</i> 869	7,86	49,90	18,696
<i>Mergus serrator</i> 54477	6,82	45,53	17,618
<i>Netta peposaca</i> 68399	6,8	44,43	18,071
<i>Netta peposaca</i> 68424	7,08	42,40	20,045
<i>Nomonyx dominicus</i> 54706	4,8	27,16	21,467
<i>Oxyura jamaicensis</i> 54478	5,18	34,09	17,918
<i>Oxyura jamaicensis</i> 54517	5,2	31,14	20,046
<i>Oxyura vittata</i> 976	5,33	34,67	18,166
<i>Somateria mollissima</i> 24240	10	50,77	24,528
<i>Tachyeres leucocephalus</i> 14437	11,43	69,28	19,758
<i>Tachyeres leucocephalus</i> 52862	11,43	65,30	21,218
<i>Tachyeres leucocephalus</i> 52863	11,33	61,99	22,365
<i>Tachyeres patachonicus</i> 14381	12,67	66	23,758

Cayaoa obtuvo un valor de 19,008, semejante entre los buceadores a *Oxyura vittata* y *Oxyura jamaicensis*.

10.4. Discusión

Dado que el buceo ha evolucionado independientemente varias veces en Anatidae, los resultados obtenidos a partir de este índice presentan robustez. Sin embargo, en contextos de comparación más amplios como por ejemplo suprafamiliares, la aplicación de dicho índice debe tener una importante consideración de los factores filogenéticos que podrían afectar la forma y sus proporciones.

En este caso, los patos buceadores presentan un mayor ICP que los no-buceadores, por lo que la proporción entre el brazo de entrada y el de salida es mayor que en éstos y en consecuencia, la fuerza ejercida por el gastrocnemio durante la extensión del elemento se transmite de manera más efectiva al extremo distal del tarsometatarso.

Dada la tendencia por aumentar la capacidad propulsora dentro de los grupos buceadores, es esperable que haya otras convergencias entre los grupos de buceadores, así que como hipótesis a contrastar a futuro podría considerarse el posible desarrollo diferencial en los buceadores de músculos que contribuyan a la propulsión, como el gastrocnemio.

Capítulo 11. Morfometría y ecomorfología.

11.1. Introducción general

Una de las aproximaciones al estudio de la forma de manera comparativa es mediante la cuantificación. El procedimiento comienza con la toma de medidas lineales entre puntos comparables de una misma estructura en distintos animales, para luego analizar según proporciones o estadística multivariada.

11.1.1. Morfometría tradicional, introducción

La aproximación más tradicional a la cuantificación de la forma es mediante la toma de medidas lineales, distancias entre puntos específicos que abarcan toda una estructura o el cuerpo del animal en determinada posición, que permiten comparar sus proporciones y tamaños relativos entre los distintos individuos a analizar. Aunque habitualmente se analizan las medidas mediante estadística multivariada, otra aproximación cuando se utilizan proporciones es presentarlas de manera gráfica, eliminando las diferencias de tamaño entre los individuos y magnificando las diferencias de proporciones, ya sea mediante el escalado de las medidas, o en casos especiales cuando se comparan tres medidas, mediante un diagrama ternario.

Un diagrama ternario es un gráfico triangular donde la sumatoria de las medidas a comparar (en este caso, largo del fémur, tibiotarso y tarsometatarso) constituye el 100% del total del animal, por lo tanto cada medida individual será un porcentaje de ese 100%. El porcentaje de una medida se grafica en el triángulo como una línea perpendicular a la línea que une el vértice (que es el 100% de dicha medida) con el punto medio del lado opuesto a ese vértice (que es el 0%) a la altura que le corresponde según el porcentaje. Luego se grafica otra medida y en el lugar de intersección de las dos rectas se halla un punto que corresponde a ese individuo o especie en el diagrama (no es necesario encontrar el tercer porcentaje).

Watanabe (2017) ha generado un modelo para predecir la pérdida del vuelo en Anatidae fósiles mediante medidas lineales de húmero, ulna, carpometacarpo,

tibiotarso, fémur, tarsometatarso y quilla. Aunque en la presente tesis no se utiliza su aproximación, según su modelo *Cayaoa bruneti* resulta ser una especie no voladora. Sus resultados son de interés y serán discutidos en este capítulo.

11.1.2. Metodología

Se midió con calibre digital el largo total del fémur, tibiotarso y tarsometatarso de distintos Anseriformes (ver tablas 11.1 y 11.2) según se observa en la figura 11.1, y se tomó de la bibliografía las mismas dimensiones de Anatidae fósiles que no pudieron ser estudiados de manera directa (tablas 11.1 y 11.2). Con dichas medidas se construyó un diagrama ternario utilizando el programa Past 3 (Hammer *et al.* 2001). Las especies en el diagrama ternario fueron discriminadas según gran clado dentro de Anatidae, también fueron discriminadas según hábito y se trazó la filogenia obtenida en el capítulo 7.

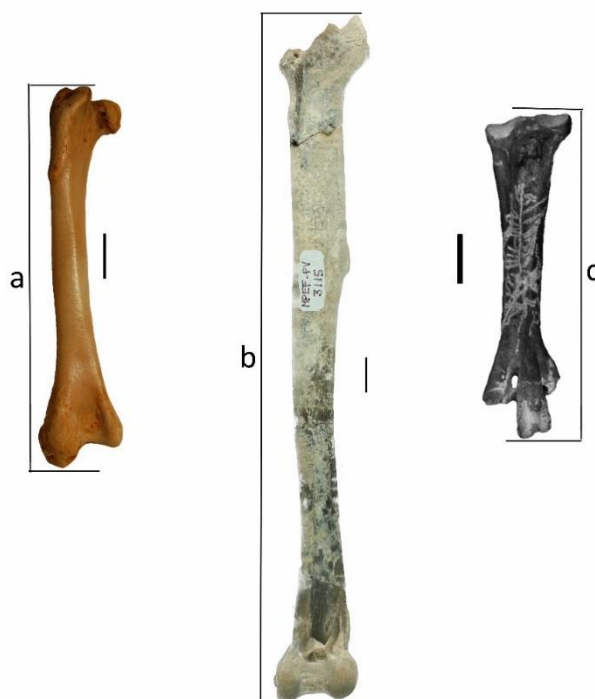


Figura 11.1. Medidas tomadas para la confección del diagrama ternario.

a) largo del fémur, **b)** largo del tibiotarso y **c)** largo del tarsometatarso.

Tabla 11.1. Medidas de fémur (F), tibiotarso (T) y tarsometatarso (TM) de individuos seleccionados.

individuo/Fuente	Especie	TM	T	F
MLP85	<i>Aix galericulata</i>	38,57	67,12	42,39
MACN 68872	<i>Aix sponsa</i>	35,05	65,78	40,02
MACN 54812	<i>Amaz. brasiliensis</i>	33,24	62,97	38,38
MACN 54813	<i>Amaz. brasiliensis</i>	35,19	62,34	37,74
MACN 61815	<i>Amaz. brasiliensis</i>	34,82	66,13	40,59
MACN 63313	<i>Amaz. brasiliensis</i>	34,1		
MACN 68261	<i>Anas flavirostris</i>	33,03	62,04	37,56
MACN 68388	<i>Anas flavirostris</i>	34,18	64,40	38,16
MACN 68397	<i>Anas flavirostris</i>	33,86		
MACN 68447	<i>Anas flavirostris</i>	32,62		
MACN 68497	<i>Anas flavirostris</i>	35,7		
MACN 68560	<i>Anas flavirostris</i>	32,61		
NON10	<i>Anas flavirostris</i>	34,18		
NON16	<i>Anas flavirostris</i>	30,1		
MACN 68387	<i>Anas georgica</i>	41,14	76,91	45,34
MACN 68395	<i>Anas georgica</i>	42,6	76,05	44,13
MACN 68418	<i>Anas georgica</i>	37,89		
MACN 68419	<i>Anas georgica</i>	40,44		
MACN 68420	<i>Anas georgica</i>	40,83		
MACN 68421	<i>Anas georgica</i>	39,57		
MACN 68446	<i>Anas georgica</i>	42,85		
CFA-OR-889	<i>Anas georgica</i>	38,73		
MACN n1807a	<i>Anas georgica</i>	39,92		
MACN 68409	<i>Anas sibilatrix</i>	42,86		
MACN 68410	<i>Anas sibilatrix</i>	40,98		
MACN 68411	<i>Anas sibilatrix</i>	40,67		
MACN 68412	<i>Anas sibilatrix</i>	42,07		
MACN 68413	<i>Anas sibilatrix</i>	40,76		
MACN 68414	<i>Anas sibilatrix</i>	40,52	78,19	46,65
MACN 68415	<i>Anas sibilatrix</i>	41,1		
MACN 68416	<i>Anas sibilatrix</i>	40,42	81,30	46,61
MACN 68417	<i>Anas sibilatrix</i>	39,19		
MACN 68494	<i>Anas sibilatrix</i>	38,89		
MACN 68495	<i>Anas sibilatrix</i>	40,42		
MLP 86	<i>Anas sibilatrix</i>			44,74
MACN 68663	<i>Anas sibilatrix</i>	38,93		
MACN 68422	<i>Anas versicolor</i>	35,52		
MACN 68425	<i>Anas versicolor</i>	40,47		
MACN 68496	<i>Anas versicolor</i>	34,5		
MLP951	<i>Anas versicolor</i>	34,81	64,90	39,18
MACN 54725	<i>Branta canadensis</i>	94,64	161,23	88,88

Tabla 11.1 (continuación). Medidas de fémur (F), tibiotarso (T) y tarsometatarso (TM) de individuos seleccionados.

MLP566	<i>Chauna torquata</i>	193,18		
MLP806	<i>Chauna torquata</i>	126,2	188,96	102,90
MACN 68581	<i>Chloephaga picta</i>	81,87		
MACN 68728	<i>Chloephaga picta</i>	85,28		
MACN 68740	<i>Chloephaga picta</i>	86,41		
CFA-OR-194	<i>Chloephaga picta</i>	84,79		
MLP 14501	<i>Chloephaga picta</i>	86,91	145,72	82,64
MLP 14479	<i>Chloephaga picta</i>	87,18	147,43	84,63
MLP568	<i>Chloephaga picta</i>	85,44	145,19	77,72
MACN 68401	<i>Chlo. poliocephala</i>	70,56	127,85	71,01
MACN 68575	<i>Chlo. poliocephala</i>	69,35	122,10	69,62
MACN 68692	<i>Coscoroba coscoroba</i>	105,08	184,83	94,53
CFA-OR-506	<i>Coscoroba coscoroba</i>	108,22		
CFA-OR-917	<i>Coscoroba coscoroba</i>	101,92		
MACN 54583	<i>Cyg. melancoryphus</i>	91,21		
MACN 68716	<i>Cyg. melancoryphus</i>	86,86	164,74	84,86
MACN 68755	<i>Cyg. melancoryphus</i>	79,93		
CFA-OR-891	<i>Cyg. melancoryphus</i>	83,7		
MLP 688	<i>Cyg. melancoryphus</i>		159,96	79,97
MLP565	<i>Cyg. melancoryphus</i>	88,19	169,00	88,19
MACN 54459	<i>Dendrocygna bicolor</i>	51,57	89,54	48,92
MACN 54811	<i>Dendrocygna bicolor</i>	51,89	87,11	53,02
CFA-OR-909	<i>Dendrocygna bicolor</i>	57,35		
MLP88	<i>Dendrocygna viduata</i>	60,56		
MACN n36	<i>Dendrocygna viduata</i>	53,48		
MACN n36	<i>Dendrocygna viduata</i>	49,91		
MACN n36	<i>Dendrocygna viduata</i>	52,1		
MACN 68398	<i>Loph. specularioides</i>	48,96		
MACN 68406	<i>Loph. specularioides</i>	45,9		
MACN 68407	<i>Loph. specularioides</i>	49,28		
MACN 68408	<i>Loph. specularioides</i>	42,54		
MACN 68445	<i>Loph. specularioides</i>	47,23	88,17	51,48
MACN 68493	<i>Loph. specularioides</i>	50,27	92,69	53,43
MACN 68526	<i>Loph. specularioides</i>	49,23		
MACN 68556	<i>Loph. specularioides</i>	49,13	90,42	51,25
2319 ^a	<i>Loph. specularioides</i>	54,58		
MLP869	<i>Loph. specularioides</i>	49,9	93,71	52,73
MACN 54477	<i>Mergus serrator</i>	45,53	87,95	47,95
MACN 68399	<i>Netta peposaca</i>	44,43		
MACN 68424	<i>Netta peposaca</i>	42,4	84,57	50,52
MACN 54706	<i>Nomonyx dominicus</i>	27,16	53,89	33,92
MACN 54478	<i>Oxyura jamaicensis</i>	34,09	69,00	40,91

Tabla 11.1 (continuación 2). Medidas de fémur (F), tibiotarso (T) y tarsometatarso (TM) de individuos seleccionados.

MACN 54517	<i>Oxyura jamaicensis</i>	31,14	63,37	36,75
MACN 976	<i>Oxyura vittata</i>	33,12	71,60	40,99
MACN 24240	<i>Somateria mollissima</i>	50,77	103,87	61,98
MLP 14437	<i>Tachy. leucocephalus</i>	66,58	133,50	80,24
MACN 52861	<i>Tachy. leucocephalus</i>	63,5		
MACN 52862	<i>Tachy. leucocephalus</i>	65,3	128,40	75,77
MACN 52863	<i>Tachy. leucocephalus</i>	61,99	126,87	74,93
MACN 68402	<i>Tachy. leucocephalus</i>	69,23		
MACN 68554	<i>Tachy. leucocephalus</i>	66,34		
MACN 68403	<i>Tachy. patachonicus</i>	59,51		
MACN 68543	<i>Tachy. patachonicus</i>	62,84		
MLP 14381	<i>Tachy. patachonicus</i>	67,51	141,09	86,56
Watanabe y Matsuoka (2015)	<i>Shiriyannetta hasegawai</i>			
Olson y James (1991)	<i>Thambetochen xanion</i>			
Livezey (1993)	<i>Chendytes lawi</i>			

Tabla 11.2. Promedios de largo total de fémur, tibiotarso y tarsometatarso de distintas especies de Anatidae.

Especie	PromedioTM	Promedio T	Promedio F
<i>Aix galericulata</i>	38,57	67,12	42,39
<i>Aix sponsa</i>	35,05	65,78	40,02
<i>Amaz. brasiliensis</i>	34,34	63,81	38,90
<i>Anas flavirostris</i>	33,29	63,22	37,86
<i>Anas georgica</i>	40,44	76,48	44,74
<i>Anas sibilatrix</i>	40,57	79,75	46,00
<i>Anas versicolor</i>	36,33	64,90	39,18
<i>Branta canadensis</i>	98,18	167,97	90,74
<i>Cayaa bruneti</i>	72,00	161,00	75,00
<i>Chauna torquata</i>	139,51	188,96	102,90
<i>Chloephaga picta</i>	85,41	146,11	81,66
<i>Chlo. poliocephala</i>	69,96	124,98	70,32
<i>Coscoroba coscoroba</i>	105,07	184,83	94,53
<i>Cyg. melancoryphus</i>	85,98	164,57	84,34
<i>Dendrocygna bicolor</i>	53,60	88,33	50,97
<i>Dendrocygna viduata</i>	54,01	99,13	50,12
<i>Loph. specularioides</i>	48,70	91,25	52,22
<i>Mergus serrator</i>	45,53	87,95	47,95
<i>Netta peposaca</i>	43,42	84,57	50,52
<i>Nomonyx dominicus</i>	27,16	53,89	33,92
<i>Oxyura jamaicensis</i>	32,62	66,19	38,83
<i>Oxyura vittata</i>	33,12	71,60	40,99
<i>Somateria mollissima</i>	50,77	103,87	61,98
<i>Tachy. leucocephalus</i>	65,49	129,59	76,98
<i>Tachy. patachonicus</i>	63,29	141,09	86,56
<i>Shiryanetta hasegawai</i>	62,90	153,90	72,35
<i>Thambetochen xanion</i>	85,17	155,75	94,67
<i>Chendytes lawi</i>	66,80	19,20	71,30

11.1.3. Resultados

El diagrama ternario resultante se muestra en la figura 11.2a. Anhimidae se separa de Anatidae por un predominio del tarsometatarso (figura 11.2b). Dentro de Anatidae, en Anserinae y Dendrocygninae predomina relativamente más el

tarsometatarso que en Oxyurinae, por lo cual se distribuyen diferencialmente en el morfoespacio.

En cuanto el hábito (figura 11.2c), los buceadores se distribuyen preferencialmente en la parte del morfoespacio de menor predominio relativo del tarsometatarso dentro del miembro posterior. Los buceadores no-voladores fósiles *Cayaoa bruneti* (Oxyurinae), *Shiriyannetta hasegawai* y *Chendytes lawi* (Merginae) convergen hacia la parte del morfoespacio donde predomina el tibiotarso, alejándose de los Oxyurinae y Merginae voladores (figura 11.2d).

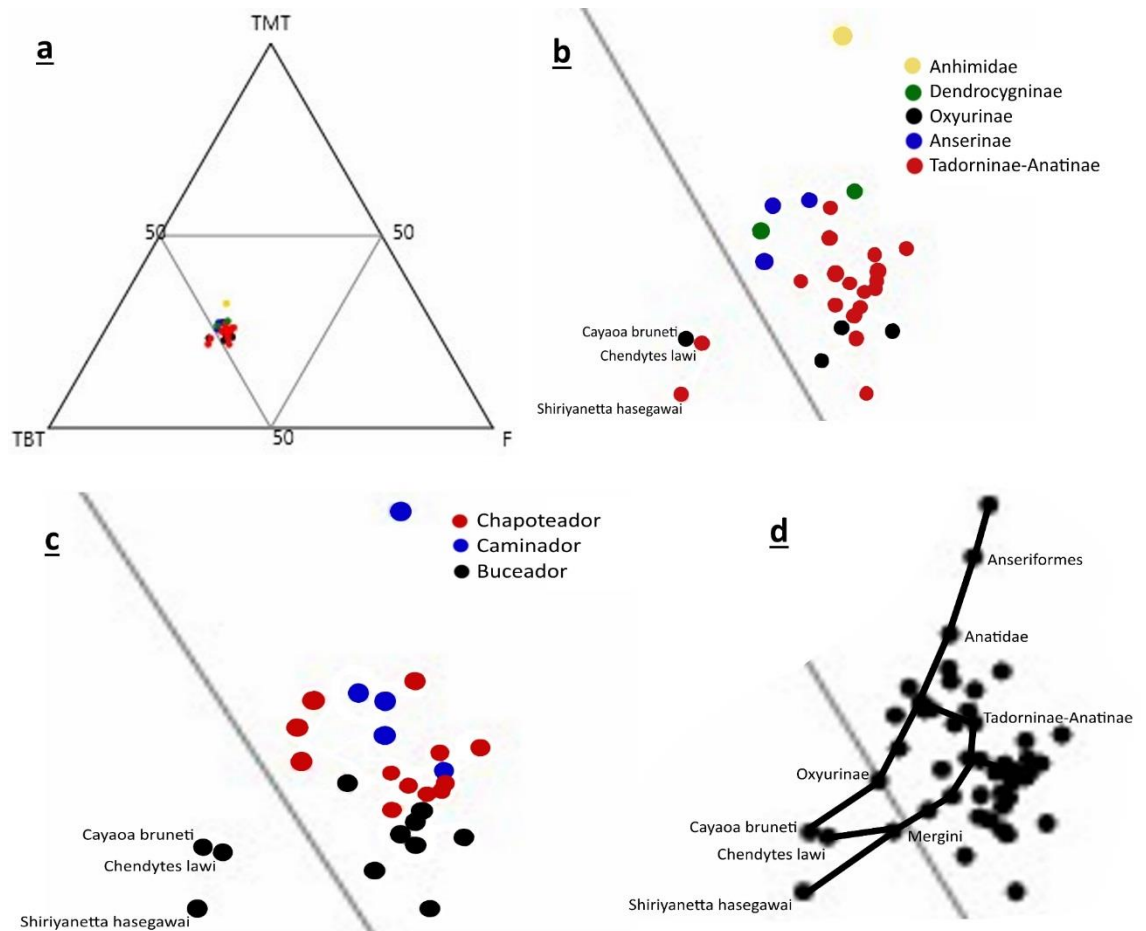


Figura 11.2: a) Diagrama ternario con las proporciones de fémur, tibiotarso y tarsometatarso de Anseriformes seleccionados. b) ampliación de la porción del morfoespacio ocupado por Anseriformes, discriminados por clado. c) ampliación del morfoespacio ocupado por Anseriformes, discriminados por hábito. d) ampliación del morfoespacio ocupado por Anseriformes, donde se observa la convergencia de los Anatidae buceadores y no voladores fósiles de los clados Oxyurinae y Merginae.

11.2. Morfometría geométrica, introducción

Aunque la morfometría tradicional basada en medidas lineales permite la comparación de animales de distinto tamaño y admite la apreciación de proporciones, esta forma de cuantificación pasa por alto la información relativa a las relaciones espaciales de los accidentes topográficos o las partes de una estructura. Además, al tomar medidas entre un conjunto de puntos homólogos, los enfoques tradicionales tan solo toman un subconjunto pequeño de medidas de todas las que se podrían tomar de ese conjunto de puntos (Zelditch *et al.* 2004). La morfometría geométrica evita estas dificultades mediante dos aproximaciones distintas: la morfometría geométrica basada en contornos y la basada en puntos homólogos o landmarks. A modo de aclaración antes de explicar las dos metodologías, se definirán los siguientes términos: forma (*form*) es la combinación del tamaño y la relación espacial interna de una estructura (distancias y ángulos), configuración (*shape*) es exclusivamente la relación espacial entre los elementos de una estructura, por lo tanto es un componente de la forma.

En la primera aproximación, se toman fotografías de las formas a analizar y mediante programas de edición de fotografías se aíslan las siluetas de las imágenes. El contorno de las distintas formas a analizar se aproxima mediante una función compuesta por varios armónicos de Fourier, a mayor cantidad de armónicos la forma se verá representada con mayor detalle, pero la función resultante será más larga y el tiempo de cómputo aumentará, por lo que se utilizan soluciones de compromiso. Finalmente el conjunto de contornos resultante debe ser homogeneizado según el tamaño y su posición espacial. Luego de extraer una función de cada forma con igual número de armónicos, se comparan las funciones mediante estadística multivariada (Rohlf 1990). La ventaja de este método es que no requiere el reconocimiento de puntos homólogos entre las distintas formas, y por lo tanto es más versátil en su aplicación. Sin embargo dado que con el método de puntos homólogos hay una mayor decisión de parte del especialista sobre qué partes de la forma serán analizadas, se pueden incorporar landmarks dentro de una silueta o eliminar landmarks en áreas de gran variación para magnificar diferencias más sutiles.

En la morfometría geométrica basada en landmarks, se toman puntos de las distintas formas. Estos puntos deben ser comparables entre las distintas formas a comparar, ya sean puntos homólogos en el sentido evolutivo como puntos funcionalmente comparables (Rohlf 1990). Estos puntos pueden tomarse de la forma directamente a través de un brazo digitalizador o la forma puede digitalizarse

previamente, sea mediante una fotografía o mediante una renderización en tres dimensiones. Este conjunto de puntos debe homogeneizarse según tamaño y posición en el espacio, de manera que se genera un punto que está equidistante al resto de los puntos llamado centroide (Rohlf 1990). El ajuste de Procrustes elimina toda variación que no sea producto de las diferencias de configuración. La distancia al centroide constituye una aproximación al tamaño de la forma original. El conjunto de landmarks de cada forma se convierte así en un vector, estos vectores se organizan en un espacio esférico llamado espacio de Kendall, que está constituido por todas las combinaciones posibles de esa cantidad de landmarks (Adams *et al.* 2004). La configuración promedio será el centro de un plano sobre el que se proyectarán las configuraciones a comparar. Cuando las configuraciones están proyectadas en un plano pueden ser comparadas mediante estadística multivariada (ya que ésta depende de supuestos geométricos euclidianos) (Rohlf 1990). Este método es el más utilizado en la literatura.

11.2.1. Metodología

Se tomaron fotografías de fémures, húmeros y tarsometatarsos de *Cayaoa bruneti* y otras especies de Anatidae ((*Aix galericulata*, *Aix sponsa*, *Amazonetta brasiliensis*, *Anas bahamensis*, *Anas flavirostris*, *Anas georgica*, *Anas sibilatrix*, *Aythya affinis*, *Branta canadensis*, *Chloephaga picta*, *Chloephaga poliocephala*, *Coscoroba coscoroba*, *Cygnus melancoryphus*, *Dendrocygna bicolor*, *Dendrocygna viduata*, *Lophonetta specularioides*, *Mergus serrator*, *Netta peposaca*, *Nomonyx dominicus*, *Oxyura jamaicensis*, *Oxyura vittata*, *Somateria mollissima*, *Tachyeres leucocephalus*, *Tachyeres patachonicus*)). Los fémures fueron fotografiados en vista lateral y distal, el tarsometatarso fue fotografiado en vista plantar y el húmero fue fotografiado en vista anconal (figura 11.3). El húmero de *Cayaoa bruneti* fue reconstruido a partir de dos ejemplares distintos, (MPEF-PV 1993 y MPEF-PV 3100) debido a que no se ha hallado hasta el presente un húmero completo asignable a esta la especie. En dichas fotografías se señalaron los landmarks mediante el programa TPSdig (Rohlf 2004). El resto de los análisis fue llevado a cabo en el software MorphoJ (Klingenberg 2011).

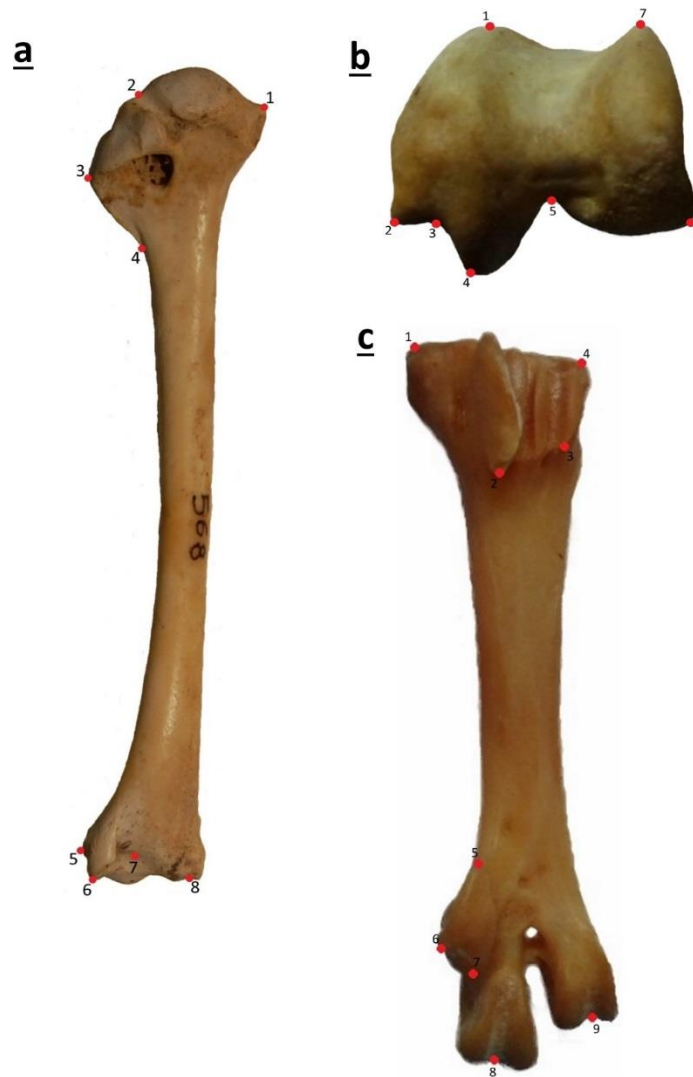


Figura 11.3: Disposición de landmarks para un análisis de morfometría geométrica en húmero (a), fémur (b) y tarsometatarso (c).

Existen dos posibles fuentes de error en el análisis desarrollado. En primera instancia, al fotografiar una estructura en dos dimensiones, pequeñas diferencias de posición pueden ser mayores a las diferencias entre los individuos y generar “ruido” en los análisis. Segundo, dado que las estructuras no presentan suturas y poseen pocos accidentes puntuales, se corre el riesgo de digitalizar landmarks que no sean completamente homólogos. Por este motivo, la precisión fue evaluada mediante una prueba piloto con solo diez individuos que fueron fotografiados dos veces y en cada fotografía los landmarks fueron digitalizados dos veces. La variación de cada landmark individual fue analizada con las herramientas de detección de outliers de MorphoJ, y mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP) se observó la mayor variación

entre los individuos. Se siguió adelante con los análisis sólo en aquellos casos donde la variación entre los individuos era mayor que la variación dentro de un mismo individuo por diferencias entre fotografías y digitalización de landmarks. No se utilizó la asimetría fluctuante (que mide las variaciones ocurridas al azar entre estructuras bilateralmente simétricas Benitez y Parra 2011) como parámetro para evaluar la variación entre individuos ya que fue considerada como un fenómeno mucho más sutil que los evaluados en la presente tesis.

Con todas las especies en los distintos conjuntos de datos se realizaron ACP y análisis de variables canónicas (AVC). En el análisis de variables canónicas se definen *a priori* agrupamientos, en este caso según el hábito locomotor: buceadores, chapoteadores y terrestres. Luego el conjunto de datos es rotado hasta el punto donde se presenta la mayor variación entre los grupos, a la vez que las distancias espaciales pasan de ser distancias euclidianas y distancias de Mahalanobis. A diferencia de ACP, que tan solo en una forma de ver la distribución de la mayor variación, el análisis de variables canónicas analiza las diferencias entre grupos frente a las diferencias dentro de cada grupo, de modo semejante a un ANOVA.

Por otra parte, se obtuvieron los Contrastes Filogenéticos Independientes (CI) y se los utilizó como variable independiente en una regresión con el tamaño del centroide como aproximación al tamaño del elemento completo, para observar cuánto de la variación, previo agregado de información filogenética, es explicable por alometría. Los residuos de ese análisis de regresión representan aquella parte de la variación que no es explicable por alometría. Estos residuos fueron utilizados en otro ACP y AVC, esta vez de la porción de la variación filogenéticamente informada y libre de los efectos del tamaño. En el caso de los elementos donde se analizan las dos epífisis, cada epífisis fue considerada como posibles módulos para un análisis de modularidad dentro del elemento.

11.2.2. Resultados

11.2.2.1. Fémur

Los fémures en vista lateral fueron descartados debido a que las diferencias entre repeticiones de cada individuo eran, en algunos casos, mayores que las

diferencias entre repeticiones de distintos individuos. Se siguió adelante con el análisis de la epífisis distal en vista distal.

En la figura 11.4 se observan los resultados del ACP con los distintos individuos promediados según especies, con las relaciones filogenéticas diagramadas en los gráficos. El primer componente explica el 35% de la variación, el segundo el 20%, el tercero el 10% y los siguientes componentes generan una pendiente suave en el histograma. En la figura 11.4a se observa según el segundo componente las especies buceadoras presentan mayores valores sin llegar a segregarse en un grupo lejano. El diagramado de las relaciones filogenéticas permite apreciar que esta disposición de las especies buceadoras se da independientemente de sus afinidades evolutivas.

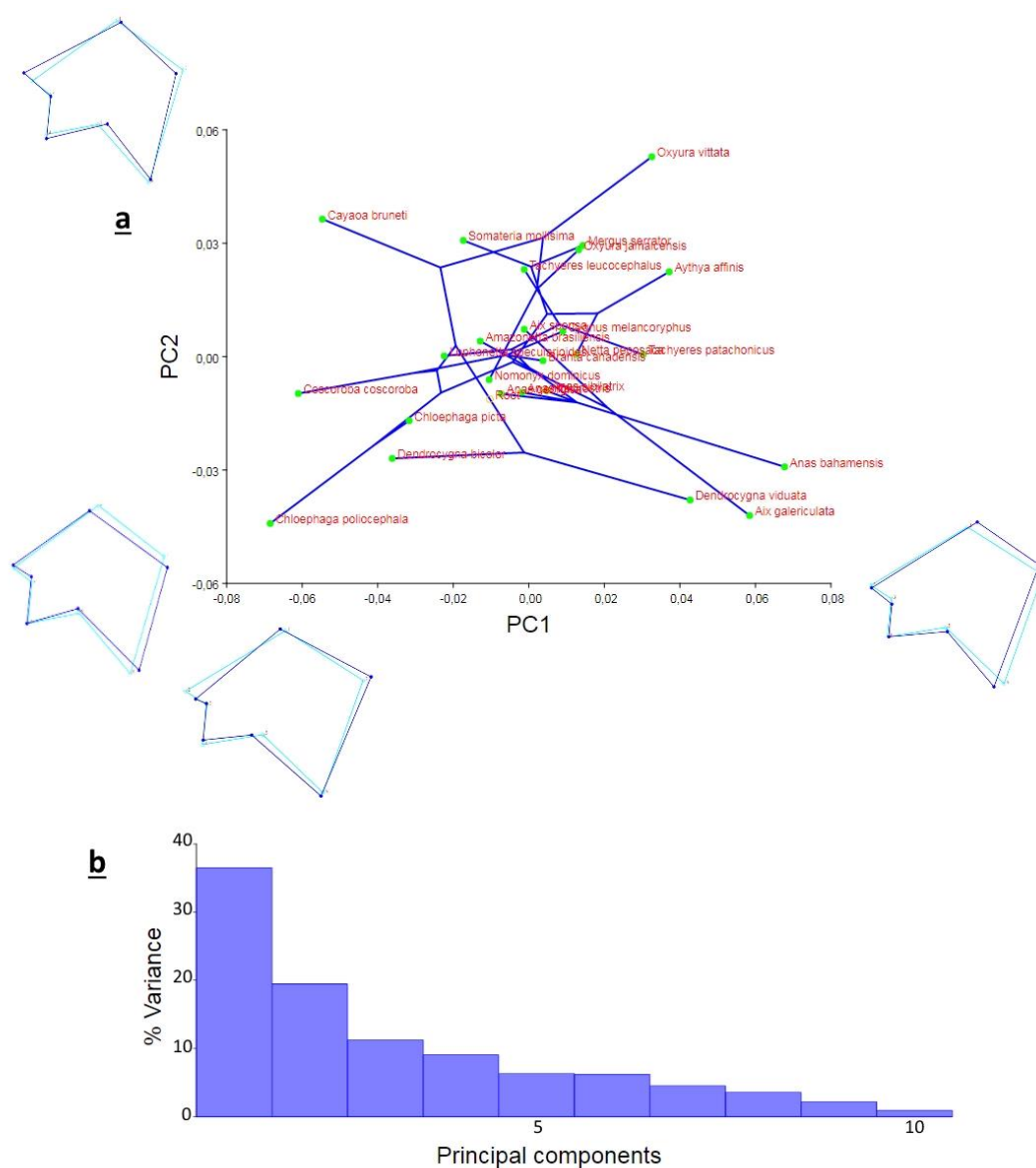


Figura 11.4: a) Disposición de distintas especies de Anatidae en el análisis de componentes principales según la configuración de la epífisis distal del fémur, con las relaciones

filogenéticas diagramadas. **b)** Porcentaje de varianza explicado por los distintos componentes principales.

En el análisis de variables canónicas que se observa en la figura 11.5 los tres grupos de especies diferenciadas según su hábito locomotor ocupan lugares claramente delimitados del morfoespacio, sin embargo no llegan a segregarse completamente, siendo *Netta peposaca*, *Tachyeres patachonicus* y *Nomonyx dominicus* aves de hábitos buceadores que se solapan con los de hábitos chapoteadores, y con la especie *Chloephaga picta*, un caminador que entra dentro de la elipse del 90% de confianza de los chapoteadores.

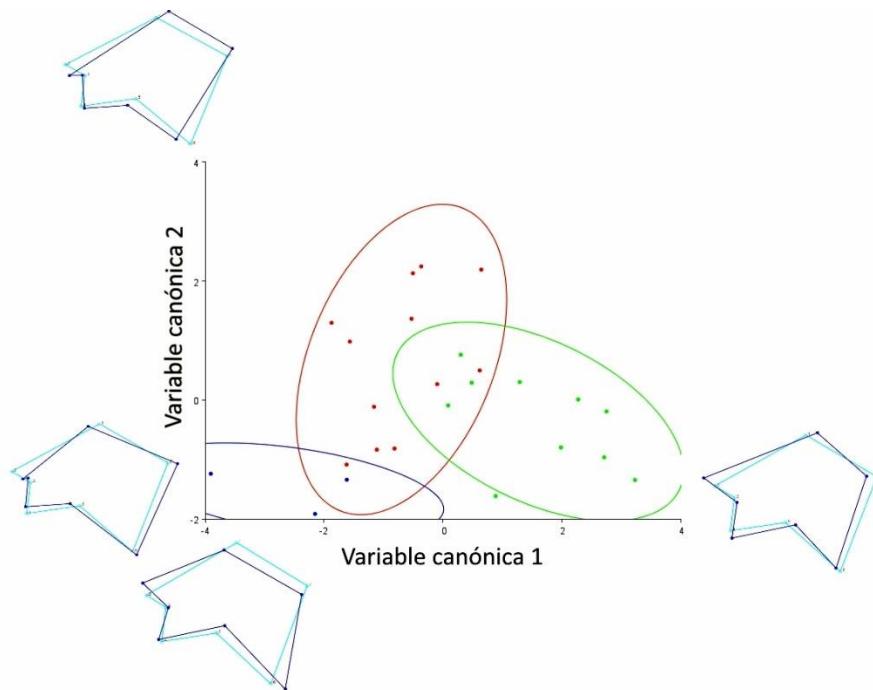


Figura 11.5: Análisis de variables canónicas de la configuración de la epífisis distal del fémur de Anatidae seleccionados.

En el análisis de Componentes Principales filogenéticamente informado y con la variabilidad más allá de la explicable según alometría (figura 11.6), todavía los buceadores ocupan preferentemente un lugar propio en el morfoespacio, aunque tampoco se encuentran completamente segregados del resto de las especies. De la varianza, poco menos del 30% es explicado por el primer componente principal, el 20% por el segundo componente principal, alrededor de un 12% es explicado por el tercer

componente principal y entre un 10% y un 8% por cada uno de los siguientes tres componentes principales (cuarto, quinto y sexto).

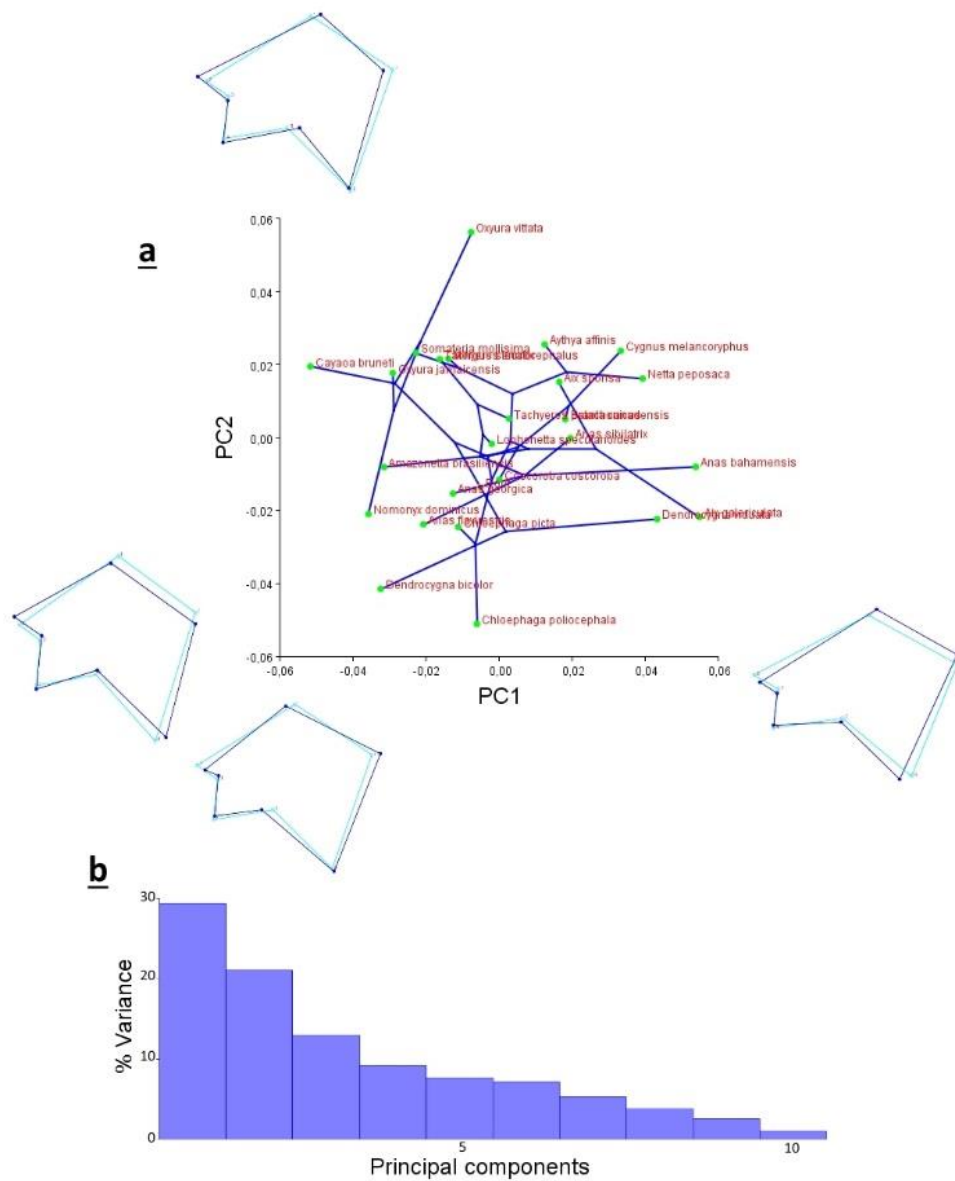


Figura 11.6: a) Disposición de distintas especies de Anatidae en el análisis de componentes principales según la configuración de la epífisis distal del fémur, con las relaciones filogenéticas diagramadas, considerando la información filogenética y de tamaño. b) Porcentaje de varianza explicado por los distintos componentes principales.

El AVC (figura 11.7) basado en la variación pero según los contrastes independientes y sin los efectos de la alometría da resultados muy similares al AVC con los datos promediados según especies. En la elipse del 90% de confianza de los

chapoteadores, además de las especies que entraban en el análisis anterior, queda incluida *Aythya affinis*.

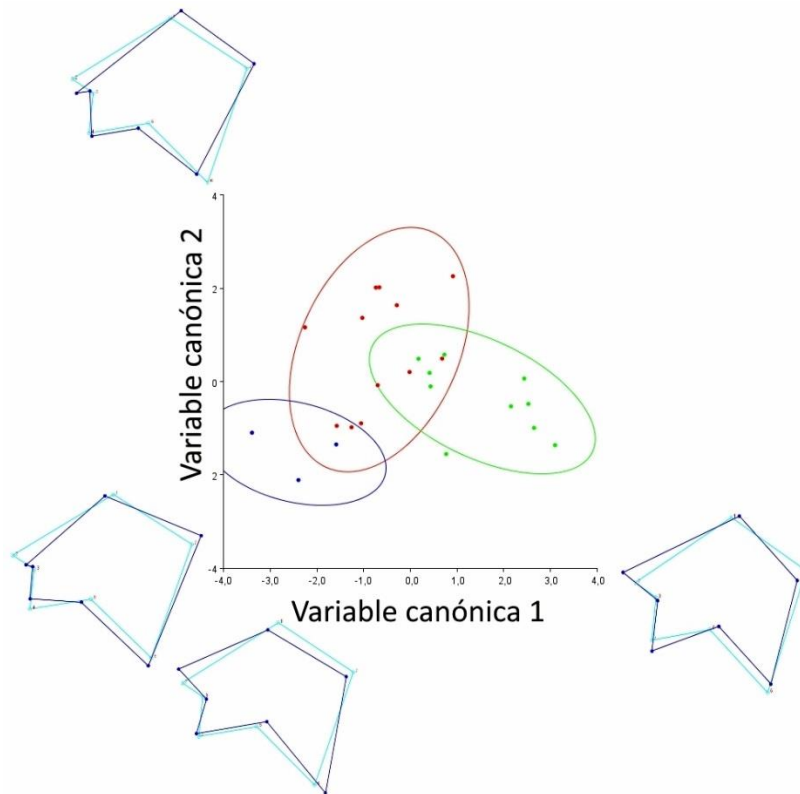


Figura 11.7: Análisis de variables canónicas de la configuración de la epífisis distal del fémur de Anatidae seleccionados considerando la información filogenética y de tamaño.

11.2.2.2. Húmero

El ACP del húmero con los individuos promediados según especies se observa en la figura 11.8. El primer componente principal explica poco más del 40% de la variación, el segundo explica alrededor del 20% y el tercero poco más del 15%. En este caso los buceadores no tienen ninguna porción del morfoespacio donde se dispongan de manera más frecuente, sino que un mayor valor de los dos primeros componentes principales separa en mayor medida a las especies de Tadorninae-Anatinae de aquellas que presentan una posición filogenética más basal. En este contexto es destacable la excepción de *Cayoa bruneti*, que se haya alrededor de la parte media del gráfico en relación al primer componente principal y presenta un valor muy alto del segundo componente.

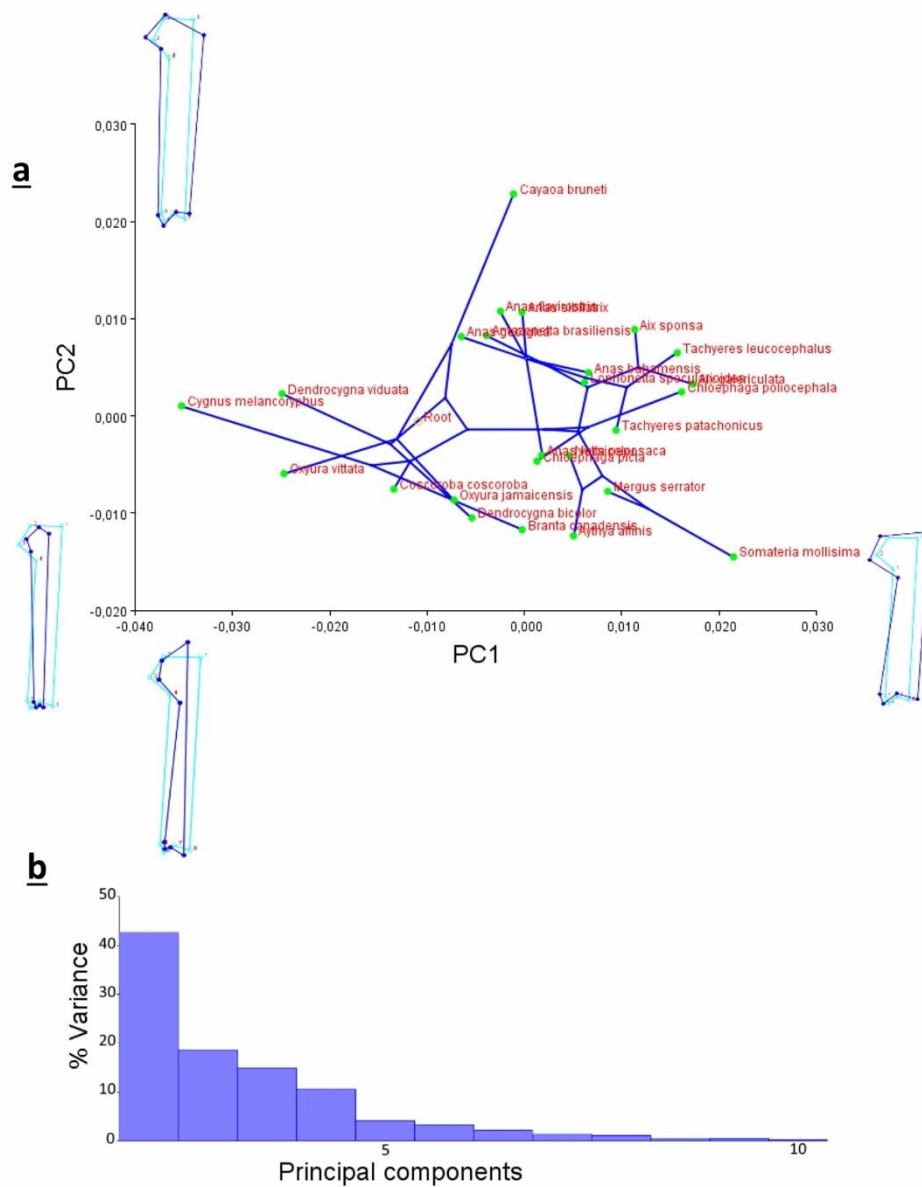


Figura 11.8: **a)** Disposición de distintas especies de Anatidae en el análisis de componentes principales según la configuración del húmero, con las relaciones filogenéticas diagramadas. **b)** Porcentaje de varianza explicado por los distintos componentes principales.

El análisis de variables canónicas (figura 11.9) diferencia claramente a las aves buceadoras de los otros dos agrupamientos, que se solapan ligeramente, con *Chloephaga poliocephala* incluido dentro de la elipse de probabilidad del 90% de los chapoteadores.

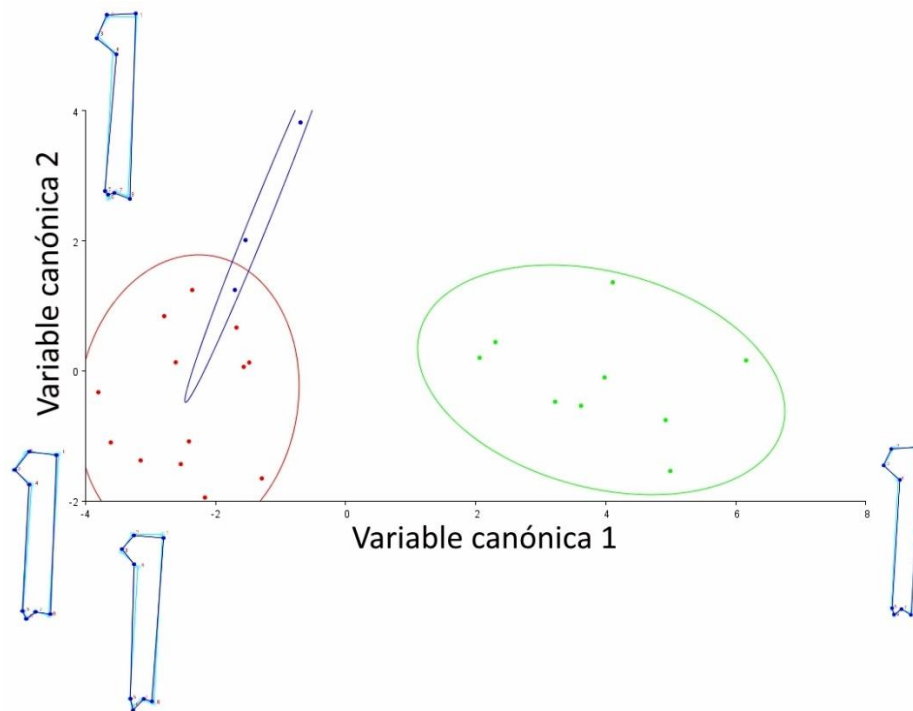


Figura 11.9: Análisis de variables canónicas de la configuración del húmero de Anatidae seleccionados.

El análisis de componentes principales con los datos derivados de los contrastes independientes y corregidos según el tamaño para eliminar los efectos de la alometría (figura 11.10) genera un resultado muy similar al ACP con solo los datos promediados según especie. El primer componente principal explica más del 45% de la variación, el segundo componente principal explica alrededor del 20% de la variación y los siguientes dos componentes principales explican aproximadamente un 10% de la variación cada uno. La disposición de las especies en el morfoespacio es muy semejante a la del ACP promediado por especie, con la salvedad de que Tadorninae-Anatinae se segrega más de los Anatidae más basales, con la excepción de *Cayaoa bruneti* que sigue en una posición lejana al resto.

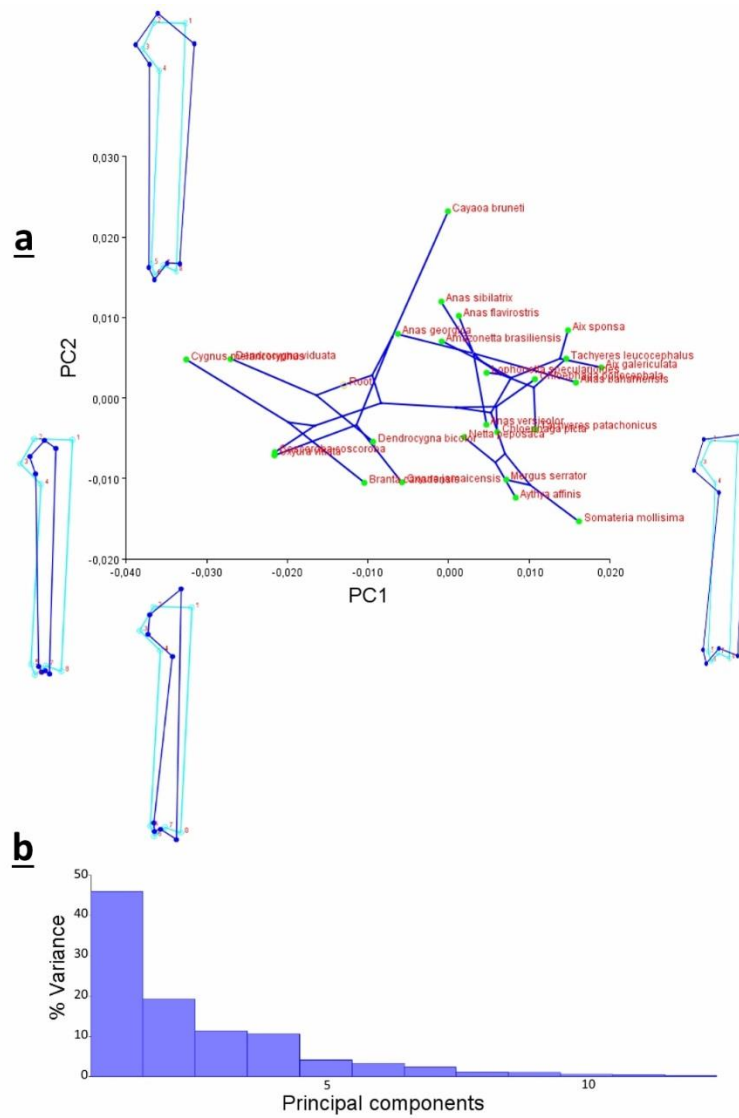


Figura 11.10: **a)** Disposición de distintas especies de Anatidae en el análisis de componentes principales según la configuración del húmero, con las relaciones filogenéticas diagramadas, considerando la información filogenética y de tamaño. **b)** Porcentaje de varianza explicado por los distintos componentes principales.

En el análisis de variables canónicas (figura 11.11) se observa la misma situación entre el filogenéticamente informado y corregido según el tamaño y el solo promediado según especies que en los respectivos ACP. Es decir, la distribución de las especies es aproximadamente la misma en ámbos análisis de variables canónicas.

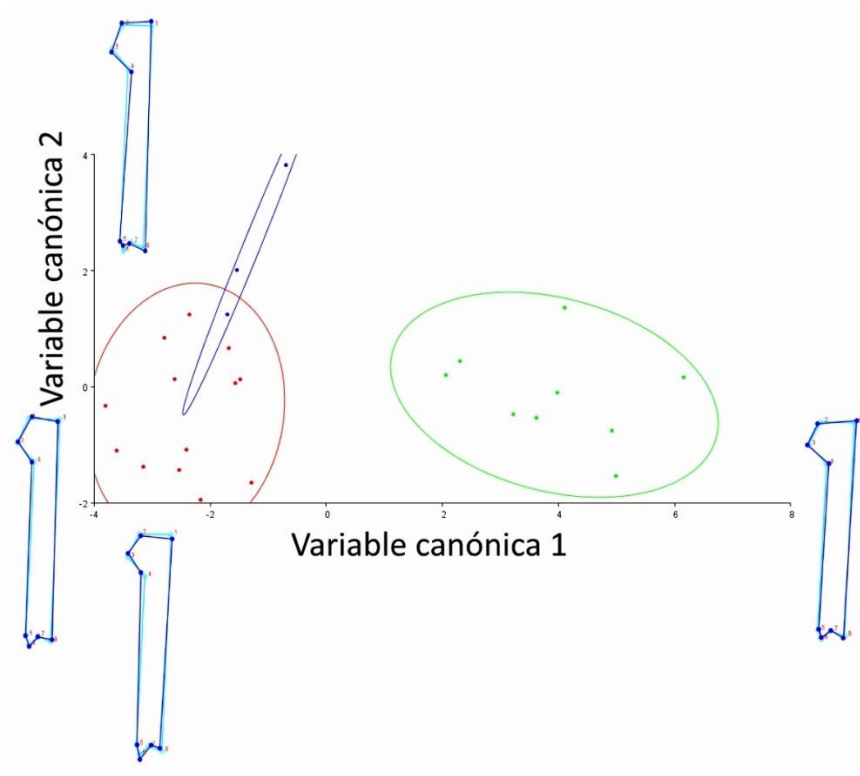


Figura 11.11: Análisis de variables canónicas de la configuración del húmero de Anatidae seleccionados considerando la información filogenética y de tamaño.

Respecto a la hipótesis de modularidad, el coeficiente RV es significativo, por lo que la hipótesis de modularidad no es rechazada (figura 11.12). De hecho, los conjuntos de landmarks de la epífisis proximal y de la distal son los conjuntos de cuatro landmarks que presentan la menor covariación.

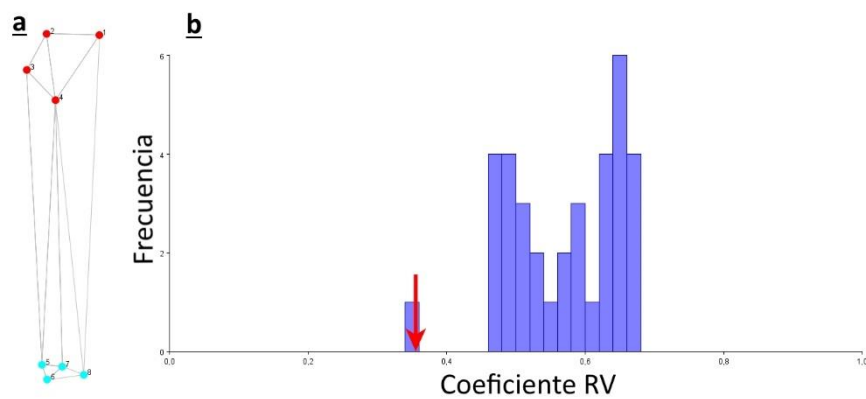


Figura 11.12: Análisis de modularidad de las epífisis del húmero, **a)** hipótesis de modularidad contrastada. **b)** Coeficiente RV.

11.2.2.3. Tarsometatarso

El ACP del tarsometatarso con los individuos promediados según especies se observa en la figura 11.13. El primer componente principal explica casi el 70% de la variación, el segundo y el tercero explican alrededor del 10% cada uno. Los buceadores se disponen en el lado izquierdo de morfoespacio, donde el primer componente principal adquiere valores negativos.

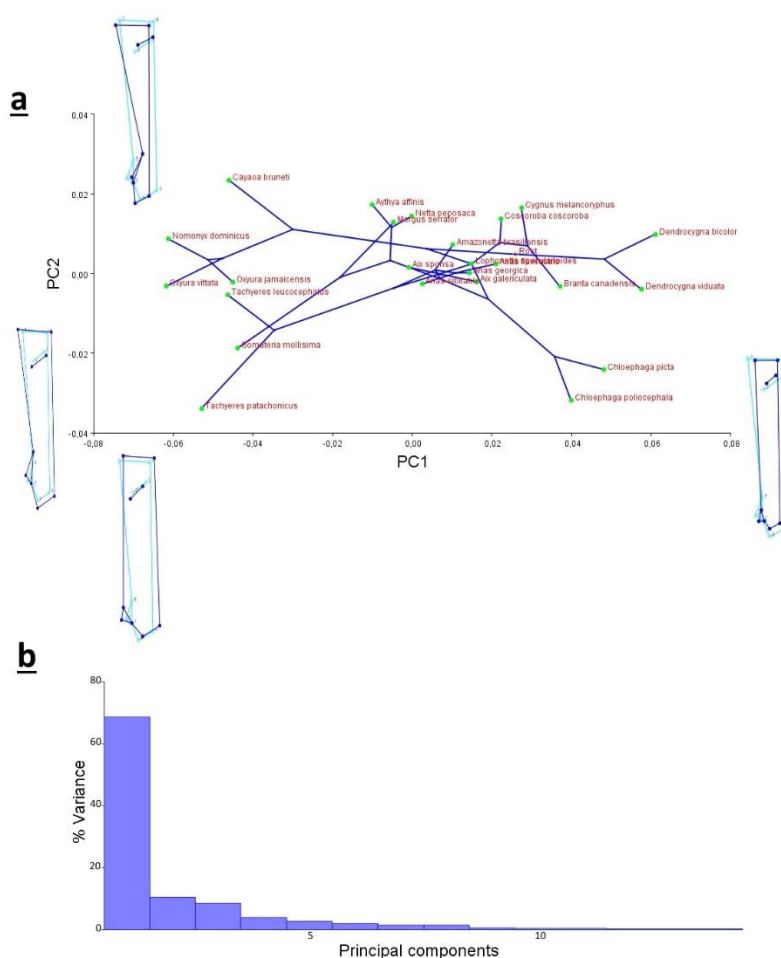


Figura 11.13: a) Disposición de distintas especies de Anatidae en el análisis de componentes principales según la configuración del tarsometatarso, con las relaciones filogenéticas diagramadas. b) Porcentaje de varianza explicado por los distintos componentes principales.

El análisis de variables canónicas (figura 11.14) diferencia claramente a los tres grupos de especies. En este caso no hay solapamiento y los tres hábitos se disponen

en lugares acotados del morfoespacio, diferenciados por los valores que asume la primera variable canónica.

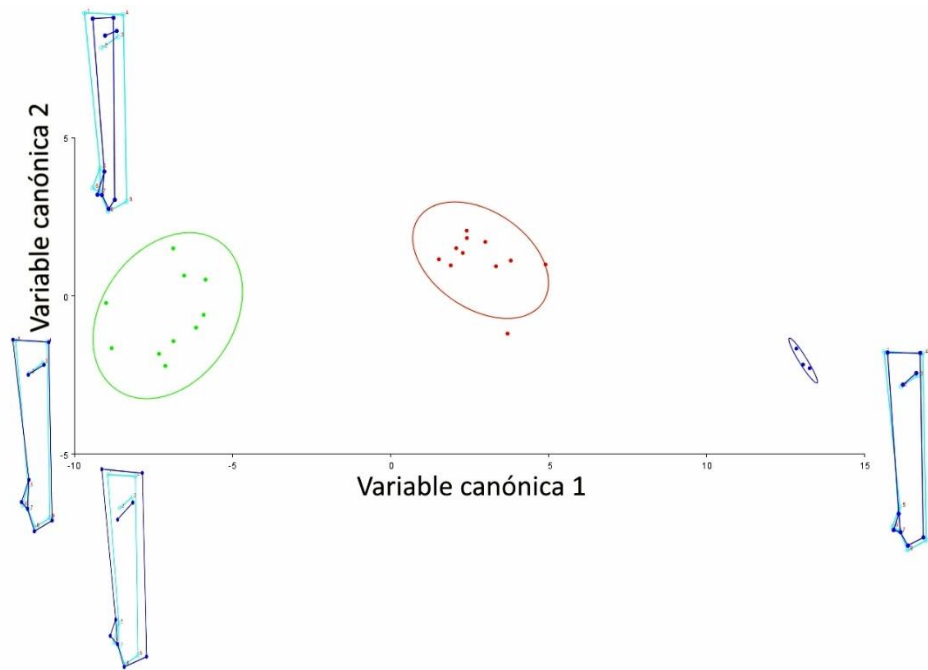


Figura 11.14: Análisis de variables canónicas de la configuración del tarsometatarso de Anatidae seleccionados.

El análisis de componentes principales con los datos derivados de los contrastes independientes y corregidos según el tamaño para eliminar los efectos de la alometría (figura 11.15) genera un resultado muy similar al ACP con solo los datos promediados según especie, igualmente similar es la disposición de las especies en el morfoespacio.

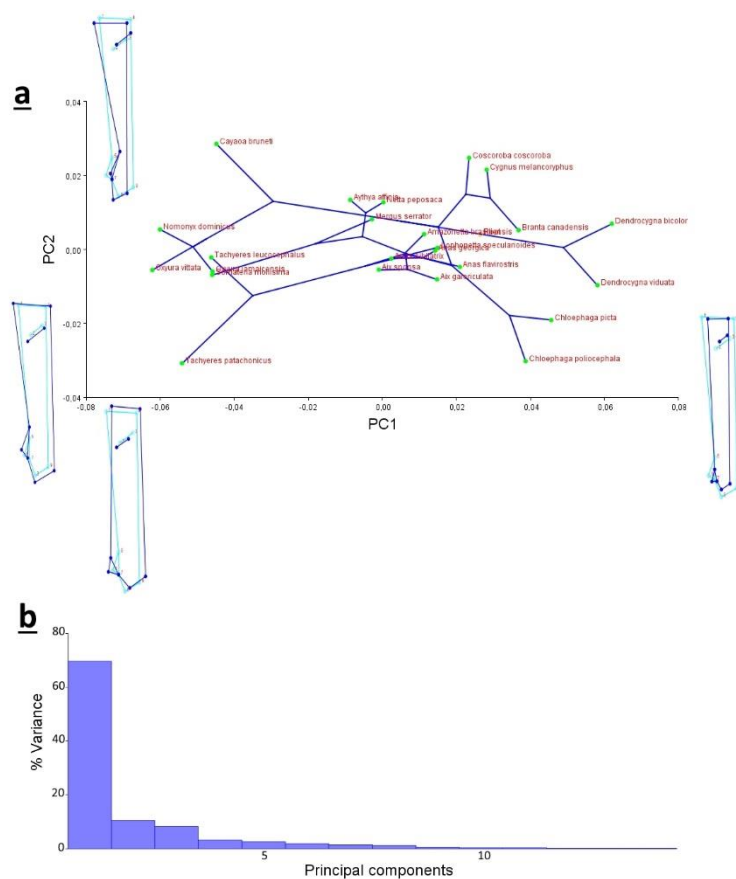


Figura 11.15: **a)** Disposición de distintas especies de Anatidae en el análisis de componentes principales según la configuración del tarsometatarso, con las relaciones filogenéticas diagramadas, considerando la información filogenética y de tamaño. **b)** Porcentaje de varianza explicado por los distintos componentes principales.

En el análisis de variables canónicas (figura 11.16) se observa la misma situación entre el filogenéticamente informado y corregido según el tamaño y el solo promediado según especies que en los respectivos ACP. Es decir, la distribución de las especies es aproximadamente la misma en ambos análisis de variables canónicas.

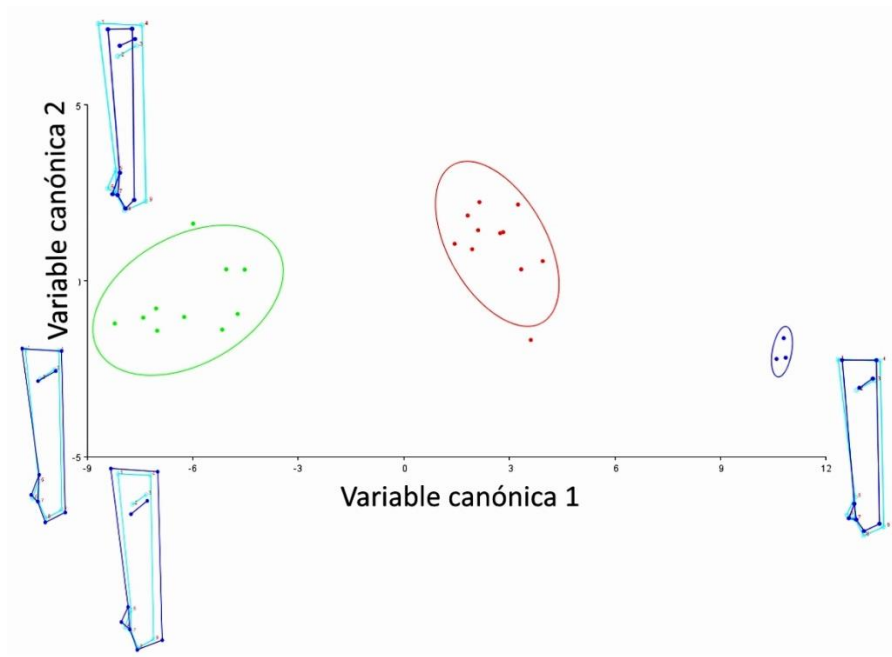


Figura 11.16: Análisis de variables canónicas de la configuración del tarsometatarso de Anatidae seleccionados considerando la información filogenética y de tamaño.

Respecto a la hipótesis de modularidad, el coeficiente RV es significativo, por lo que la hipótesis de modularidad no es rechazada (figura 11.17). Los conjuntos de landmarks de la epífisis proximal y de la distal son los que presentan la menor covariación.

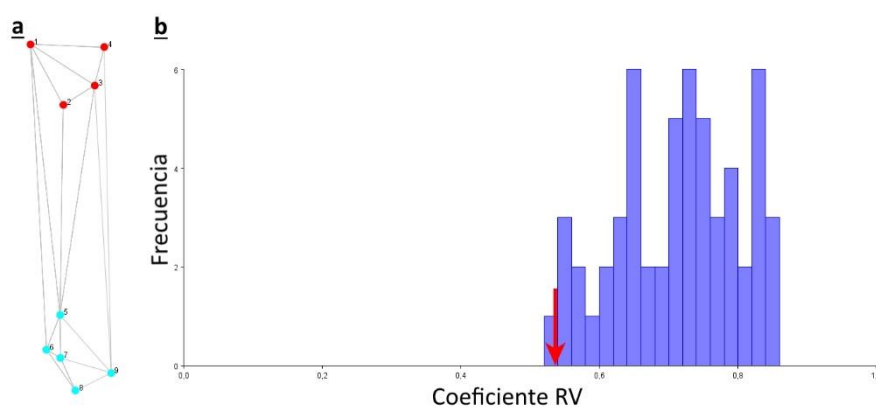


Figura 11.17: Análisis de modularidad de las epífisis del tarsometatarso, **a)** hipótesis de modularidad contrastada. **b)** Coeficiente RV.

11.3. Discusión

Tanto en los análisis morfométricos tradicionales como de morfometría geométrica, la herencia filética y los hábitos de vida, son variables que determinan la distribución de las especies en el morfoespacio.

En el análisis por morfometría tradicional se observa la convergencia entre el buceador no volador más basal y antiguo, *Cayaoa bruneti* (Mioceno temprano, Oxyurinae) y los buceadores no voladores más derivados, *Shiriyannetta* y *Chendytes* (Pleistoceno, Merginae). Por lo tanto, además de la pérdida de vuelo estos buceadores de gran tamaño presentan similitudes en la proporción de sus miembros posteriores que los acercan entre sí y los diferencian de los otros integrantes de sus respectivos clados. Al ser desconocidas de manera precisa las relaciones filogenéticas dentro de Merginae, ambos taxones aparecen como grupos hermanos en esta filogenia. Sin embargo, de haberse producido dos veces la pérdida de vuelo en vez de haberla obtenido ambos de un ancestro común, esta convergencia además de haberse dado entre Oxyurinae y Merginae, se habría originado más de una vez dentro de Merginae. Es interesante observar esta convergencia en las proporciones del miembro posterior en los no voladores dado que es inesperada. Ya Livezey (1993) había notado que en *Chendytes* había un mayor predominio del tibiotarso que en el resto de Merginae y el tibiotarso elongado es una característica habitual en aves buceadoras de otros clados (Podicipedidae, Gaviidae). Es por esto que puede suponerse que la pérdida de la capacidad de vuelo puede estar correlacionada a un aumento en la capacidad de buceo.

Según los resultados de Watanabe (2017), un conjunto de medidas lineales permite distinguir a los taxa no voladores de aquellos voladores. *Cayaoa* entra en el primer grupo, al igual que *Chendytes*. Sin embargo, entre los dudosos se encuentra *Bambolinetta lignitifila*, del Mioceno de Italia. Esta especie ha sido catalogada como buceadora propulsada por las alas y no voladora según Mayr y Pavia (2014). Es probable por lo tanto que el modelo de Watanabe (2017) pierda potencia con taxones propulsados por las alas, dado que sus alas presentan proporciones particulares y diferentes a las de los buceadores propulsados por los miembros posteriores. Dado el resultado obtenido del diagrama ternario (figura 11.2), de corroborarse mediante futuras observaciones la disposición preferencial en el morfoespacio de los taxones no voladores y buceadores, se podría utilizar las proporciones de los miembros posteriores para estimar la ausencia de la capacidad de vuelo en taxa buceadores propulsados por

los miembros posteriores y de los que no se conozcan restos de los miembros anteriores.

En el análisis morfogeométrico del fémur se observa una clara convergencia entre los taxa buceadores, que se da independientemente de sus relaciones filogenéticas. Este resultado es esperado ya que se conocen varios caracteres relacionados al buceo en dicho elemento.

En el análisis morfogeométrico del húmero, las principales diferencias son de carácter filogenético. Los taxa incluidos en el clado Tadorninae-Anatinae ocupan un lugar distinto del morfoespacio que aquel de los Anatidae más basales. Sin embargo según lo observado en el análisis cladístico dentro de la presente tesis (Capítulo 7), el húmero es un elemento que presenta un alto grado de convergencia entre Anatidae derivados (Tadorninae-Anatinae) y basales (Oxyurinae). Como objetivo a futuro, sería interesante traducir las relaciones geométricas observadas en el presente análisis en caracteres para realizar un subsiguiente análisis filogenético que mitigue la tendencia de los caracteres del húmero de generar resoluciones basadas en homoplasias.

El tarsometatarso en el análisis morfogeométrico se comportó de manera más semejante al fémur que al húmero, con los taxa distribuyéndose por el morfoespacio principalmente según el hábito locomotor, con agrupaciones más definidas que en el caso del fémur. Tanto en el caso del húmero como del tarsometatarso no es sorprendente que ambas epífisis se comporten como módulos independientes (figuras 11.12 y 11.17).

Sería interesante en el futuro realizar análisis morfométrico geométricos con mayor cantidad de elementos, y de ser posible mediante conjuntos de landmarks en tres dimensiones, con el fin de eliminar la variación artificial que potencialmente puede producir la fotografía.

Capítulo 12: Tafonomía

12.1. Introducción

La tafonomía es la disciplina dentro de la paleontología que estudia los procesos y los resultados de los procesos que afectan a un resto orgánico (sea un animal muerto o cualquier parte del cuerpo de un animal que se desprenda de este) desde su pasaje de la biósfera hacia la litósfera (Lyman 1994). La tafonomía se divide en dos subdisciplinas, la bioestratinomia, que comienza desde la muerte del organismo o el desprendimiento de una de sus partes hasta que el resto queda finalmente soterrado (por lo que soterramientos momentáneos y subsiguientes remociones son parte de esta subdisciplina), y la diagénesis, que trata del soterramiento final hasta que es descubierto por especialistas, e incluso puede tratar con lo que sucede desde que el fósil es removido de la roca hasta que es almacenado en una colección de museo.

En la presente tesis se hará énfasis en la trayectoria bioestratinómica de los restos de *Cayaoa bruneti* mediante la descripción de rasgos tafonómicos diagnósticos como los descritos por Behrensmeyer (1978) y Behrensmeyer *et al.* (2003) para la exposición de las osamentas a los agentes atmosféricos.

En este capítulo, además de inferir la trayectoria tafonómica de los restos de *Cayaoa bruneti*, se describen marcas observables en éstos referibles a la acción de agentes biológicos.

12.2. Sesgo tafonómico en la representación de restos de *Cayaoa bruneti*

12.2.1. Introducción

A priori, cada individuo debería dejar por igual elementos de sus cuatro miembros, por lo cual un sesgo en la conservación hacia alguno de los miembros requiere una explicación. Rich (1980) al encontrarse con un predominio del miembro posterior en los restos de la avifauna de Langebaanweg, Sudáfrica, sugiere que los

factores tafonómicos (en su caso el agente fluvial) seleccionan los restos según la mayor densidad y la menor relación superficie/volumen. A modo general en las aves sería esperable que la mayor frecuencia de hallazgos sea de huesos más densos como los tarsometatarsos, que huesos más livianos como las ulnas y carpometacarpus. Livingston (1989) plantea la hipótesis de que el hábito locomotor de las especies avianas que se registran en una asociación fosilífera influye en los elementos que se verán preservados: de ser especies principalmente voladoras se verán más representados los elementos del miembro anterior mientras que de ser principalmente no voladoras o voladoras ocasionales se verán más representados los elementos del miembro posterior. En el caso de la avifauna de Langebaanweg, la mayor parte de las especies registradas son Phasianidae cursoriales y poco voladores, lo que confirmaría la hipótesis de Langebaanweg (Behrensmeyer *et al.* 2003). En el siguiente apartado se intentará verificar dichas hipótesis teniendo en consideración la abundancia relativa de los restos de los miembros de las aves de Formación Gaiman.

12.2.2. Resultados y discusión

La representación de restos conocida de *Cayaoa bruneti* está compuesta casi exclusivamente por huesos de los miembros. De estos, la gran mayoría (78,95% de 38 restos en total) corresponde a elementos del miembro posterior. En el caso de los pingüinos, de 578 restos de Formación Gaiman analizados por Acosta Hospitaleche (2004), un 73% corresponde al esqueleto apendicular, de los cuales el de mayor representación es el húmero (27%) (Acosta Hospitaleche 2007). Dichos resultados coinciden con la hipótesis de Livingston (1989) de que las características ecomorfológicas de las aves en una asociación fosilífera condicionan los restos que se preservan en ésta. En el caso de *Cayaoa bruneti*, el sesgo preservacional inducido por las características morfológicas típicas de aves con hábito buceador propulsado por los miembros posteriores ha actuado en dos sentidos: en primera instancia y coincidente con el caso de los pingüinos, la osteosclerosis ha aumentado la densidad de los elementos óseos, y finalmente la reducción del miembro anterior ha aumentado la relación superficie/volumen de estos elementos en relación a los del miembro posterior. Ambas características, alta densidad y relativamente baja relación superficie/volumen producto de la adaptación al buceo propulsado por las patas, serían responsables de la preservación diferencial del miembro posterior respecto del anterior, dada su mayor fuerza tafonómica (Cruz 2011). A su vez cabe decir que la hipótesis de Livingston (1989)

fue planteada originalmente para ambientes continentales, aunque en la presente tesis se hace extensiva su aplicación a ambientes marinos al no suponerse diferencias ambientales que *a priori* justifiquen alguna restricción de la propuesta a ambientes continentales. Tal es el caso de la Formación Gaiman en la cual se recuperaron elementos pertenecientes a aves buceadoras no voladoras propulsadas por las alas y de aves buceadoras no voladoras propulsadas por los miembros posteriores.

Isabel Cruz (2009) estudia cormoranes del Holoceno de la costa patagónica. Como es sabido, estos son aves buceadoras propulsadas por los miembros posteriores y voladoras. En sus resultados, los cormoranes se comportan de manera semejante a los pingüinos, con una mayor representación de número que de los demás elementos (Cruz 2009).

12.3. Meteorización en restos de *Cayaoa bruneti*

12.3.1. Introducción

Behrensmeyer (1978) y Behrensmeyer *et al.* (2003) establecieron una escala, ya clásica, de estadios de meteorización para los restos de vertebrados en el Parque Amboseli, que abarca desde el estadio cero sin modificaciones debido a meteorización hasta el estadio seis de máxima meteorización. Aunque esta escala fue establecida en primera instancia para mamíferos, Behrensmeyer *et al.* (2003) hacen extensiva su aplicación adaptándola a osamentas de Aves.

En el presente apartado se pretende caracterizar tafonómicamente los restos de *Cayaoa bruneti* según su grado de meteorización utilizando como base los estadios reconocidos por Behrensmeyer (1978) y Behrensmeyer *et al.* (2003).

12.3.2. Resultados

La meteorización de la superficie ósea de los restos de *Cayaoa bruneti* es homogénea, sin parches de meteorización diferencial. En todos los restos se observan líneas paralelas al eje mayor del hueso, estas grietas son de profundidad variable pero no están abiertas ni se produce el descamado.

Sobre la superficie distal de algunos fémures (e.g. MLP 69-III-29-24, 71-VII-14-7) (figura 12.1) se observan parches del hueso trabecular subyacente.

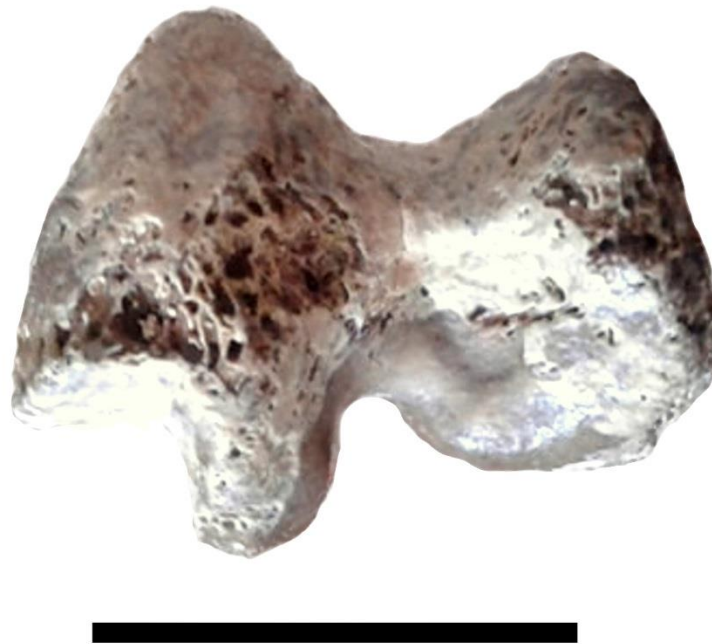


Figura 12.1. Parches donde se observa hueso trabecular en la epífisis distal del fémur derecho 71-VII-14-7.

Ambas características se corresponden con el estadio uno de Behrensmeyer (1978, 2003), por lo que se podría suponer que los elementos asignados a *Cayaoa bruneti* estuvieron pocos años expuestos a los agentes atmosféricos.

12.4. Transporte

En ciertos yacimientos fósiles los organismos permanecen enterrados *in situ*, es decir en el lugar en el que murieron, o incluso la causa de muerte puede ser asfixia por enterramiento, y el sepultamiento automático sin atravesar eventos de transporte *post mortem*. Sin embargo, mayoritariamente luego de la muerte del individuo, los restos pueden ser transportados, enterrados e incluso desenterrados y transportados

nuevamente en varias oportunidades antes de su soterramiento final, ya sea por agentes biológicos o físicos.

La mayor parte de los agentes físicos son fluidos que transportan a los huesos y contribuyen a su desarticulación, destrucción, desgaste erosivo y acumulación selectiva (Voorhies 1969).

La Formación Gaiman está interpretada como depósitos marinos, una importante porción la misma fue interpretada como una colonia de pingüinos (Acosta Hospitaleche 2004), por lo que dado que los pingüinos actuales anidan en colonias densamente pobladas y no hay razón para suponer que este comportamiento haya sido distinto en el Mioceno temprano. Por este motivo debería esperarse un alto grado de pisoteo y transporte de los restos óseos. Sin embargo, las marcas de icnitas de pisoteo, como las presentadas por Fernández-Jalvo y Andrews (2016), no se observan en los restos de *Cayaoa bruneti*, por lo que no se dispone de evidencias directas de su ocurrencia, aunque el pisoteo por parte de pingüinos puede ser responsable en gran medida de la desarticulación del esqueleto y fractura de los restos (Comesaña 2010, Cruz 2003).

En cuanto al transporte por corrientes, todos los elementos conocidos para *Cayaoa bruneti* corresponden al grupo de transporte II de Voorhies (1969), que son depósitos removidos y transportados por arrastre. Esto los diferencia de aquellos del grupo I, que corresponde a elementos transportados a través de la flotación y del grupo III acotado a elementos que no son transportados por corrientes como las descritas por Voorhies (1969). Cabe considerar en este caso, que una corriente seleccionará los elementos que depositará según vaya perdiendo energía. Estos datos coinciden con los presentados para pingüinos por Acosta Hospitaleche (2004).

Por lo tanto, la desarticulación, la fractura y la representación selectiva de los restos son efectos secundarios del transporte y potencialmente del pisoteo, del que no se tienen evidencias directas. Otro potencial agente destructivo que puede tener estos efectos son los depredadores, de los que tratará el siguiente apartado.

12.5. Depredación

12.5.1. Introducción

Las interacciones entre depredadores y presas en el pasado suelen ser inferidas según la morfología de los integrantes de una asociación fósil. Sin embargo, en unas pocas ocasiones las actividades de depredadores pueden ser dejar registros en forma de marcas en los elementos de las presas que se vayan a fosilizar (Kowalweski 2002). Como las trazas fósiles pueden ser clasificados según el comportamiento que evidencien del organismo que produce la traza (Seilacher 1967), las trazas fósiles que producen los depredadores como tales sobre las presas se nominan *Praedichnia* (Ekdale 1985).

Praedichnia puede corresponder tanto a la actividad de vertebrados como de invertebrados.

Binford (1981) clasifica las marcas producidas por depredadores vertebrados según su morfología en las siguientes categorías:

Perforaciones (punctures): Donde el hueso colapsa bajo la presión de un diente que penetra.

Pozos (Pitting): Se producen perforaciones pero el hueso no colapsa ante la presión del diente. Suele ocurrir que durante el masticado de un hueso largo y como tal heterogéneo estructuralmente, el depredador produzca tanto Perforaciones como Pozos según la estructura del hueso masticado.

Rayado (Scoring): Es el arrastrado de los dientes de un animal a lo largo del hueso o la rotación del hueso en la boca del animal, y su producto en el hueso, una marca lineal recta o aproximadamente recta. Si son los dientes los que se arrastran, esta marca suele limitarse a una sola superficie del hueso, mientras que si el hueso es movilizado y rotado en la boca del animal las marcas pueden abarcar varias caras del hueso.

Arrugas (Furrows): es el producto de la masticación de un animal sobre hueso esponjoso, el hueso se compacta de manera irregular dejando una marca menos puntual que las anteriores acompañada de arrugas periféricas. Es el tipo de marca más común producida por depredadores mamíferos grandes.

Marcas de depredación han sido presentadas para restos de pingüinos de Formación Gaiman por Acosta Hospitaleche (2004) y Cione *et al.* (2010). Corresponden en mayor medida a Perforaciones y Rayado producido por peces (peces óseas y tiburones) y marsupiales Sparassodonta. También estos autores reportan marcas producidas por equinodermos (Acosta Hospitaleche 2004, Cione *et al.* 2010).

En el presente apartado se describirán marcas presentes en un ejemplar de *Cayaoa bruneti* que son atribuibles a la acción de depredadores o carroñeros.

12.5.2. Material y métodos

Se estudiaron las trazas fósiles conservadas en el material MPEF PV-10888 empleando una Lupa estereoscópica Carl Zeiss x5 y un microscopio electrónico de barrido y comparadas con las descritas previamente en la literatura (Cione *et al.* 2010).

Se realizó a su vez una comparación química entre la superficie de las marcas y la superficie ósea inalterada circundante mediante EDAX SEM. Esta técnica permite caracterizar químicamente una muestra mediante su excitación con rayos X, que hace que los electrones de las capas más internas y con menor energía se disparen y sean reemplazados por los de capas más externas y con mayor energía. El reemplazo produce un rayo X que sale de la muestra producto de esta diferencia de energía entre los electrones. El número y energía de esos rayos puede ser medido por un espectrómetro y así caracterizarse químicamente una muestra (Goldstein *et al.* 2003).

12.5.3. Resultados

Sobre la superficie dorsal y curvándose ligeramente hacia la superficie medial del hueso se pueden apreciar dos hileras paralelas de rayaduras; éstas se encuentran a 21,05 mm del límite distal de la trochlea metatarsi II, y tienen un ángulo de 167° respecto del plano transversal del eje (figura 12.2). Estas dos series corresponderían al arrastre al unísono de los dientes de ambas quijadas de un depredador. Se trata de 24 marcas de dientes a lo largo de 20,38 mm, su longitud máxima es de 3,1 mm y la mínima es de 0,72 mm, el ancho promedio es de 0,11 mm.

Marcas similares sobre huesos de pingüinos de Formación Gaiman son interpretados por Cione *et al.* (2010) como producto de mordidas de marsupiales de tamaño medio, tal como los Hathliacynidae (Sparassodonta), basándose en la disposición de las marcas y la morfología de los dientes de estos mamíferos. Estas rayaduras pueden ser observadas también en la superficie plantar de la trochlea metatarsi IV, cerca de su borde roto. Todas estas marcas tienen la misma profundidad y sus extremos están ahusados. A simple vista presentan una textura muy similar a la de la superficie no alterada del fósil. En el análisis realizado en el presente trabajo con EDAX no se observan diferencias composicionales significativas.

Otras marcas similares producto de la depredación o carroñeo se observan en el límite proximal de la superficie lateral de la epífisis, las cuales presentan una dispersión mayor que las mencionadas previamente (figura 12.2).

En la porción media del eje sobre la superficie dorsal hay otras marcas lineales, ligeramente más irregulares y formando curvas abiertas (figura 12.2) que se extienden en una longitud de aproximadamente 19,91 mm a unos 32,4 mm del margen distal de la trochlea metatarsi II. El ancho promedio de cada marca es de 0,22 mm, el doble de las marcas mencionadas previamente. Las longitudes de las marcas son distintas pero todas se hallan aproximadamente paralelas entre sí y con un ángulo de unos 137° respecto al plano transversal del eje. Su distribución es más irregular y se hallan más espaciadas que las otras marcas. En su límite medial presentan una marca puntual más profunda. La superficie del valle de la marca es semejante a la de las otras marcas, y el análisis EDAX muestra una composición muy similar a la de la superficie no alterada (figura 12.2). Dado que en el caso de las marcas de líquenes analizadas previamente para la Formación Gaiman (Acosta Hospitaleche *et al.* 2011) los análisis EDAX mostraban diferencias composicionales, así como en general se observan claras diferencias de color, es probable que estas marcas no se deban a la acción de líquenes. También se descartan las marcas de raíces, que suelen ser marcas largas y delgadas, (Fernández-Jalvo y Andrews 2016). Se descartan a su vez las marcas de pisoteo, ya que estas suelen tener una distribución homogénea a lo largo de toda la superficie del elemento dada la abrasión del sedimento circundante (Olsen y Shipman 1988). Lo único que explica su distribución acotada y el hecho de que presenten un extremo con mayor profundidad es que se traten de marcas de dientes de mamífero, probablemente del mismo agente productor de las marcas anteriormente descritas pero con otros elementos dentarios (por ejemplo los caninos) que se hayan clavado en el sector medial del hueso y hayan sido arrastrados quizás mientras el animal empujaba en dirección contraria con sus patas delanteras (lo que explicaría la curvatura de las marcas).

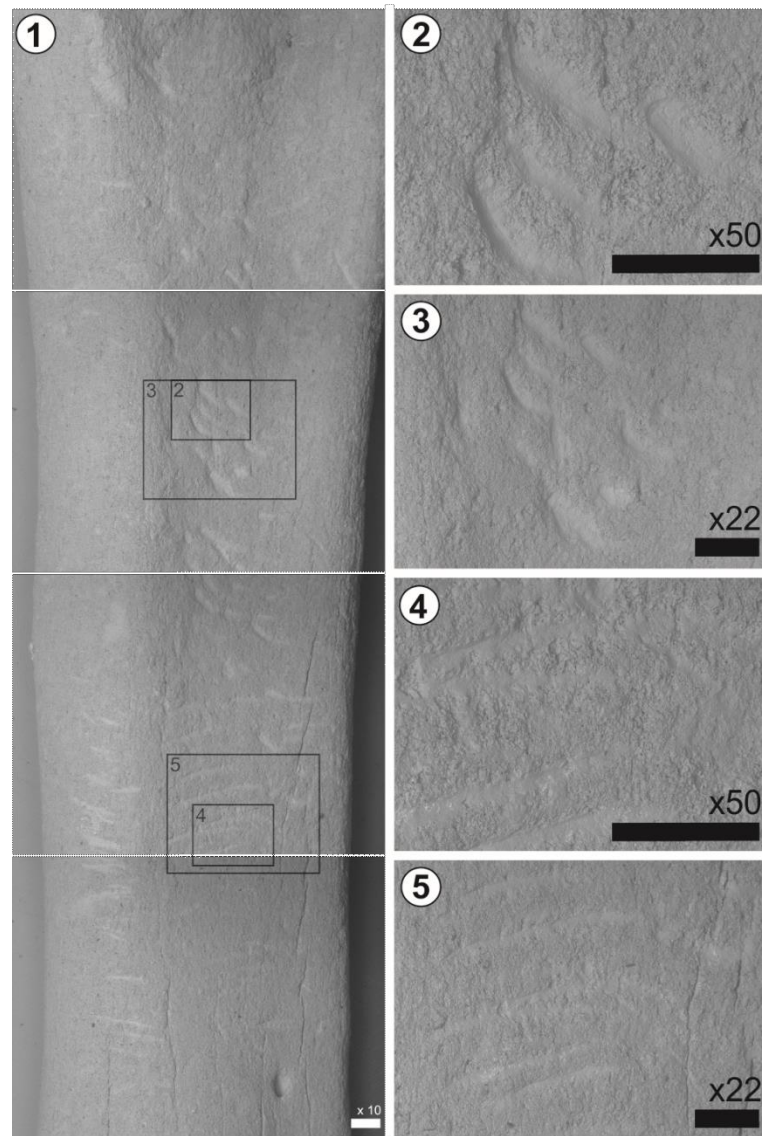


Figura 12.2. Marcas encontradas en el tarsometatarso MPEF-PV-10888, con distintos aumentos en la derecha de la imagen.

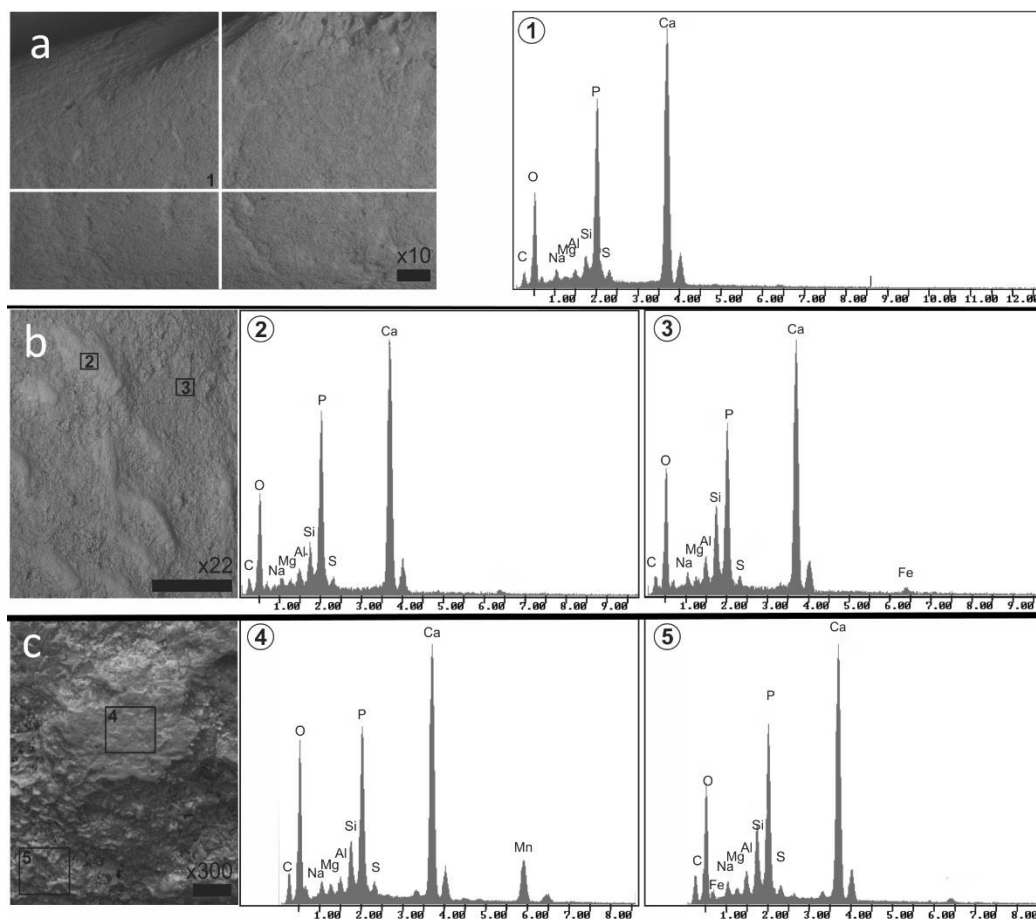


Figura 12.3. Comparación de la composición química del centro de la marca y del hueso circundante a través del análisis de EDAX. **a)** marca lineal, **b)** marca sinuosa, **c)** nódulo de manganeso.

12.5.4. Discusión

Dado el sesgo de preservación hacia taxones con huesos compactos, muchas de las evidencias directas de interacción depredador-presa que involucran a las aves en el rol de presas se encuentran en estos taxones.

Como el fósil MPEF PV-10888 corresponde a un individuo anatómicamente adulto, y que presenta una gran diferencia de tamaño respecto al depredador que produjo las marcas, probablemente se haya tratado de un individuo enfermo o la interacción se trate más de la utilización del cadáver de la presa como carroña por parte del depredador que un acto de cacería.

Otros potenciales depredadores de *Cayaoa bruneti* podría ser aves carnívoras, tiburones fósiles como los Lamniformes *Carcharodon sp.* y *Cosmopolitodus australis* (Tonni 1979) y mamíferos marinos como los delfines con diente de tiburón Squalodelphinidae y Squalodontinae de la superfamilia Platanistoidea (Buono *et al.* 2016).

12.6. Otras marcas tafonómicas presentes en ejemplares de *Cayaoa bruneti*

12.6.1. Líquenes

Acosta Hospitaleche *et al.* (2011) reportan para restos de pingüinos y dientes de condriktios de la Formación Gaiman dos morfologías de marcas de Líquenes (tipo I y II).

Morfologías tipo I son marcas lineales curvilíneas que se anastomosan, no son marcas profundas y se diferencian en color y químicamente de la superficie inalterada del fósil (Acosta Hospitaleche *et al.* 2011), y en algunos de sus extremos se hallan unas oquedades aproximadamente circulares que son interpretadas como el lugar donde los apotecios, los cuerpos fructíferos de los líquenes, se encuentran presentes. La presencia de estos cuerpos fructíferos permitió a Acosta Hospitaleche *et al.* (2011) aproximar la identidad específica de los productores de estas marcas: *Sarcogyne orbicularis*, *Verrucaria sp.*, y *Buellia aff. punctiformis*.

Morfologías tipo II son conjuntos apretados de orificios redondeados, asociados al líquen *Aspicilia aff. aquatica* (Acosta Hospitaleche *et al.* 2011).

La mayor parte de los restos de *Cayaoa bruneti* presentan marcas tipo I atribuibles a líquenes: (figura 12.4).

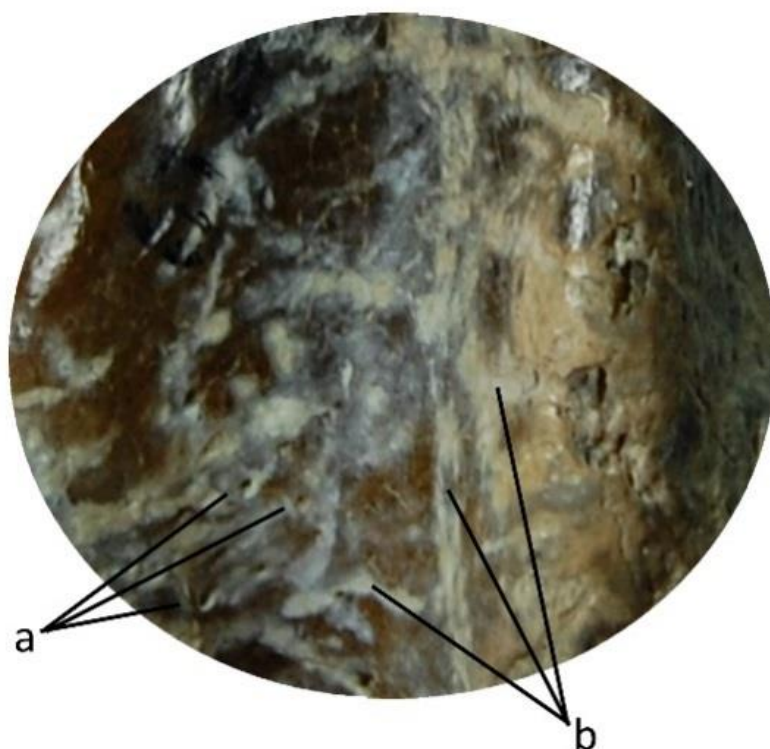


Figura 12.4. Detalle de las marcas de líquenes en la epífisis distal del fémur MLP 69-III-29-15, señaladas con la letra “b”. Oquedades donde se disponen los apotecios señalados con la letra “a”.

A diferencia de las marcas de dientes, las marcas de líquenes se han producido en estadios tardíos de la trayectoria tafonómica de los restos de *Cayaoa bruneti*, la modificación química producida por los líquenes es posterior a la modificación química producto de la fosilización, y es muestra de una exhumación de los restos posterior a la fosilización.

12.6.2. Nódulos de manganeso

El tarsometatarso MPEF PV-10888 ha mostrado en los análisis EDAX la presencia de pequeños nódulos de manganeso detectables mediante microscopía electrónica de barrido como círculos opacos con un ligero relieve (figura 12.3c). El coracoides MACN PV-12412 presenta grandes nódulos de manganeso, visibles a simple vista como esferas achatadas negras en el extremo omal (ver figura 4.5). Estos

nódulos indican el contacto de los restos a aguas marinas cargadas con iones de manganeso y otros metales, al estar soterrados a poca profundidad (Hein 2016).

12.7. Historia tafonómica de los restos de *Cayaoa bruneti*

Los restos fósiles de la especie se hallan en todos en los niveles inferiores de la Formación Gaiman, por lo cual se infiere que todos atravesaron una trayectoria tafonómica similar. Osamentas de adultos y pichones quedaron en el lugar de cría, una playa que también era el lugar de cría de los pingüinos. Algunos adultos débiles fueron capturados por depredadores que les dejaron marcas o éstas fueron producidas por carroñeros. Con el ascenso eustático los restos fueron re TRABAJADOS y seleccionados según su resistencia y transportabilidad previo a ser sepultados. Algunos adquirieron nódulos de manganeso al estar sumergidos. Al bajar nuevamente el nivel eustático, algunos de los restos ya fosilizados fueron el sustrato de líquenes. Después de millones de años quedaron expuestos y eventualmente fueron colectados.

Capítulo 13. Discusión y conclusiones finales

“Cambiaré de opinión tantas veces y tan a menudo como adquiriera conocimientos nuevos, el día que me aperciba que mi cerebro ha dejado de ser apto para esos cambios, dejaré de trabajar. Compadezco de todo corazón a todos los que después de haber adquirido y expresado una opinión, no pueden abandonarla nunca más.”
(Florentino Ameghino)

13.1. Status taxonómico de la especie, revisión y caracterización de los materiales asignados

En la presente tesis se acepta la inclusión de *Cayaoa bruneti* como una especie válida dentro del clado Anatidae (Tonni 1979) y se confirma la asignación de nuevos materiales a la especie propuesta por Noriega *et al.* (2008).

Las diferencias de tamaño entre los distintos especímenes de un mismo elemento están dentro de los rangos esperables para especies válidas de Anatidae, por lo que dichas diferencias no constituyen razones auténticas para separar materiales y reconocer un nuevo taxón.

Los distintos elementos del miembro posterior presentan características particularmente frecuentes en las aves buceadoras, en particular en aquellas que están incluidas en Anatidae. Esto es especialmente notorio en el fémur, que presenta un trocánter poco profundo, es decir, con una distancia dorsoventral similar a la del *caput femoris*, una diáfisis dorsoventralmente muy curvada y el borde lateral de la *trochlea fibularis* de un tamaño similar a la *crista tibiofibularis*. A su vez, en sección transversal el fémur es compacto, muy similar a lo que se observa en aves buceadoras y no voladoras, como los pingüinos o *Hesperornis*, incluso esta compactación es notablemente mayor a la observada en otros Anatidae buceadores y no voladores, como las especies con estas características dentro del género *Tachyeres*. El tibiotarso presenta una forma general similar a la de otros Anatidae, con una *crista cnemialis*

cranialis muy desarrollada y una *fascies frontalis* muy aplanada, como es el caso de *Oxyura*, *Aythya* y *Nomonyx*. El tarsometatarso es el elemento que porta la mayor cantidad de características de la familia Anatidae, como la presencia de un hipotarso trisulcado y la ausencia de la *fossa metatarsi I*. Características propias de patos buceadores presentes en *Cayaoa* son la torsión que presenta la diáfisis a su largo y la compresión de la *trochlea metatarsi II*.

En cuanto al miembro anterior, las proporciones de los elementos individuales y de los dos elementos conocidos entre sí, están por fuera de lo característico en un ave voladora. El húmero es típico de una especie no voladora, es un elemento robusto con una epífisis proximal notoriamente grande, aunque con una *crista deltopectoralis* poco prominente. Es proporcionalmente pequeño respecto al tamaño de los huesos del miembro posterior, aunque similar a lo que ocurre en Anatidae no voladores como los *Moa-Nalos* y *Chendytes*. Carece de neumatización, como es habitual en patos buceadores, aunque esta característica no es exclusiva ni ubicua en dicho grupo. El carpometacarpo es notoriamente pequeño, inclusive en comparación con el húmero, característica habitual en animales no voladores que presentan una reducción en su miembro anterior.

En conclusión, todos los materiales asignados a la especie coinciden en tener características propias de un ave buceadora y no voladora, y presentan la forma típica y características propias de Anatidae, por lo que no se encuentra sustento para nominar un taxón nuevo.

13.2. Posición filogenética de la especie y relaciones filogenéticas de Anatidae

Habitualmente los análisis filogenéticos de Anatidae basados en datos morfológicos no coinciden en las relaciones filogenéticas con aquellas obtenidas según análisis basados en datos moleculares. Este es también el caso del análisis filogenético realizado en el marco de la presente tesis. Dado que la principal fuente de diferencias entre ambas metodologías es la posición de los taxones buceadores (ver figuras 7.1 y 7.3), es posible que los agrupamientos obtenidos de los análisis basados en datos morfológicos estén reflejando eventos de convergencia entre dichos taxones. De hecho, esta tendencia se observa principalmente en los análisis parciales, realizados considerando los caracteres del húmero y del fémur, pero desaparece en el caso del

cráneo. Es por esto que de la variedad de análisis explorados, se prefirió utilizar el que presenta las relaciones filogenéticas de las especies con una filogenia basada en datos moleculares como marco de referencia. Por este motivo las relaciones obtenidas serían mucho más confiables en el caso de la especie *Cayaoa bruneti* si se conociera el cráneo y no estuvieran basadas exclusivamente en huesos del esqueleto apendicular.

En el análisis obtenido en la presente tesis, *Cayaoa* fue clasificado como un Oxyurinae basal, dentro de una línea que conduce al resto de los Oxyurinae buceadores. Otros autores (por ejemplo Worthy 2009) han reconocido una radiación global de dicho clado entre el Oligoceno y el Mioceno, con representantes en Oceanía, América, Asia y Europa. No todos estos ejemplares se corresponderían con especies buceadoras, pero debe destacarse que *Cayaoa* sería el único representante de dicha radiación que muestra un grado de especialización único al haber perdido por completo la capacidad de vuelo.

13.3. Masa corporal, carga alar y evolución de la fisonomía corporal en Anatidae

La masa corporal estimada en el presente trabajo para *Cayaoa bruneti* fue de 3,8 Kg, según el valor más aceptable de los calculados con distintas variantes de la ecuación de Campbell y Marcus (1993), validando cada variante con especies e individuos de peso conocido con lo cual tendría un peso muy similar al de *Tachyeres leucocephalus*.

La carga alar obtenida para *Cayaoa bruneti* fue de 9,73 g/cm², es decir que supera ampliamente el límite esperado para las aves voladoras y la ubica claramente entre las no voladoras.

En cuanto a la evolución de la masa y forma corporales dentro del clado, los grupos hermanos conocidos de Anatidae son aves medianas a grandes y bastante caminadoras, especialmente en el caso de Anhimidae. *Anseranas* está más relacionado al ambiente acuático, aunque al igual que el extinto *Presbyornis*, ocupa un nicho bastante costero. *Presbyornis* tendría un modo de vida muy semejante al de los flamencos actuales, ya que su morfología corporal es muy similar. En los Anatidae se producen varios descensos de masa corporal, en la base de Dendrocygninae, de

Oxyurinae (aunque hay un gran aumento de masa corporal en la línea hacia *Cayaoa*) y a lo largo de Tadorninae-Anatinae, donde el único aumento de masa corporal dentro de una tendencia generalizada de descenso es el que lleva a *Tachyeres*. En el clado hay un aumento notorio en la línea de Anserinae.

En cuanto a la fisonomía corporal, los Anatidae más basales, como *Dendrocygna* y Anserinae presentan miembros posteriores relativamente largos, con los tarsometatarsos de mayor tamaño que el fémur. El gran tamaño corporal y la terestrialidad hacen que los Anserinae converjan con Anseranatidae y Anhimidae, por lo que en algunos análisis filogenéticos basados en caracteres morfológicos quedan en posición basal, como es el caso del análisis sin la topología restringida en la presente tesis. También en *Chloephaga* se observan tarsometatarsos elongados y un mayor tamaño, coincidentes también con una mayor terestrialidad en los hábitos locomotores. Por otra parte, tanto en Oxyurinae como en Tadorninae-Anatinae (excepto *Chloephaga*) se observa una tendencia hacia una mayor relación con el medio acuático, menores tamaños y tarsometatarsos más pequeños, es decir de tamaño igual o menor al del fémur. El caso de los patos buceadores merece ser discutido en mayor detalle: existe un conjunto de características anatómicas de los miembros posteriores, como el fémur curvado y la *crista cnemialis cranialis* elongada, que identifican claramente a los patos buceadores y que son compartidas con otras aves buceadoras no Anseriformes (como Gaviidae y Podicipedidae). Además, comparten entre sí las proporciones de sus miembros y las cargas alares elevadas. Éste podría ser el motivo de la amplia convergencia a nivel de caracteres del húmero entre los distintos patos buceadores. En consecuencia, la adquisición del hábito buceador en los patos conlleva un proceso de modificación anatómica que afecta a toda la fisonomía corporal en general. Este proceso al que hemos denominado de “aythynización”, lleva a un aumento de la carga alar sumado al estrechamiento de la pelvis y al retroceso de los miembros posteriores. Dicho proceso, en el marco de la biomorfodinámica, podría explicarse como un caso donde la unidad de selección es la forma global. Según esta perspectiva, el hecho de que los patos buceadores tengan un vuelo muy rápido (Alerstam *et al.* 2007) que sin embargo no utilizan para escapar de los depredadores, se explica como un subproducto de la selección hacia la forma corporal más apta para el buceo. Explorar los alcances anatómicos de dicho proceso de aythynización es imprescindible para afrontar las dificultades en la clasificación filogenética de los patos buceadores y llegar a resultados más similares entre las aproximaciones moleculares y las basadas en caracteres morfológicos. En la presente tesis se observa que la configuración general del húmero

y los caracteres craneanos tienen mayor correlación con las relaciones de parentesco que con el hábito de estas especies.

13.4. Buceo en *Cayaoa* y Anatidae

El comportamiento buceador no es exclusivo dentro de Anatidae de los patos clasificados como buceadores, sino que hay un gradiente entre el chapoteo y el buceo que caracteriza a algunas especies de la familia. Sin embargo, los patos más buceadores, que adquieren la mayor parte de sus ítems alimenticios del bentos, presentan características morfológicas conspicuas y fácilmente reconocibles (ver apartado anterior), compartidas en gran medida con otras aves buceadoras por fuera de los Anatidae. Estas características morfo-funcionales descritas en *Cayaoa* han sido claramente identificadas por Noriega *et al.* (2008) y contrastadas en la presente tesis mediante otros abordajes metodológicos. Además, se han descrito características microanatómicas propias de patos y otras aves buceadoras, inclusive presentes en *Tachyeres*, ave buceadora que carece de las características externas típicas de otros buceadores.

Otro parámetro habitual en las aves buceadoras es el mayor tamaño. En Anatidae algunas especies buceadoras son de un tamaño mediano a grande, como es el caso de *Cayaoa*, *Tachyeres*, *Somateria* o *Biziura*. Sin embargo esta característica no es exclusiva ni ubicua de los patos buceadores, de hecho los Anatidae de mayor tamaño no presentan hábito buceador, como es el caso de *Cygnus*.

De las variables recientemente mencionadas, es el tamaño corporal la que está claramente correlacionada con la profundidad a la cual puede sumergirse y el tiempo de apnea por inmersión (Hasley *et al.* 2006). También sucede que los patos buceadores de mayor tamaño, tanto actuales como extintos, habitan de manera parcial o total en el ambiente marino, tal es el caso de *Biziura*, *Somateria*, *Tachyeres*, *Shiriyannetta*, *Chendytes* y *Cayaoa*. En síntesis, *Cayaoa* era un buceador de aguas marinas costeras continentales, de tamaño mediano a grande, lo cual permite inferir su potencial capacidad de mantenerse en apnea por períodos prolongados.

13.5. Pérdida de vuelo en *Cayaoa* y *Anatidae*

Probablemente como la evolución de cualquier característica, la pérdida de vuelo en una especie dependa de factores internos y externos. Los factores internos, es decir aquellas características de los organismos heredadas de sus ancestros y por lo tanto producto de su historia evolutiva, fueron estudiados por Roff (1994), según quien la pérdida de vuelo está altamente correlacionada con la historia evolutiva de un grupo, y es mucho más frecuente en grupos de alas pequeñas y cargas alares elevadas, como es el caso de los *Anatidae*. Según Livezey y Humphrey (1986), dentro de los *Anatidae* las menores cargas alares se hallan en *Anserinae*, mientras que las mayores cargas alares se encuentran en los patos buceadores. Éstos últimos, dadas sus altas cargas alares, son voladores extremadamente veloces (Alerstam *et al.* 2007) cuyo vuelo tiene un alto coste energético. Dado que probablemente el vuelo veloz sea un subproducto de la evolución hacia el buceo, las mismas presiones evolutivas que hacen a los patos buceadores aumentar sus cargas alares podrían provocar tanto el vuelo veloz como la pérdida de vuelo, si se remueve la presión selectiva que los lleva a volar.

En *Anatidae*, la mayor parte de los casos de pérdida de vuelo se da en ambientes de islas. En esos casos la ausencia de depredadores parece ser el factor fundamental para la pérdida del vuelo en dichas especies, cosa también común en otros grupos de aves, particularmente frecuente en *Rallidae* (Livezey 2003). Sin embargo, la pérdida de vuelo en *Tachyeres*, de ambiente continental y con potenciales depredadores mamalianos y avianos, pone un límite a la posible generalización de dicha hipótesis. Con los *Anatidae* buceadores y no voladores fósiles ocurre algo semejante, *Shiriyannetta*, *Cayaoa* y *Chendytes* son de costas marinas continentales, y posiblemente estuvieran sometidos a depredadores. En el caso de las especies de *Tachyeres*, se observa que la especie voladora, *Tachyeres patachonicus*, y las poblaciones voladoras de *Tachyeres brachypterus* (según Fulton *et al.* 2012) son aquellas que habitan lagunas internas, tanto de la Patagonia continental en el caso de la primera como en las Islas Malvinas en el caso de la segunda. En ambos casos, dada la inestabilidad ecológica de las lagunas, las especies deben migrar de una laguna a otra para sustentarse, mientras que las de las costas marinas tienen sustento a lo largo de todo el año. Dado que los ejemplos fósiles de patos que han perdido el vuelo provienen de costas marinas de continentes y no de islas, es probable que la falta de necesidad de la migración sea tan importante o más que la falta de depredadores (al ser más inclusivo en la variedad de ejemplos que abarca) para explicar la pérdida de vuelo en estos y otros animales.

13.6. Paleoambiente y tafonomía

Reconstrucciones previas de la Formación Gaiman (Cione *et al.* 2010) han determinado que dicha unidad representa un ambiente marino costero. Este habría estado principalmente habitado por pingüinos (Acosta Hospitaleche 2004, Cione *et al.* 2010). Probablemente la existencia de huecos abandonados creados por los pingüinos para anidar le sirvieran a *Cayaoa* como nidos. La presencia tanto de adultos como crías entre los restos de *Cayaoa* hace suponer que también haya sido un lugar de cría para la especie, aunque debido a que los patos no suelen ser coloniales, sus restos son mucho menos frecuentes que los restos de pingüinos.

Las marcas de dientes de predadores en los huesos, indica que *Cayaoa* tenía depredadores naturales o al menos sus restos eran objeto de carroña. Otros potenciales depredadores son los mamíferos marinos y peces encontrados en dicha formación. El elemento morfológico clave para determinar el tipo de alimentación de un gnatostomado es por supuesto sus quijadas, elementos que están ausentes en *Cayaoa*, por lo que la suposición más conservadora y a falta de otra evidencia es que se alimentaba de moluscos y otros organismos del bentos, al igual que la mayor parte de los patos buceadores, con la excepción de *Mergus* y *Mergellus* que son cazadores activos de peces.

La costa donde se asentaba la colonia de pingüinos cuyos nidos también podría haber utilizado *Cayaoa*, habría quedado sumergida debido al ascenso eustático (Cuitiño *et al.* 2017). Al avanzar la línea de costa la energía del ambiente habría removido los restos y seleccionado aquellos más resistentes. Es así que la avifauna de la Formación Gaiman hoy conocida, consta exclusivamente de especies de huesos densos, como los de las especies de pingüinos (*Palaeospheniscus patagonicus*, *P. bergi* y *P. biloculatus*) y *Cayaoa*. De estas especies se encuentra con mayor frecuencia o de manera exclusiva los huesos de sus extremidades.

Contraste de hipótesis

El presente trabajo de tesis doctoral estaba regido por dos hipótesis principales:

1. *Cayaoa bruneti* es más afín a los Tachyerini que a los Anatini buceadores.
2. La propulsión de *Cayaoa bruneti* durante el buceo se genera exclusivamente a partir del miembro posterior.

La primera hipótesis es rechazada. Según los análisis filogenéticos presentados en el capítulo 7, los *Tachyeres* no constituyen una tribu sino una rama de los Anatinae. *Cayaoa* resulta ser más afín a Oxyurinae que a los buceadores del clado Tadorninae-Anatinae.

La segunda hipótesis no es rechazada, en la presente tesis se evaluó la biomecánica del miembro posterior y su morfología funcional desde perspectivas cualitativas y cuantitativas, y en todos los casos se coincidió con que era el miembro posterior el propulsor durante la inmersión. Sin embargo, los movimientos del miembro anterior durante el desplazamiento subacuático son desconocidos, así como su potencial participación en la locomoción superficial o “steaming”.

Perspectivas a futuro

1) La comparación de los materiales juveniles de *Cayaoa bruneti* con juveniles de otros Anatidae deberá ser abordada en el futuro para tener una visión más acabada de la historia de vida de la especie.

2) El análisis comparativo de la osteosclerosis en *Cayaoa bruneti* con otras especies fósiles de Anatidae buceadores y no voladores de las que todavía no se conocen datos cuantitativos de compactación ósea, como *Shiriyannetta hasegawai* y *Chendytes lawi* es una actividad pendiente

3) Ampliar el conjunto de caracteres utilizados en el análisis filogenético permitirá verificar mediante datos morfológicos las distintas evoluciones del buceo en los Anatidae, y por lo tanto aumentar la confianza en las resoluciones de las relaciones

filogenéticas de ejemplares fósiles con hábito buceador. También sumar caracteres moleculares, con el fin de robustecer los resultados obtenidos.

4) Considerando que en los análisis de morfometría geométrica del húmero distinguen claramente a los Anatidae más basales de los Tadorninae-Anatinae, se pueden obtener caracteres que expresen esas relaciones geométricas y utilizarlos en un análisis filogenético. Esta metodología de obtención de caracteres podría ser evaluada para distinguir otros taxa buceadores que tienden a agruparse, como Gaviidae y Podicipedidae.

5) Aumentar la cantidad de ejemplares de Oxyurinae actuales y fósiles en la matriz para el análisis filogenético, con el fin de conocer la historia del buceo en la subfamilia.

6) Realizar una reconstrucción muscular de los miembros posteriores de *Cayaoa bruneti* con el fin de realizar comparaciones con buceadores vivos.

7) La realización de análisis de elementos finitos en el fémur de *Cayaoa* y otras aves buceadoras propulsadas por los miembros posteriores permitirán establecer si algunas características morfológicas, como la curvatura dorsoventral, la compactación y forma elíptica de la sección transversal, evolucionaron en relación con las distintas tensiones que afectan al elemento.

8) Realizar análisis de morfometría geométrica con otros elementos además de los utilizados en este trabajo de tesis, inclusive utilizando metodologías de morfometría geométrica en tres dimensiones.

9) Comprender más profundamente la interacción de *Cayaoa bruneti* con el resto de la comunidad faunística conocida para la Formación Gaiman.

Bibliografía

- Abel O. 1912. *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere*. Schweizerbart'sche Vlgshandlung, Stuttgart.
- Acosta Hospitaleche C. 2004. [Los pingüinos (Aves, Sphenisciformes) fósiles de Patagonia. Sistemática, biogeografía y evolución] Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata.
- Acosta Hospitaleche C., Márquez G., Pérez L.M., Rosato V., Cione A.L. 2011. Lichen Bioerosion on Fossil Vertebrates from the Cenozoic of Patagonia and Antarctica. *Ichnos: An International Journal for Plant and Animal Traces* 18:1, 1-8. DOI: 10.1080/10420940.2011.552577
- Adams D.C., Rohlf F.J. y Slice D.E. 2004. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71(1): 5-16.
- Agnolin F. 2007. *Brontornis burmeisteri* Moreno & Mercerat, un Anseriformes (Aves) gigante del Mioceno Medio de Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* n.s. 9, 15-25.
- Agnolín F., Brisson Egli F., Chatterjee S., Garcia Marsà J.A., Novas F.E. 2017. Vegaviidae, a new clade of southern diving birds that survived the K/T boundary. *The Science of Nature*, 104 (87), DOI 10.1007/s00114-017-1508-y
- Albino A. 2008. Lagartos iguanios del Colhuehuapense (Mioceno temprano) de Gaiman (provincia del Chubut, Argentina). *Ameghiniana*, 45(4): 775-782.
- Alerstam T., Rosén M., Bäckman J., Ericson P.G.P., Hellgren O. 2007. Flight Speeds among Bird Species: Allometric and Phylogenetic Effects. *PLoS Biol* 5(8): e197. doi:10.1371/journal.pbio.0050197
- Alexander R.M.N. 1968. *Animal mechanics*. Sidgwick and Jackson, Londres.
- Anderson J.F., Hall-Martin A., y Russel D.A. 1985. Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *Journal of Zoology* 207, 53-61.
- Ashmole N.P. 1971. Seabird ecology and marine environment. En: D.S. Farner, J.R. King, K.C. Parkes (eds.) *Avian biology*. Academic Press, New York, pp 224-286.

- Baumel J.J. y Raikow R.J. 1993. Arthrologia. En: J.J. Baumel, A.S. King, J.E. Breazile, H.E. Evans y J.C. Van den Berge (eds.) *Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium*. Cambridge, Massachusetts, pp 133-188.
- Baumel J.J. y Witmer L.M. 1993. Osteologia. En: J.J. Baumel, A.S. King, J.E. Breazile, H.E. Evans y J.C. Van den Berge (eds.) *Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium*. Cambridge, Massachusetts, pp 45-132.
- Behrensmeyer A.K. 1978. Taphonomic and Ecologic Information from Bone Watering. *Paleobiology* 4:2, 150-162.
- Behrensmeyer A.K., Stayton C.T., Chapman R.E. 2003. Taphonomy and ecology of modern avifaunal remains from Amboseli Park, Kenya. *Paleobiology*, 29: 52-70.
- Biewener A.A. 2005. Biomechanical consequences of scaling. *The journal of experimental biology* 208:9, 1665-76.
- Biknevicius A.R. 1999. Body mass estimation in armoured mammals: cautions and encouragements for the use of parameters from the appendicular skeleton. *Journal of Zoology* 248:2, 179-187. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1999.tb01194.x
- Binford L.R. 1981. *Bones: ancient men and modern myths*. Academic Press. London.
- Bock W.J. 1959. Preadaptation and multiple evolutionary pathways. *Evolution* 13, 194-211.
- Bock W.J. 1980. The Definition and Recognition of Biological Adaptation. *American Zoologist*, 20:1, 217-227.
- Bock W.J. 1991. Explanations in Konstruktions morphologie and Evolutionary Morphology. En: N. Schmidt-Kittler y K. Vogel (eds.) *Constructional Morphology and Evolution*. Springer-Verlag, Berlin, pp 9-30.
- Bock W.J. 1994. Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences*, 19:4, 403-413.
- Bock W.J. y von Wahlert Y.G. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution*, 19, 269-299.
- Borradaile L.A. 1916. Crustacea. Part II. *Porcellanopagurus*: An instance of carcinization. En: H. Pointing (ed.) *Natural History Reports. British Antarctic*

- ("Terra Nova") Expedition, 1910. *Zoology*. Oxford University Press, Londres, pp 111-126.
- Brassey C.A. y Sellers W.I. 2014. Scaling of Convex Hull Volume to Body Mass in Modern Primates, Non-Primate Mammals and Birds. *PLoS ONE* 9(3): e91691. doi:10.1371/journal.pone.0091691
- Brassey C.A., Holdaway R.N., Packham A.G., Anné J., Manning P.L. y Sellers W.I. 2013. More than One Way of Being a Moa: Differences in Leg Bone Robustness Map Divergent Evolutionary Trajectories in Dinornithidae and Emeidae (Dinornithiformes). *PLoS ONE* 8(12): e82668. doi:10.1371/journal.pone.0082668
- Bruce Fye W. 1996. Profiles in cardiology: Giovanni Alfonso Borelli. *Clinical Cardiology*, 19, 599-600.
- Buono M.R, Viglino M., Cozzuol M.A., y Lucero S. 2016. Descifrando la historia evolutiva de los Neoceti (Mammalia: Cetacea): aportes del registro fósil del Neógeno del Atlántico Sudoccidental. *Contribuciones del MACN*, 6: 323-334.
- Campbell K.E., y Marcus L. 1992. The relationship of hindlimb bone dimensions to body weight in birds. *Science Series Natural History Museum of Los Angeles County*, 36, 395-412.
- Campione N.E. y Evans D.C. 2012. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. *BMC Biology* 10:60 DOI: 10.1186/1741-7007-10-60
- Canoville A., y Laurin M. 2010. Evolution of humeral microanatomy and lifestyle in amniotes, and some comments on palaeobiological inferences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100:2, 384-406. <http://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01431.x>
- Castro Praga I. 2005. ¿De qué hablamos cuando hablamos de diversidad ecosistémica? *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)* 100, 31-44.
- 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: An Australasian Journal of Palaeontology* 34:4, 493-514, DOI: 10.1080/03115511003793504

- Cerda I.A., Tambussi C.P., y Degrange F.J. 2014. Unexpected microanatomical variation among Eocene Antarctic stem penguins (Aves: Sphenisciformes). *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*. doi: 10.1080/08912963.2014.896907
- Chinsamy A., Martin L.D., y Dodson P. 1998. Bone microstructure of the diving Hesperornis and the volant Ichthyornis from the Niobrara Chalk of western Kansas. *Cretaceous Research* 19: 225-235.
- Cione A., Acosta Hospitaleche C., Pérez L., César I., y Laza J. 2010. Fossil traces on penguin bones from the Miocene of southern Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 34: 433-454.
- Clarke J.A., Tambussi C.P., Noriega J.I., Erickson G.M. y Ketchum R.A. 2005. Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous. *Nature* 433, 305–308.
- Clarke J.A., Chatterjee S., Li Z., Riede T., Agnolín F.L., Goller F., Isasi M.P., Martinioni D.R., Mussel F.J. y Novas F.E. 2016. Fossil evidence of the avian vocal organ from the Mesozoic. *Nature* doi:10.1038/nature19852
- Comesaña D. 2010. [Análisis tafonómico de *Spheniscus magellanicus* (Aves, Sphenisciformes) bajo condiciones experimentales] Tesis de Licenciatura. Universidad CAECE.
- Cook T.R., Kato A., Tanaka H., Ropert-Coudert Y., y Bost C.A. 2010. Buoyancy under control: underwater locomotor performance in a deep diving seabird suggests respiratory strategies for reducing foraging effort. *PloS ONE* 5, e9839.
- Cracraft J. 1982. Phylogenetic Relationships and Monophyly of Loons, Grebes, and Hesperornithiform Birds, with Comments on the Early History of Birds. *Systematic Zoology* 31: 35-56.
- Cracraft J. y Clarke J.A. 2001. The basal clades of modern birds. En: Gauthier J. y Gall L.F. (eds.) *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom*. Peabody Museum of Natural History. Yale University, pp 143-156.
- Cruz I. 2003. [Paisajes tafonómicos de restos de Aves en el sur de Patagonia continental. Aportes para la interpretación de conjuntos avifaunísticos en

- registros arqueológicos del Holoceno]. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- Cruz I. 2009. Tafonomía de huesos de cormoranes en la costa patagónica. Primeros resultados. En: M. Salemme, F. Santiago, M. Álvarez, E. Piana, M. Vázquez, y M.E. Mansur (eds.) *Arqueología de la Patagonia. Una mirada desde el último confín*. Editorial Utopía, Ushuaia pp. 729-741.
- Cruz I. 2011: Tafonomía de huesos de aves. Estado de la cuestión y perspectivas desde el sur del Neotrópico. *Antípoda, Revista de Antropología y Arqueología* 13: 147-174.
- Cuitiño J.I., Dozo M.T., Del Río C., Buono M., Palazzesi L., Fuentes S., y Scasso R.A. 2017 Miocene Marine Transgressions: Paleoenvironments and Paleobiodiversity. En: P. Bouza y A. Bilmes (eds.) *Late Cenozoic of Península Valdés, Patagonia, Argentina: An Interdisciplinary Approach*. Springer, pp. 47 – 84.
- Currie A. 2012. Convergence as Evidence. *The British Journal for the Philosophy of Science* 0 (2012), 1-24.
- Darwin C.R. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Londres
- De Buffrènil V. y Rage J.C. 1993 La 'pachyostose' vertebrale de Simoliophis (Reptilia, Squamata): données comparatives et considerations fonctionnelles. *Annales de Paleontologie*, 79, 315-335.
- De Esteban-Trivigno S., y Köhler M. 2011. New equations for body mass estimation in bovids: testing some procedures when constructing regression functions. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde* 76:6, 755-761.
- De Margerie E., Sanchez S., Cubo J., y Castanet J. 2005. Torsional Resistance as a Principal Component of the Structural Design of Long Bones: Comparative Multivariate Evidence in Birds. *The Anatomical Record* 282A:49-66.
- De Mendoza R.S., Benitez M.J., D'Angelo A.M., Aguirrezabala G.O., Castro J.V., y Mosto M.C. 2011. Morfología y Morfometría de las Vértabras Cervicales en Aves Relacionadas con el Ambiente Acuático. *Actas XIII Congreso y 10mas Jornadas de educación*.

- De Pietri V.L., Scofield R.P., Zelenkov N., Boles W.E. y Worthy T.H. 2016. The unexpected survival of an ancient lineage of anseriform birds into the Neogene of Australia: the youngest record of Presbyornithidae. *Royal Society Open Science* 3 (2): 150635. doi:10.1098/rsos.150635
- De Ricqlès A. y de Buffrènil V. 2001. Bone histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: were are we? En: J.M. Mazim, y V. de Buffrènil (eds.), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, pp 289-310.
- Degrange F.J., Tambussi C.P., Moreno K., Witmer L.M., y Wroe S. 2010. Mechanical Analysis of Feeding Behavior in the Extinct "Terror Bird" *Andalgalornis steulleti* (Gruiformes: Phorusrhacidae). *PLoS ONE* 5(8): e11856 doi:10.1371/journal.pone.0011856
- Del Hoyo J., Elliott A., y Sargatal J. 2010. *Handbook of Birds of the World (volume 1: Ostrich to Ducks)*. Lynx Editions, Barcelona.
- Delacour J. y Mayr E. 1945. The family Anatidae. *Wilson Bulletin*. 57: 109-110.
- Domning D.P. y de Buffrènil V. 1991. Hydrostasis in the Sirenia: quantitative data and functional interpretations. *Marine Mammal Science*, 7:4, 331-368.
- Donne-Goussé C., Laudet V., y Hänni C. 2002. A molecular phylogeny of anseriformes based on mitochondrial DNA analysis. *Mol Phylogenet Evol* 23:3, 339-56.
- Dunning J.B. 2008. *CRC Handbook of Avian Body Masses*. CRC Press. Boca Ratón.
- Ekdale A.A. 1985. Paleontology of the marine endobenthos. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 50: 63-81
- Eo S.H., Bininda-Emonds O.R.P., y Carroll J.P. 2009. A phylogenetic supertree of the fowls (Galloanserae, Aves). *Zoologica Scripta*, 38, 465-481.
- Ericson G.P. 1997. Systematic relationships of the palaeogene family Presbyornithidae (Aves: Anseriformes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 121, 429-483.
- Fariña R.A. 1995. Bone strength and habits in large glyptodonts. *Lethaia*, 28, 189-196.
- Fariña R.A., Vizcaíno S.F. y Bargo S.M. 1998. Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical*, 5, 87-108.

- Fedorov A., Beichel R., Kalpathy-Cramer J., Finet J., Fillion-Robin J.-C., Pujol S., Bauer C., Jennings D., Fennessy F., Sonka M., Buatti J., Aylward S.R., Miller J.V., Pieper S. y Kikinis R. 2012. 3D Slicer as an Image Computing Platform for the Quantitative Imaging Network. *Magnetic Resonance Imaging*, 30, 1323-41.
- Feduccia A. 1976. Osteological evidence for the shorebird affinities of the flamingos. *Auk*, 93, 587-601.
- Felsestein M. 1985. Phylogenies and the comparative methods. *The American Naturalist*, 125, 1-15.
- Fernández-Jalvo Y., y Andrews P. 2016. *Atlas of Taphonomic Identifications*. Springer Netherlands. Dordrecht.
- Field D.J., Lynner C., Brown C., y Darroch S.A. 2013. Skeletal correlates for body mass estimation in modern and fossil flying birds. *PLoS ONE*8(11):e82000. doi: 10.1371/journal.pone.0082000
- Figueirido B., Pérez-Claros J.A., Hunt R.M., y Palmqvist P. 2011. Body mass estimation in amphicyonid carnivoran mammals: A multiple regression approach from the skull and skeleton. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56:2, 225-246.
- Filippone A. 2000. Data and performances of selected aircraft and rotorcraft. *Progress in Aerospace Sciences*, 36, 629-654.
- Francillon-Vieillot H., de Buffrenil V., Castanet J., Géraudie J., Meunier F.-J., Sire J.-Y., Zylberberg L., y de Ricqlès A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En: J.G. Carter (ed.), *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends, vol. I*. Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 471-530.
- Frith H.J. 1967. *Waterfowl in Australia*. Angus and Robertson Ltd. Sydney.
- Fulton T.L., Letts B., y Shapiro B. 2012. Multiple losses of flight and recent speciation in steamer ducks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. doi:10.1098/rspb.2011.2599
- Futuyma D. 2009. *Evolution*. Sinauer Associates. Massachusetts.
- Germain D. y Laurin M. 2005. Microanatomy of the radius and lifestyle in amniotes (Vertebrata, Tetrapoda). *Zoologica Scripta*, 34:4, 335-350. DOI: 10.1111/j.1463-6409.2005.00198.x

- Girondot M. y Laurin M. 2003. Bone Profiler: a tool to quantify, model, and statistically compare bone-section compactness profiles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 458-461.
- Goldstein J., Newbury D.E., Joy D.C., Lyman C.E., Echlin P., Lifshin E., Sawyer L., y Michael J.R. 2003. *Scanning Electron Microscopy and X-ray Microanalysis*. Springer US. New York.
- Goloboff P.A., Farris J.S. y Nixon K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 1-13. DOI: 10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x
- Gough W., Farina S.C., y Fish F.E. 2015. Aquatic burst locomotion by hydroplaning and paddling in common eiders (*Somateria mollissima*). *Journal of Experimental Biology*. doi: 10.1242/jeb.114140
- Gould S.J. y Lewontin R.C. 1979. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 205, 581-598.
- Gould S.J. y Vrba E.S. 1982. Exaptation: a missing term in the Science of the Form. *Paleobiology*, 8:1, 4-15.
- Grand T.I. 1990. The functional anatomy of body mass. En: Damuth J. y MacFadden B.J. (eds.) *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press. New York. Pp 39-47.
- Greenewalt C.H. 1975. The Flight of Birds: The Significant Dimensions, Their Departure from the Requirements for Dimensional Similarity, and the Effect on Flight Aerodynamics of That Departure. *Transactions of the American Philosophical Society*, 65:4, 1-67.
- Habib, M.B. and Ruff, C.B. 2008. The effects of locomotion on the structural characteristics of avian limb bones. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 153, 601-624.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., y Ryan P.D. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: 1, 9pp.
- Hasley L.G., Butler P.J., y Blackburn T.M. 2006. A phylogenetic analysis of the allometry of diving. *The American Naturalist*, 167:2, 276-87.

- Hein J.R. 2016. Manganese nodules. En: J. Harff, M. Meschede, S. Petersen y J. Thiede (eds.) *Encyclopedia of Marine Geosciences*, Springer, pp: 408-412.
- Hennig W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press. Urbana.
- Hinić-Frlog S., y Montani R. 2010. Relationship between osteology and aquatic locomotion in birds: determining modes of locomotion in extinct Ornithurae. *Journal of Evolutionary Biology*, 23, 372-385.
- Houssaye A. 2009. "Pachyostosis" in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology*, 4:4, 325–340. DOI: 10.1111/j.1749-4877.2009.00146.x
- Howard H. 1964. Fossil Anseriformes. Chapter X. En: Delacour J. (ed.). *The waterfowl of the world*. London: Country Life Limited pp. 233-326.
- Howard H. 1992. New records of middle Miocene anseriform birds from Kern County, California. En: Campbell K.E. (ed.), *Papers in Avian Paleontology Honoring Pierce Brodkorb*. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 36. pp. 231–237.
- Huang Z., Yang C., y Ke D. 2014. DNA barcoding and phylogenetic relationships in Anatidae. Mitochondrial DNA. DOI:10.3109/19401736.2014.926545
- Humphrey P.S. 1957. Observations on the diving of the Surf Scoter (*Melanitta perspicillata*). *Auk* 74, 392-394.
- Humphrey P.S. y Livezey B.C. 1982. Flightlessness in Flying Steamer-Ducks. *Auk*, 99, 368-372.
- Ibáñez M.B. 2006. [Ecomorfología de aves habitantes de humedales de la Región Pampeana, Argentina]. Tesis de Licenciatura. Universidad CAECE.
- Ibáñez B. y Tambussi C.P. 2012 Foot-propelled aquatic birds: pelvic morphology and locomotor performance. *Italian Journal of Zoology*. 79:3, 356-362. DOI: 10.1080/11250003.2011.650713
- Iwaniuk A.L., Olson S.L. y James H.F. 2009. Extraordinary cranial specialization in a new genus of extinct duck (Aves: Anseriformes) from Kauai, Hawaiian Islands. *Zootaxa* 2296:47-67.
- Johnsgard P.A. 1961. The Taxonomy of the Antidae - A Behavioural Analysis. *Ibis*, 103:1, 71-85.

- Johnsgard P.A. 2008. *Diving birds of North America*. University of Nebraska-Lincoln.
- Johnsgard P.A. 2010. *Ducks, Geese, and Swans of the World*. University of Nebraska-Lincoln.
- Johnson K.P. y Sorenson M.D. 1998 Comparing Molecular Evolution in Two Mitochondrial Protein Coding Genes (Cytochrome b and ND2) in the Dabbling Ducks (Tribe: Anatinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10:1, 82-94.
- Kowalweski M. 2002. The Fossil Record of Predation: Methods, Patterns and Processes. En: Kowalweski M. y Kelley P.H. (eds.) *The Fossil Record of Predation*. Paleontological Society Papers, 8:394-398.
- Krilloff A., Germain D., Canoville A., Vincent P., Sache M. y Laurin M. 2008. Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 807-826.
- Ksepka, D.T. 2007. [Phylogeny, histology, and functional morphology of fossil penguins (Sphenisciformes)]. Tesis Doctoral, Columbia University.
- Lawrence D.R. 1971. The nature and Structure of Paleoecology. *Journal of Paleontology*, 45:4, 593-607.
- Leisler y Winker 2015. Evolution of island warblers: beyond bills and masses. *Journal of Avian Biology*, 45, 001-009.
- Lineo C. 1758. *Systema naturæ, sive regna tria naturæ systematice proposita per classes, ordines, genera, & species*. Theodorum Haak. Leiden.
- Livezey B.C. 1986. A phylogenetic analysis of recent anseriform genera using morphological characters. *Auk*, 103, 737-754.
- Livezey B.C. 1989. Phylogenetic Relationships and Incipient Flightlessness of the Extinct Auckland Islands Merganser. *Wilson Bulletin*. 101:3, 410-435.
- Livezey B.C. 1989. Phylogenetic relationships of several subfossil Anseriformes of New Zealand. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist., Univ. Kans.*, 128, 1-25.
- Livezey B.C. 1990. Evolutionary Morphology of Flightlessness in the Auckland Islands Teal. *The Condor*, 92, 639-673.
- Livezey B.C. 1991. A phylogenetic analysis and classification of recent dabbling ducks (tribe Anatini) based on comparative morphology. *Auk*, 108, 471-507.

- Livezey B.C. 1993. Morphology of Flightlessness in *Chendytes*, Fossil Seaducks (Anatidae: Mergini) of Coastal California. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 13:2, 185-199.
- Livezey B.C. 1995a. A phylogenetic analysis of the whistling and white-backed ducks (Anatidae: Dendrocygninae) using morphological characters. *Ann. Carnegie Mus.* 64, 65-97.
- Livezey B.C. 1995b. Phylogeny and comparative ecology of stiff-tailed ducks (Anatidae: Oxyurini). *Wilson Bull.* 107, 214-234.
- Livezey B.C. 1996a. A phylogenetic analysis of geese and swans (Anseriformes: Anserinae), including selected fossil species. *Syst. Biol.* 45, 415-450.
- Livezey B.C. 1996b. A phylogenetic analysis of modern pochards (Anatidae: Aythyini). *Auk*, 113, 74-93.
- Livezey B.C. 1996c. A phylogenetic reassessment of the tadornine–anatine divergence (Aves: Anseriformes: Anatidae). *Annals of the Carnegie Museum*, 65, 27-88.
- Livezey B.C. 1997a. A phylogenetic classification of waterfowl (Aves: Anseriformes), including selected fossil species. *Annals of the Carnegie Museum*, 67, 457-496.
- Livezey B.C. 1997b. A phylogenetic analysis of basal Anseriformes, the fossil *Presbyornis*, and the interordinal relationships of waterfowl. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 121, 361-428.
- Livezey B.C. 1997c. A phylogenetic analysis of modern sheldgeese and shelducks (Anatidae, Tadornini). *Ibis* 139, 51-66.
- Livezey B.C. 2003. Evolution of flightlessness in rails (Gruiformes: Rallidae): phylogenetic, ecomorphological, and ontogenetic perspectives. *Ornithological monographs* NO. 53. 654 pp.
- Livezey B.C. y Humphrey P.S. 1983. Mechanics of Steaming in Steamer-ducks. *Auk*, 100, 485-487.
- Livezey B.C. y Humphrey P.S. 1984. Diving behaviour of steamer ducks *Tachyeres* spp. *Ibis*, 126, 257-260.

- Livezey B.C. y Humphrey P.S. 1986. Flightlessness in steamer-ducks (Anatidae: Tachyeres): its morphological bases and probable evolution. *Evolution*, 40, 540-558.
- Livezey B.C. y Martin L.D. 1988. The systematic position of the Miocene anatid *Anas* [?] *blanchardi* Milne Edwards. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 8, 196-211.
- 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.
- Livingston S.D. 1989. The taphonomic interpretation of avian skeletal part frequencies. *Journal of Archaeological Science*, 16, 537-547.
- Louchart A., Vignaud P., Likius A., y Brunet M. 2005. A new swan (Aves: Anatidae) in Africa, from the latest Miocene of Chad and Libya. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25:2, 384-392.
- Losos J.B., Jackman T.R., Larson A., de Quiroz K., Rodriguez-Schettino L. 1998. Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* 279, 2115–2118. DOI:10.1126/science.279.5359.2115
- Lyman R.L. 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Maddison W.P. y Maddison D.R. 2017. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 3.2 <http://mesquiteproject.org>
- Madsen C.S., McHugh K.P., y De Kloet S.R. 1988. A partial classification of waterfowl (Anatidae) based on single-copy DNA. *Auk*, 105, 452-459.
- Marsà J. A. G., Agnolín F. L., y Novas F. 2017. Bone microstructure of *Vegavis iaai* (Aves, Anseriformes) from the Upper Cretaceous of Vega Island, Antarctic Peninsula. *Historical Biology*, 1-5.
- Martins E.P. 2000. Adaptation and the comparative method. *Tree*, 15:7, 296-299.
- Matsuoka H., Nakajima H., Takakuwa Y., y Hasegawa Y. 2001. Preliminary note on the Miocene flightless swan from the Haraichi Formation, Tomioka Group of Annaka, Gunma, Japan. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History*, 5, 1-8.

- Mayr G. 2008. Phylogenetic affinities and morphology of the late Eocene anseriform bird *Romainvillia stehlini* Lebedinsky, 1927. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 248, 365-380.
- Mayr G. 2015. Variations in the hypotarsus morphology of birds and their evolutionary significance. *Acta Zoologica (Stockholm)* 00: 000-000. DOI: 10.1111/azo.12117
- Mayr G. 2016. *Avian evolution: The Fossil Record of Birds and its Paleobiological Significance*. Wiley Blackwell. New Jersey.
- Mayr G. y Clarke J. 2003. The deep divergences of Neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics*, 19, 527-553.
- Mayr G. y Pavia M. 2014. On the True Affinities of *Chenornis graculoides* Portis, 1884, and *Anas lignitifila* Portis, 1884. An Albatross and an Unusual Duck from the Miocene of Italy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34:4, 914-923.
- McCracken K.G., Harshman J., McClellan D. A., y Afton A.D. 1999. Data set incongruence and correlated character evolution: an example of functional convergence in the hind-limbs of stifftail diving ducks. *Systematic Biology*, 48, 683-714.
- McGhee G. 2011. *Convergent evolution: limited forms most beautiful*. Cambridge.
- Meier P.S., Bickelmann C., Scheyer T.M., Koyabu D y Sánchez-Villagra M.R. 2013. Evolution of bone compactness in extant and extinct moles (Talpidae): exploring humeral microstructure in small fossorial mammals. *BMC Evolutionary Biology*, DOI: 10.1186/1471-2148-13-55
- Meiri S. y Dayan T. 2003. On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography*, 30, 331-351.
- Meister W. 1962. Histological structure of the long bones of penguins. *The Anatomical Record*, 143:4, 377-387. DOI: 10.1002/ar.1091430408
- Mendoza, M. (2005). Paleoautecología de Ungulados: Hacia una caracterización ecomorfológica compleja. *Ameghiniana*, 42, 233-248.
- Mendoza M., Janis C.M. y Palmqvist P. 2006. Estimating the body mass of extinct ungulates: a study on the use of multiple regression. *Journal of Zoology*, 270, 90-101. DOI: 10.1111/j.1469-7998.2006.00094.x

- Meunier K. 1951. Korrelation und Umkonstruktion in den Grössebeziehungen zwischen Vogelflügel und Vogelkörper. *Biologia Generalis* 19, 403-443.
- Miller L. 1925. *Chendytes*, a diving goose from the California Pleistocene. *Condor*, 27, 145-149.
- Moreno F. y Mercerat A. 1891. Catálogo de los pájaros fósiles de la República Argentina conservados en el Museo de La Plata. *Anales del Museo de La Plata (Paleontología Argentina)*, 1, 7-71.
- Murray P.F. y Vickers-Rich P. 2004. *Magnificent Mihirungs: the colossal flightless birds of the Australian Dreamtime*. Life of the Past Series, Indiana University Press.
- Nauwelaerts S., Stamhuis E., y Aerts P. 2005. Propulsive force calculations in swimming frogs I. A momentum-impulse approach. *Journal of Experimental Biology*, 208, 1435-1443. DOI: 10.1242/jeb.01509
- Nopcsa F. 1923. Vorläufige Notiz über die Pachyostose und Osteosklerose einiger mariner Wirbeltiere. *Anatomischer Anzeiger*, 56, 352-9.
- Noriega J.I. 2001. Body mass estimation and locomotion of the Miocene peleciform bird *Macranhinga*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 46:2, 247-260.
- Noriega J.I., Tambussi C.P., y Cozzuol M.A. 2008. New material of *Cayaoa bruneti* Tonni, an Early Miocene anseriform (Aves) from Patagonia, Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*, 249, 271-280.
- Northcote M. E., 1982: Size, Form and Habit of the Extinct Maltese Swan *Cygnus falconeri*. *Ibis*, 124: 2, 148-158.
- Ogilvie M.A. y Young S. 2002. *Photographic Handbook: Wildfowl of the World*. New Holland Publishers, London.
- Oliver W. R. B. 1955. *New Zealand birds. 2nd edn*. Wellington: A. H. & A. W. Reed
- Olsen y Shipman 1988 Olson, Storrs L.; Hasegawa, Yoshikazu; Hasegawa (1979). «Fossil Counterparts of Giant Penguins from the North Pacific»
- Olson S.L. y Hasegawa Y. 1979. Fossil Counterparts of Giant Penguins from the North Pacific. *Science* 206:4419, 688-689.

- Olson S.L. y James H.F. 1991. Descriptions of thirty-two new species of birds from the Hawaiian islands. I. Non-passeriformes. *Ornithol. Monogr*, 45, 1-88.
- Olson S.L. y Jouventin P. 1996. A new species of small flightless duck from Amsterdam Island, southern Indian Ocean (Anatidae: Anas). *The Condor*. 98:1, 1-9. DOI:10.2307/1369501.
- Olson S.L. y Wetmore A. 1976. Preliminary diagnoses of extraordinary new genera of birds from Pleistocene deposits in the Hawaiian islands. *Proc. Biol. Soc. Wash*, 89, 247-257.
- Oxnard C. 1984. The Order of Man. Hong Kong University Press.
- Palmqvist P., Mendoza M., Arribas A., y Gröcke D.R. 2002. Estimating the body mass of Pleistocene canids: discussion of some methodological problems and a new 'taxon free' approach. *Lethaia*, 35, 358-360.
- Parker W.K. 1865. Preliminary notes on some fossil birds from the Zebbug Cave, Malta. *Proc. Zool. Soc.*, 1865, 752-753.
- Parker W.K. 1869. On some fossil birds from the Zebbug Cave, Malta. *Trans. Zool. Soc. Lond*, 6, 119-124.
- Pérez M.E., Vucetich M.G., y Kramarz A.G. 2010. The first Eocardiidae (Rodentia) in the Colhuehuapian (early Miocene) of Bryn Gwyn (northern Chubut, Argentina) and the early evolution of the peculiar cavioid rodents. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(2), DOI: 10.1080/02724631003618223
- Portis A. 1884. Contribuzioni alla ornitolitologia italiana. *Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino* 36:361-384.
- Pycraft W.P. 1906. Notes on a skeleton of the musk-duck, *Biziura lobata*, with special reference to skeletal characters evolved in relation to the diving habits of this bird.
- Raikow R.J. 1972. Evolution of diving adaptations in the stiff-tail ducks. *University of California publications in zoology*, v. 94
- Rand A.L. 1954. On the spurs on birds' wings. *The Wilson Bulletin*, 66, 127-134.

- Rich P.V. 1980. Preliminary report on the fossil avian remains from late Tertiary sediments at Langebaanweg (Cape Province), South Africa. *South African Journal of Science*, 76, 166-170
- Rivera I., Foster G.N. y Holt W.V. 1997. Functional types of diving beetle (Coleoptera: Hygrobiidae and Dytiscidae), as identified by comparative swimming behavior. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61, 537-558.
- Roff D.A. 1994. The evolution of flightlessness: is history important? *Evolutionary Ecology*, 8, 639-657.
- Rohlf F.J. 1990. Morphometrics. *Annual Review of ecology and systematics* 21: 299-316.
- Rohlf F.J. 2004. TpsDig. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, NY.
- Root R.B. 1967. The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs*. 34:4, 317–350. DOI: 10.2307/1942327
- Rudwick M.J.S. 1964. The inference of Function from Structure in Fossils. *The British Journal of the Philosophy of Science*, 15(57), 27-40
- Rudwick M.J.S. 1992. *Scenes from deep time*. University of Chicago Press, Chicago.
- Scasso R.A. y Castro L.N. 1999, Cenozoic phosphatic deposits in North Patagonia, Argentina: Phosphogenesis, sequence-stratigraphy and paleoceanography. *Journal of South American Earth Sciences*, 12, 471-487.
- Scholtz G. 2014. Evolution of crabs – history and deconstruction of a prime example of convergence. *Contributions to Zoology*, 83:2, 87-105.
- Seilacher A. 1967. A batimetry of trace fossils. *Marine Geology*, 5: 413-428.
- Seilacher A. 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktion-Morphologie. *Lethaia*, 3 (4), 393-396
- Seilacher A. 1991. Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution. En: N. Schmidt Kittler y K. Vogel (eds.) *Constructional Morphology and Evolution*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 251-272.
- Seilacher A., y Gishlick A.D. 2014. *Morphodynamics*. CRC Press, 536 pp.

- Serrano F.J., Palmqvist P., y Sanz J.L. 2015. Multivariate analysis of neognath skeletal measurements: implications for body mass estimation in Mesozoic birds. *Zoological journal of the Linnean Society*, 173:4, 929-955.
- Sibley C.G. y Ahlquist J.E. 1990. *Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution*. Yale University Press, Connecticut
- Sigurjónsdóttir H. 1981. The evolution of sexual size dimorphism in gamebirds, waterfowl and raptors. *Ornis Scandinavica*, 12, 249-260.
- Smith R.J. 2002. Estimation of body mass in paleontology. *J Hum Evol*, 43, 271-287.
- Smith N.A. 2011. Taxonomic revision and phylogenetic analysis of the flightless Mancallinae (Aves, Pan-Alcidae). *Zookeys*, 91, 1-116.
- Smith N.A. y Clarke J.A. 2014. Osteological histology of the Pan-Alcidae (Aves, Charadriiformes): correlates of wing-propelled diving and flightlessness. *The Anatomical Record*, 297:2, 188-99. DOI: 10.1002/ar.22841
- Stayton C.T. 2015. What does convergent evolution mean? The interpretation of convergence and its implications in the search for limits to evolution. *Interface focus*, 5:6 DOI: 10.1098/rsfs.2015.0039
- Storer R.W. 1971. The behaviour of the New Zealand Dabchick. *Notornis*, 18:3, 175-186.
- Swartz S.M., Bennet M.B., Carrier D.R. 1992. Wing bone stresses in free flying bats and the evolution of skeletal design for flight. *Nature*, 359, 726-729.
- Taylor, M.A. 1993. Stomach stones for feeding or buoyancy? The occurrence and function of gastroliths in aquatic tetrapods. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, 341, 163-175.
- Taylor M.A. 2000. Functional significance of bone ballast in the evolution of buoyancy control strategies by aquatic tetrapods. *Historical Biology*, 14, 15-31.
- Thom T. 1988. *The Air Pilot's Manual 4-The Aeroplane-Technical*. Airlife Publishing Ltd, Shrewsbury.
- Tonni E.P. 1979. Un nuevo anseriforme de sedimentos marinos terciarios de Chubut, Argentina. *El Hornero*, 12, 11-15.

- Vizcaíno S.F., Fariña R.A., y Mazzetta G.V. 1999. Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos. *Acta theriologica*, 44: 309-320.
- Voohries M.R. 1969. Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. Rock Mountain Geology, DOI: 10.2113/gsrocky.8.special_paper_1.1
- Vuilleumier F. 2011a. Birds of North America. Western Region. American Museum of Natural History.
- Vuilleumier F. 2011b. Birds of North America. Easter Region. American Museum of Natural History.
- Wake D.B., Wake M.H., Specht C.D. 2011. Homoplasy: from detecting pattern to determining process and mechanism of evolution. *Science* 331, 1032–1035.
- Wall W.P. 1983. The correlation between high limb–bone density and aquatic habits in recent mammals. *Journal of Paleontology*, 57, 197-207.
- Watanabe J. 2017. Quantitative discrimination of flightlessness in fossil Anatidae from skeletal proportions. *The auk: ornithological advances*, 134 (3): 672-695.
- Watanabe J., y Matsuoka H. 2015. Flightless diving duck (Aves, Anatidae) from the Pleistocene of Shiriya, northeast Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*. DOI: 10.1080/02724634.2014.994745
- Wetmore A. 1926. Fossil birds from the Green River deposits of Eastern Utah. *Annals of the Carnegie Museum* 16: 391-342.
- Williams M. 2015. Size and flight capability of *Anas chathamica*, an extinct duck from Chatham Island, New Zealand. *Wildfowl* 65: 75-99.
- Wings O. 2007. A review of gastrolith function with implications for fossil vertebrates and a revised classification. *Acta Palaeontologica Polonica* 52(1): 1-16.
- Woolfenden G. E. 1961. Postcranial osteology of the waterfowl. *Bull. Fla State Mus. Biol. Sci.* 6: 1-129.
- Worthy T.H. 2008. [Tertiary fossil waterfowl (Aves: Anseriformes) of Australia and New Zealand] Tesis doctoral. University of Adelaide.

- Worthy T.H. 2009. Descriptions and phylogenetic relationships of two new genera and four new species of Oligo-Miocene waterfowl (Aves: Anatidae) from Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156, 411-454.
- Worthy T.H., Degrangé F.J., Handley D., y Lee, M.S.Y. 2017. The evolution of giant flightless birds and novel phylogenetic relationships for extinct fowl (Aves, Galloanseres). *Royal Society Open Science*, 4: 170975.
- Worthy T.H., Holdaway R., Sorenson M. y Cooper A. 1997. Description of the first complete skeleton of the extinct New Zealand goose *Cnemiornis calcitrans* (Aves: Anatidae), and a reassessment of the relationships of *Cnemiornis*. *Journal of Zoology*, 243: 695-723.
- Worthy T.H., Mitri M., Handley W.D., Lee M.S.Y., Anderson A., y Sand C. 2016. Osteology Supports a Stem-Galliform Affinity for the Giant Extinct Flightless Bird *Sylviornis neocaledoniae* (Sylviornithidae, Galloanseres). *PLoS ONE*, 11(3): e0150871. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150871>
- Worthy T.H., y Lee M.S.Y. 2008. Affinities of Miocene (19–16 Ma) waterfowl (Anatidae: *Manuherikia*, *Dunstanetta* and *Miotadorna*) from the St Bathans Fauna, New Zealand. *Palaeontology* 51, 677-708.
- Zeffer A. y Norberg U.M. 2003. Leg morphology and locomotion in birds: requirements for force and speed during ankle flexion. *Journal of Experimental Biology*, 206: 1085-1097.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., y Fink W.L. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologist: a Primer*. Elsevier Academic Press, New York and London, 437p.
- Zelenkov N.V. 2011. Diving ducks from the middle Miocene of western Mongolia. *Paleontological Journal*, 45, 191-199.
- Zimmer R., Erdtmann B., Thomas W.K., y Quinn T.W. 1994. Phylogenetic Analysis of the *Coscoroba coscoroba* Using Mitochondrial srRNA Gene Sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 3: 85-91.