

NOTA PALEONTOLÓGICA

TAMAÑO Y ESTIMACIÓN DE LA MASA CORPORAL EN *PROCARIAMA SIMPLEX* ROVERETO, 1914 (AVES: PHORUSRHACIDAE: PSILOPTERINAE)



RAÚL IGNACIO VEZZOSI

Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción de Diamante-CONICET, Materi y España s/n, 3105 Diamante, Entre Ríos, Argentina. vezzosiraul@gmail.com

Resumen. La masa corporal de ejemplares de aves fósiles puede ser estimada mediante comparaciones con las formas actuales, teniendo en cuenta que las medidas del fémur, el tibiotarso y el tarsometatarso son indicadoras del peso del animal. Estos huesos representarían una relación directa con la masa corporal, ya que proveen en distinto grado el sostén del cuerpo. En esta contribución, se calcula la masa corporal de ejemplares asignados a *Procariama simplex* Rovereto provenientes del Mioceno superior de Argentina, utilizando dos estimativos diferentes. El primero asume que existe similitud geométrica entre un ave fósil, cuya masa se pretende estimar, y una forma viviente análoga como *Cariama cristata* Linnaeus. El segundo modelo, más adecuado para su aplicación en aves, considera la influencia del tamaño o de la masa corporal sobre la forma y la función del esqueleto. Se basa en considerar la relación logarítmica entre la masa corporal y la circunferencia mínima de la diáfisis de los elementos del miembro posterior, implicados más específicamente en el sostén de un ave. Ambos modelos, aplicados sobre el material de estudio, reflejan valores estimados entre 10 y 13 kg para *Procariama simplex*, superando estimaciones previas efectuadas en este taxón, asemejándose en proporciones de tamaño (masa) a un ñandú patagónico de la especie *Pterocnemia pennata* d'Orbigny. Si bien esta especie de Rheidae no se encuentra emparentada filogenéticamente con los Phorusrhacidae, comparten el morfotipo de poseer miembros posteriores largos y aptos para la carrera.

Palabras clave. *Procariama simplex*. Ecomorfología. Tamaño corporal. Masa corporal.

Abstract. SIZE AND BODY MASS IN *PROCARIAMA SIMPLEX* ROVERETO, 1914 (AVES: PHORUSRHACIDAE: PSILOPTERINAE). Body-mass of fossil birds can be estimated using comparisons with extant birds, taking into account that the measures of hindlimbs are indicators of body weight. Hindlimb bones (femur, tibiotarsus, and tarsometatarsus) would represent a direct relationship with body mass, because they provide, in different degrees, the support of the body. In this contribution, the body-mass of fossil specimens of *Procariama simplex* Rovereto from the Miocene of Argentina is calculated using two different estimates. The first model assumes that there is geometric similarity between fossil and analogous extant birds, in this case between *Procariama simplex* and its analogous *Cariama cristata* Linnaeus. The second model, more used in birds, considers the influence of the size or body-mass on the form and function of the skeleton. It considers the logarithmic relationship between body-mass and the minimum circumference of the shaft of the hindlimb elements involved in the support of a bird. Both models estimate values between 10 and 13 kg for *Procariama simplex*, higher than previous estimates. These values resemble in size (mass) those of a Patagonian rhea *Pterocnemia pennata* d'Orbigny. Although this Rheidae is not related phylogenetically to Phorusrhacidae, they share the same morphotype with long hindlimbs, suitable for running.

Key words. *Procariama simplex*. Ecomorphology. Body size. Body-mass.

PROCARIAMA SIMPLEX Rovereto, 1914, forma parte del linaje de depredadores cursoriales avianos conocidos comúnmente con el nombre de fororracos (Familia Phorusrhacidae). Al presentar una reducción en sus miembros anteriores y mayor desarrollo en los posteriores, se considera un ave ágil para el desplazamiento por tierra, con buena habilidad para la carrera y nula capacidad de vuelo (Vezzosi, 2012). Comparando las dimensiones de sus miembros con otros fororracos de mediana talla (Phorusrhacidae: Psilopterinae), esta especie rivaliza en proporciones de tamaño con la mayoría de los psilopterinos conocidos (Vezzosi, 2007, p. 64–67, tab. 1–4).

La estimación de la masa corporal aplicada a un organismo es considerada una medida útil y común para cuantificar el tamaño corporal en proporciones de masa (Rising y Somers, 1989), siendo la base de cualquier estudio biomecánico y morfofuncional (Biewener, 2005). El objetivo de la presente contribución es realizar estimaciones de masa corporal sobre la base de nuevos materiales asignados a *P. simplex* provenientes de sedimentos de edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de diferentes localidades fosilíferas de Argentina (Vezzosi, 2012) y confrontar las predicciones de tamaño, forma y habilidad para el desplazamiento por tie-

rra con las de representantes de la Subfamilia Psilopterinae (Alvarenga y Höfling, 2003). De esta manera, se utilizaron modelos predictivos que reflejan proporciones de tamaño en aves actuales para evaluar las proporciones de tamaño, habilidad cursorial y masa corporal en especies fósiles.

MATERIALES Y MÉTODOS

Abreviaturas institucionales. **FMNH**, Field Museum of Natural History, Chicago, EEUU; **IGMJ**, Instituto de Geología y Minería de San Salvador de Jujuy, Colección Peirano, provincia de Jujuy, Argentina; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; **MFA**, Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino”, provincia de Santa Fe, Argentina; **MLP**, Museo de La Plata, colección del Departamento Científico de Paleontología de Vertebrados, La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina; **MMP**, Museo Municipal de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”, provincia de Buenos Aires, Argentina; **MNH**, Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, Uruguay; **MPM-PV**, Museo Regional Provincial Padre Manuel Jesús Molina, Río Gallegos, provincia de Santa Cruz, Argentina; **MUFyCA**, Museo “Florentino y Carlos Ameghino”, Facultad de Ciencias Exactas, Ingeniería y Agrimensura, Universidad Nacional de Rosario, provincia de Santa Fe, Argentina.

Abreviaturas dimensionales. **AT**, ancho transversal máximo de la epífisis distal del tarsometatarso, tomado entre los bordes laterales de las trócleas 2 y 4; **C**, ancho proximal de la tróclea 3 a nivel de los surcos intertrocleares; **cv**, coeficiente de variación; **de**, desvío estándar; **E**, ancho de la tróclea 3; **gl**, grados de libertad; **H**, valor estadístico de la prueba de Kruskal Wallis; **Máx.**, valor máximo; **Me**, mediana; **Mín.**, valor mínimo; **n**, número de muestras.

Los huesos utilizados para la aplicación de los modelos de estimación de masa corporal y de proporciones de habilidad cursorial, que se mencionan a continuación, corresponden a los miembros posteriores de ejemplares asignados al

fororrácido *Procariama simplex* (Vezzosi, 2012). Se consideraron para este estudio únicamente los materiales postcraneos homólogos: MMP-990, MACN-8225 (holotipo), MACN-6939, FMNH-14525, MUFyCA-456 e IGMJ s/n (Tab. 1). En las comparaciones morfométricas se utilizaron las medidas de huesos homólogos de especímenes de otros Psilopterinae y de Cariamidae, morfológicamente similares y cercanos filogenéticamente (Alvarenga *et al.*, 2011), extraídas de Vezzosi (2007). Estos materiales, depositados en las distintas instituciones anteriormente mencionadas, son: Phorusrhacidae indet., MNHN-1736; *Psilopterus bachmanni* (Moreno y Mercerat, 1891), MLP-187; *P. lemoinei* (Moreno y Mercerat, 1891), MPM-PV-3650; *P. affinis* (Ameghino, 1899), MACN-A-52-184; *P. colzeca* Tonni y Tambussi, 1988, MLP-76-VI-12-2, holotipo; *Chunga incerta* Tonni, 1974, MLP 71-VII-5-1, holotipo, MLP-71-VII-5-3; *Ch. burmeisteri* Hartlaub, 1860, MLP-535; *Cariama cristata* Linnaeus, 1766, MLP-533; *Cariama santacruzensis* Noriega, Vizcaíno y Bargo, 2009, MPM-PV 3511; y *Rhea americana* (Linnaeus, 1758), MLP-876, MLP-877, MLP-897, MLP-878, MLP-879, MLP-880, MLP-881.

Las metodologías empleadas para estimaciones de masas corporales en aves suelen utilizar medidas y proporciones de las extremidades (Martin y Mengel, 1975; Prange *et al.*, 1979; Campbell y Marcus, 1992). Estableciendo que partes homólogas, en este caso el tarsometatarso de *Procariama simplex* y el de su especie análoga actual *Cariama cristata*, son proporcionales en sus dimensiones lineales, su superficie aumentará al cuadrado y el volumen lo hará al cubo (Rinderknecht y Noriega, 2002). De esta manera, asumiendo la existencia de similitud geométrica entre aves, tanto fósiles como formas análogas vivientes, aunque estos taxones presenten diferencias en tamaños (Rinderknecht y Noriega, 2002), el primer modelo propuesto plantea: $M_f/M_a = (L_f/L_a)^3$, donde M_f es la masa del fósil, M_a la masa del espécimen actual, L_f la longitud medida sobre el fósil (en este trabajo AT) y L_a la misma longitud medida sobre el espécimen actual, por lo

TABLA 1 - Estimaciones de la masa corporal (kg) de *Procariama simplex* utilizando los diferentes modelos/ body mass estimation (kg) in *Procariama simplex* using different models.

Modelo	Hueso	MACN 8225	MACN 6939	MMP 990	MUFyCA 456	FMNH 14525	IGMJ s/n
Modelo 1	Fémur	9,09	5,66			9,71	6,56
Modelo 1	Tibiotarso	8,46	9,3			9,62	7,64
Modelo 1	Tarsometatarso	8,49	8,68	15,86		10,02	17,02
Modelo 2	Fémur	11,5	10,09		10,55	11,53	8,3
Modelo 2	Tibiotarso	14,55	11,98	15,94	15,94	16,04	12,88

que la masa del espécimen fósil será: $M_f = (L_f/L_a)^3 \times M_a$.

Por lo tanto, en relación a la similitud geométrica de los miembros implicados en el estudio, la masa de *P. simplex* será proporcional a la relación matemática entre el cociente de los AT elevados al cubo y multiplicado por la masa del taxón homólogo, en este caso *Cariama cristata*.

Anderson *et al.* (1985) establecieron que la circunferencia y la sección de los huesos de los miembros de vertebrados terrestres se encuentran correlacionadas con la masa corporal. Asimismo, bajo este precepto, Campbell y Marcus (1992) elaboraron un modelo complejo, más adecuado y utilizado para su aplicación en aves (*i.e.*, Noriega, 2001; Alvarenga y Höfling, 2003; Degrange y Tambussi, 2011), que considera la influencia del tamaño corporal sobre la forma y la función del esqueleto, asumiendo que el diámetro de la extremidad posterior se encuentra en relación con la masa corporal, debido a que los huesos implicados (*i.e.*, fémur y tibiotarso) son los encargados del soporte corporal. Así, la relación logarítmica entre la masa corporal y la circunferencia mínima de la diáfisis de los elementos implicados específicamente en el sostén de un ave será: $\text{Log}_{10}(M_z)/\text{log}_{10}(Ct_z) = \text{log}_{10}(M_f)/\text{log}_{10}(Ct_f)$, donde M_z y Ct_z son la masa y la circunferencia del tibiotarso (o fémur) de las aves zancudas actuales ("*long-legged birds*" *sensu* Campbell y Marcus, 1992) y M_f y Ct_f son, respectivamente, la masa y la circunferencia de la diáfisis del fémur (o tibiotarso) del fósil (*Procariama simplex*).

Para resumir esta ecuación a una única incógnita se

utilizan como datos adicionales los correspondientes al subgrupo de los "zancudos" (Campbell y Marcus, 1992, p. 397, tab. 1), integrado por Struthionidae, Rheidae, Phoenicopteridae, Plataleidae, Ardeidae, Cochleariidae, Scopidae, Ciconiidae, Rallidae, Gruidae, Aramididae, Otidae y Burhinidae. Dicho subgrupo es considerado el más cercano a *Procariama simplex* por su morfotipo.

La aptitud para correr en aves cursoriales se encuentra en una relación de proporciones entre las dimensiones del tarsometatarso y el tibiotarso (Alvarenga y Höfling, 2003, p. 60); el tarsometatarso está fuertemente influenciado por el hábito de un ave, pues no sólo provee el soporte del animal, sino que además cumple una función en la locomoción (Campbell y Marcus, 1992). Por lo tanto, para testear la presencia de habilidad cursorial en *Procariama simplex* y otros Psilopterinae, se realizaron comparaciones morfológicas y de proporciones métricas entre los miembros posteriores de *P. simplex*, *Cariama cristata*, *Chunga burmeisteri* y morfotipos no emparentados filogenéticamente (Rheidae). Para obtener la aptitud para correr, se siguieron los criterios metodológicos definidos en Alvarenga y Höfling (2003). Se emplearon análisis estadísticos cuantitativos no paramétricos (Kruskal y Wallis, 1952) con el programa INFOSTAT versión 1.1, para comprobar proporciones de tamaño y forma entre las variables métricas previamente establecidas. Se utilizaron como base las tablas de datos métricos de miembros posteriores elaboradas por Vezzosi (2012). Las medidas

TABLA 2 - Comparación de la masa corporal estimada en Psilopterinae y Cariamidae/ body mass comparisons within Psilopterinae and Cariamidae.

Taxón	Masa promedio (kg)	Mín.	Máx.	de	n	Aptitud para correr (%)
<i>Procariama simplex</i>	9,70 (a)	5,66	17,02	3,25	13	77,04 (c)
<i>Procariama simplex</i>	12,66 (b)	8,30	16,04	2,64	11	
<i>Psilopterus colzecus</i>	7,8 (a)				1	
<i>Psilopterus colzecus</i>	10,24 (b)					
<i>Psilopterus lemoinei</i>	8,45	8	9	0,5	2 ¹	75,26 (c)
<i>Psilopterus bachmanni</i>	9 (a)	7,32	12,18	2,43	2	74,38 (c)
<i>Psilopterus afinis</i>	9,92				1	
<i>Chunga incerta</i>	1,95				1	
<i>Chunga burmeisteri</i>	1,2 ³					80,86 (c)
<i>Cariama cristata</i>	1,5 - 2 ³⁻⁴					90,28 (c)
<i>Pterocnemia pennata</i>	15 - 25 ²					
<i>Rhea americana</i>	17,35	10,5	22	3,76	7 ⁵	94,28 (c)

Datos de/ data from ¹Degrange y Tambussi (2011), ²Folch (1992), ³Gonzaga (1996), ⁴Dunning (2008) y ⁵Picasso (2010). a, masa estimada por modelo 1/ mass estimation from model 1; b, masa estimada por modelo 2 (Campbell y Marcus, 1992)/ mass estimation from model 2; c, valores estimados mediante la metodología de Alvarenga y Höfling (2003)/ estimation from Alvarenga and Höfling (2003).

de los miembros posteriores (fémur, tibiotarso y tarsometatarso) y las masas estimadas de ejemplares adultos de *Rhea americana* provienen de Picasso (2010). Los valores de masa corporal de *Pterocnemia pennata* (d'Orbigny, 1834) provienen de Folch (1992); los de *Cariama cristata* provienen de Gonzaga (1996) y Dunning (2008). Se tuvo en cuenta únicamente a *C. cristata* como análogo viviente, para los análisis de estimaciones de masa corporal, por considerarse el representante actual de América del Sur que presenta mayores afinidades filogenéticas compartidas con los taxones fósiles de la Familia Phorusrhacidae en base a los análisis filogenéticos recientemente elaborados por Alvarenga *et al.* (2010).

Se utilizó el análisis discriminante (AD) en los elementos óseos del esqueleto apendicular del miembro posterior de las aves estudiadas para establecer probabilísticas de una unidad de análisis (*i.e.*, materiales fósiles) a grupos taxonómicos establecidos *a priori* a través de funciones de discriminación (Fisher, 1936; Carvajal *et al.*, 2004) y testear los especímenes presentes en cada grupo. Se consideraron como grupos las especies de Psilopterinae y Cariamidae empleadas en las comparaciones morfológicas y como unidad de análisis los restos fósiles homólogos de los materiales analizados. El AD puede predecir si los restos de *Procariama simplex* conforman un grupo único y sólido, y si se separan del resto de los representantes Cariamidae y Psilopterinae comparados, tomando como unidades de análisis las comparaciones morfológicas, los grupos taxonómicos y las dimensiones métricas de cada elemento óseo considerado en los análisis. En este caso, como se trata de ejemplares incompletos, se optó por

considerar aquellos elementos óseos homólogos, tibiotarso y tarsometatarso, a los cuales se les pudo seleccionar las variables métricas establecidas previamente en Vezzosi (2012). El AD parte de una base de datos de n individuos (*e.g.*, MACN 8225, MMP 990) a los cuales se les establecen p variables cuantitativas independientes (*e.g.*, ancho de la tróclea 3) que actúan como perfil de características de cada uno de ellos. Una variable cualitativa adicional (*e.g.*, especie, familia) define el grupo al que pertenece cada material fósil de estudio. La base de datos es una tabla $nx(p+1)$ en que cada caso figura con un perfil y una asignación a un grupo. A partir de la misma se obtiene un modelo matemático discriminante contra el cual será contrastado el perfil de los materiales analizados o bien de nuevos materiales cuyo grupo se desconoce (*i.e.*, MNHN 1736), para que en función de un resultado numérico se asigne al grupo más probable. En este caso, como la clasificación se asigna a dos grupos para el tibiotarso y tres para el tarsometatarso, a partir de k variables (*e.g.*, ancho transversal de la epífisis distal del tibiotarso), solamente se requiere una función discriminante (Fisher, 1936), obtenida como función lineal de k variables explicativas. Las variables consideradas provienen de Vezzosi (2012) (ver Apéndice 1A–C, archivo complementario en línea).

RESULTADOS

Los valores de masa estimados por el primer modelo para *Procariama simplex*, utilizando una masa para *Cariama cristata* de 1,5 kg ($n=3$; $de=0,26$), reflejan un valor promedio de 9,7 kg ($n=13$; $de=3,25$; $cv=33,5\%$). En cambio, al utilizar la medida de la circunferencia de los miembros posteriores y aplicando el segundo modelo, se obtiene un valor promedio de 12,66 kg ($n=11$; $de=2,64$; $cv=20,85\%$) (Tab. 2).

Al discriminar por modelo y considerando cada elemento óseo en particular como variable de clasificación (Tab. 3), se comprobó la presencia de diferencia significativa en la utilización de la circunferencia del fémur y/o tibiotarso en el segundo estimador ($gl=1$; $H=7,5$; $p=0,0043$). Si bien en el primer modelo no se identificaron diferencias estadísticamente significativas ($gl=2$; $H=0,91$; $p=0,2099$) al considerar cada elemento óseo, resultaría indistinta la utilización de uno u otro elemento en el análisis de la obtención de la masa corporal para este estimador. No se realizaron comparaciones para el tarsometatarso mediante el empleo del segundo estimador debido a que anatómicamente la sección de la diáfisis no es circular en este elemento óseo en *Procariama simplex* y Psilopterinae comparados (*i.e.*, "... shaft is mode-

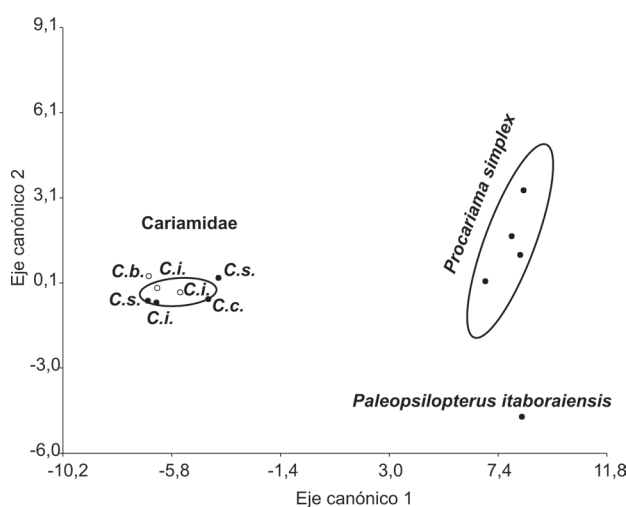


Figura 1. Análisis discriminante multivariado del tibiotarso de representantes Psilopterinae/ linear Discriminant Analysis of the tibiotarsus of Psilopterinae. **C.b.**, *Chunga burmeisteri*; **C.c.**, *Cariama cristata*; **C.i.**, *Chunga incerta*; **C.s.**, *Cariama santacrucensis*.

rately slender with a subquadrangular midsection...” Vezzosi, 2012). Más aún, el modelo presentado por Campbell y Marcus (1992) es aplicable únicamente para los elementos fémur y tibiotarso.

Al considerar como criterio de clasificación en el análisis de la varianza (Kruskal y Wallis, 1952) la circunferencia de la diáfisis de los elementos óseos (*i.e.*, fémur y tibiotarso) de los ejemplares implicados para las masas obtenidas, se identificó la presencia de diferencia significativa importante entre ambos modelos propuestos ($H=8,34$; $gl=3$; $p=0,0393$), pero las estimaciones en el fémur presentaron una dispersión significativa de la muestra en relación con el valor medio encontrado ($de=1,95$) (Apéndice 1A, archivo complementario en línea) y esto puede deberse al mínimo número de ejemplares fósiles analizados ($n=4$). Por otro lado, admitiendo cada hueso como único criterio de clasificación (*i.e.*, fémur o tibiotarso), el análisis de la varianza presentó diferencias significativas únicamente en el elemento fémur ($H=5,14$; $gl=1$; $p=0,0242$).

El análisis discriminante multivariado (AD) aplicado al tibiotarso explicó el 92,51% de la variación entre los grupos en el eje canónico 1 (Fig. 1). La variable AT, de la función canónica (método por covarianzas), se presentó como la más importante para la discriminación entre grupos con un coeficiente positivo (1,58), desplazando y ubicando a los ejemplares de *P. simplex* en la región derecha de la gráfica y distantes del resto de los taxones analizados. Los centroides en el espacio discriminante mostraron que el grupo de *P. simplex* (eje 1 = 7,38; eje 2 = 1,76) se opone a los representantes cariamidos actuales y fósiles utilizados en el análisis (eje 1 = -5,71; eje 2 = -0,19), indicando que las diferencias en el ancho distal del tibiotarso permiten discriminar observaciones en el grupo de *Procariama* en relación a los otros. El eje canónico 2 presentó diferencias similares, pero la variación de los grupos está explicada en una pequeña proporción, 7,49%. Por último, la tabla de clasificación cruzada presentó una buena clasificación para todos los ejemplares de *P. simplex* (tasa de error 0%) comprendidos dentro del 95% de la elipse de confianza (Apéndice 1B, archivo complementario en línea).

La aplicación del AD en el tarsometatarso permitió observar diferencias entre los grupos, al igual que el análisis de componentes principales (ACP) previamente desarrollado (Vezzosi, 2012), separando claramente los ejemplares de *P. simplex* del resto de las especies de *Psilopterus* y *Cariamidae* (Fig. 2). En este análisis, el 90,6 % de la variación fue explicado por el primer eje. Las variables C y E arrojaron un

coeficiente positivo de 0,72 en la discriminación de grupos para el primer eje, superando al resto de las variables involucradas en el análisis discriminante. En cambio, en el segundo (8,78%), la longitud de la tróclea 3 resultó ser la variable con mayor coeficiente (1,96). Los centroides de cada grupo, en el espacio discriminante, separaron nuevamente a *P. simplex* (eje 1 = 3,95; eje 2 = -0,63) de *Psilopterus* (eje 1 = -0,69; eje 2 = 2,06), así como de *Chunga* y *Cariama* (eje 1 = -6,71; eje 2 = -0,75). La tabla de clasificación cruzada (Apéndice 1C, archivo complementario en línea) para el tarsometatarso presentó una tasa de error de 0% para los tres grupos definidos *a priori*, pero el ejemplar de *Cariama cristata* (MLP-533) no fue asignado por el análisis, aunque se posicionó dentro de la elipse de confianza (95%) de los *Cariamidae*. Es importante notar que en este último AD se reconoce al ejemplar indeterminado MNHN-1736 (tarsometatarso) en relación con los ejemplares de *P. simplex*, ubicándose dentro de este grupo (Fig. 2)

DISCUSIÓN

Los valores de masa corporal encontrados y comparados entre los diferentes ejemplares de *Procariama simplex* y los demás taxones testeados, junto a los análisis estadísticos, sugieren que el segundo modelo propuesto presentaría una mejor estimación (Tab. 1), si bien ambos modelos, aplicados sobre las extremidades posteriores, aportaron valores comprendidos entre 10 y 13 kg para *Procariama simplex*. Al promediar las diferentes masas, se obtuvo que *P. simplex*

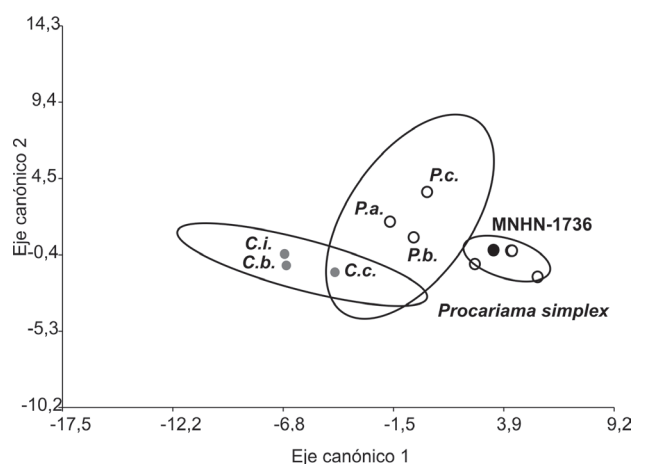


Figura 2. Análisis Discriminante del tarsometatarso de representantes *Psilopterinae*/ Discriminant Analysis of the tarsometatarsus of *Psilopterinae*. C.c., *Cariama cristata*; C.b., *Chunga burmeisteri*; C.i., *Chunga incerta*; C.s., *Cariama santacruensis*; P.a., *Psilopterus affinis*; P.b., *Psilopterus bachmanni*; P.c., *Psilopterus colzicus*; círculo negro, ejemplar uruguayo/ black circle, Uruguayan specimen.

presentaría en promedio unos 12 kg, superando en 3–5 kg las estimaciones previamente obtenidas para la misma especie (Alvarenga y Höfling, 2003; Degrange y Tambussi, 2011). Este valor equivale a aproximadamente dos veces la masa inferida para *Psilopterus bachmanni*, *P. lemoinei* y *P. affinis* (Tab. 2).

Al reanalizar las estimaciones de masa corporal en esta contribución se comprobó que los datos previamente obtenidos (7 kg en Alvarenga y Höfling, 2003; 9,48 kg en Degrange y Tambussi, 2011) provienen del resultado de una muestra muy baja ($n=1$ en ambos casos). Más aún, los ejemplares que analizan Degrange y Tambussi (2011) sobre la muestra de *Procariama simplex* (FMNH-14375, porción superior de pico, una vértebra, extremo proximal de húmero; FMNH-14353, calco del cerebro, cráneo, vértebras) corresponden a elementos óseos craneales y del esqueleto axial, por lo que resultan ser partes no homólogas si se las pretenden utilizar como elementos de análisis en los estimadores aquí presentados. Al comparar y recalcular los resultados de masa corporal previos derivados mediante el estimador de Campbell y Marcus (1992) con los obtenidos en este análisis, se comprueba que los mismos se encontrarían dentro del rango de variación establecido para *P. simplex*, ubicándose dentro de los valores mínimos de masa corporal obtenidos.

Por otro lado, los análisis morfométricos demostraron que los ejemplares de *P. simplex* presentan dimensiones en tamaño mayores que el resto de los psilopterinos y cariámidos. Los análisis discriminantes multivariados, utilizando medidas métricas para el fémur, el tibiotarso y el tarsometatarso (Vezzosi, 2007), junto al ACP aplicado en el tarsometatarso (Vezzosi, 2012), permiten reforzar estas observaciones agrupando a los ejemplares de *Procariama simplex* distantes de otros psilopterinos (e.g., *Paleopsilopterus itaboraiensis*) y cariámidos fósiles y vivientes.

El análisis de la varianza arrojó diferencias significativas

al discriminar por elemento óseo en las estimaciones según el segundo modelo, pero no fue así al considerar cada hueso como criterio de clasificación (fémur, tibiotarso y tarsometatarso) en el primer modelo, demostrando la no existencia de variabilidad dentro de la muestra considerada; es decir que resultaría indistinto utilizar cualquier hueso del miembro posterior para estimar la masa corporal en *Procariama simplex*, considerando el principio de similitud geométrica entre los taxones analizados. Es importante resaltar que el tarsometatarso arrojó valores de desviación estándar altos en la muestra ($n=5$; $de=4,1$), lo cual se podría reanalizar con nuevos ejemplares fósiles y testear la dispersión encontrada en este elemento óseo.

El estudio realizado por Vezzosi (2007) comparó las proporciones de los miembros anteriores y posteriores de taxones psilopterinos con *P. simplex* y se observó que las dimensiones métricas del ejemplar MMP 990 eran relativamente superiores al resto de los fósiles asignados a esta especie (FMNH-14525, MACN-8225, MACN-6939, MUFyCA-456). Estas variaciones detectadas en distintos ejemplares de *P. simplex* serían coincidentes con la existencia de variación intraespecífica y/o dimorfismo sexual presentes en aves rapaces (Snyder y Wiley, 1976; Thiollay, 1994; Dunning, 2008), vultúridos (König, 1982), seriemas actuales (Alvarenga y Höfling, 2003) y otras aves cursoriales (Davies, 1967; Maloney, 1992). Asimismo, en ejemplares de *Cariama cristata* (MFA-198, MFA-798, MFA-1874, MFA-1875, MFA-1876) y *Chunga burmeisteri* (MFA-1475, MFA-1482) provenientes de colecciones nacionales, se detectó una variación en el tamaño y la forma de los individuos, incluso entre individuos de una misma especie provenientes de la misma localidad (i.e., *Chunga burmeisteri*).

Al comparar los valores de masa corporal estimados en *P. simplex* con aquellos de aves vivientes no emparentadas filogenéticamente con los Phorusrhacidae, pero que sí com-

TABLA 3 - Estimaciones de masa corporal en cada hueso/ body-mass estimation in bones.

Modelo	hueso	n	Media	de	Me	gl	H	p
Modelo 1	Fémur	4	7,76	1,95	7,83	2	0,91	0,2099
Modelo 1	Tibiotarso	4	8,76	0,89	8,88			
Modelo 1	Tarsometatarso	5	12,01	4,1	10,02			
Modelo1*	Fémur	7	10,35	1,38	10,56	1	0,86	0,3485
Modelo1*	Tibiotarso	6	10,74	1,59	11,35			
Modelo 2	Fémur	5	10,39	1,32	10,55	1	7,5	0,0043
Modelo 2	Tibiotarso	6	14,56	1,76	15,25			

* Considerando la circunferencia de los miembros implicados/ considering the circumference of bones.

parten el morfotipo de poseer miembros posteriores largos y aptos para correr (Rheidae), se observa que dicha masa se encuentra en el rango del ñandú patagónico actual *Pteronemia pennata*.

La correlación entre la masa corporal y la función locomotora de los miembros implicados en el vuelo o en el desplazamiento por tierra resulta evidente en las aves (Campbell y Marcus, 1992; Pennycuik, 2008). De esta manera, aves de grandes dimensiones y masas, comprendidas en un umbral de 12–16 kg (Pennycuik, 1989, 2008), tenderían a pasar mayor tiempo en tierra que en vuelo, a excepción de los albatros, petreles, planeadores y vulturidos que suelen utilizar corrientes de aire para mantenerse en vuelo (Zeffer *et al.*, 2003; Pennycuik, 2008). Este umbral de masa establece que, por encima de esos valores, un ave no podría levantar vuelo. Las comparaciones entre los miembros posteriores y las masas obtenidas aquí revelan que *P. simplex* se encuentra en el umbral impuesto por este diseño.

De esta manera, la masa encontrada para *Procariama simplex* estaría condicionando su capacidad para volar, conformando un ave apta para el desplazamiento por tierra con buena actitud en la carrera y sin habilidad para volar, coincidiendo con las hipótesis previamente plasmadas para los psilopterinos (Alvarenga y Höfling, 2003). Así mismo, las comparaciones entre los miembros posteriores establecieron claramente que *P. simplex* poseía aptitudes para correr y podía claramente desplazarse por tierra como un ave cursorial.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al personal encargado de las siguientes instituciones: FMNH, IGMJ, MACN, MFA, MLP, MMP, MNHN, MPM, MUFyCA, PVL, por garantizar el acceso a los especímenes estudiados. Se agradece a A. Rinderknecht y W. Jones por el envío de fotografías del ejemplar uruguayo y a A. Carlini por las fotos del ejemplar del Museo de Chicago. A J. Noriega por revisar críticamente una versión preliminar de este manuscrito. T. Portelinha e Y. Prieto aportaron sugerencias y comentarios útiles para enriquecer la discusión de los análisis estadísticos.

BIBLIOGRAFÍA

- Alvarenga, H.M.F. y Höfling, E. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). *Papéis Avulsos de Zoologia* 43: 55–91.
- Alvarenga, H.M.F., Jones, W. y Rinderknecht, A. 2010. The youngest record of Phorusrhacidae birds (Aves: Phorusrhacidae) from the late Pleistocene of Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 256: 229–234.
- Alvarenga, H.M.F., Chiappe, L. y Bertelli, S. 2011. Phorusrhacids: The terror birds. En: G. Dyke y G. Kaiser (Eds.), *Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds*. Wiley, Hoboken, p. 187–208.
- Ameghino, F. 1899. *Sinopsis geológico-paleontológica. Suplemento (adiciones y correcciones)*. Imprenta La Libertad, La Plata, p. 1–13.
- 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.
- Biewener, A.A. 2005. Biomechanical consequences of scaling. *Journal of Experimental Biology* 208: 1665–1676.
- Campbell, 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.
- Carvajal, P., Trejos, A. y Soto Mejía, J. 2004. Aplicación del análisis discriminante para explorar la relación entre el examen del ICFES y el rendimiento en álgebra lineal de los estudiantes de Ingeniería de la UTP en el período 2001–2003. *Scientia et Technica* 25: 191–196.
- Davies, S.J.J.F. 1967. Sexual dimorphism in the emu. *Emu* 67: 23–26.
- Degrange, F. y Tambussi, C.P. 2011. Re-examination of *Psilopterus lemoinei* (Aves: Phorusrhacidae), a late early Miocene little terror bird from Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 1080–1092.
- D'Orbigny, A. 1834. *Les oiseaux de l'Amérique: Voyage dans l'Amérique Méridionale (1827–1835)*, París, libro 2, itin. 67, nota 2.
- Dunning, J.B., Jr. 2008. *CRC Handbook of avian body masses*. 2ª edición. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Ratón, Londres y Nueva York, 655 p.
- Fisher, R.A. 1936. The use of multiple measurements in taxonomy problems. *Annals of Eugenics* 7: 179–188.
- Folch, A. 1992. Family Rheidae (Rheas). En: J. Del Hoyo, A. Elliott y J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World*, v. 1 *Ostrich to Ducks*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 84–89.
- Gonzaga, L.P. 1996. Family Cariamidae (Seriemas). En: J. Del Hoyo, A. Elliott, y J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World*, v. 3 *Hoatzin to Auks*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 24–32.
- Hartlaub, C.J.G. 1860. On a new form of grallatorial bird nearly allied to the cariamia (*Bicholophus cristatus*). *Proceedings of the Zoological Society of London* 28: 334–336.
- König, C. 1982. Zur systematischen Stellung der Neuweltgeier (Cathartidae). *Journal für Ornithologie* 123: 259–267.
- Kruskal, W.H. y Wallis, W.A. 1952. Use of ranks on one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association* 47: 583–621.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae*. 10ª edición. Laurentii Salvii, Estocolmo, 824 p.
- Linnaeus, C. 1766. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I, editio duodecima, reformata*, Laurentii Salvii, Estocolmo, 532 p.
- Maloney, I. 1993. Sexual dimorphism in basal metabolism and body temperature of a large bird, the emu. *Condor* 95: 1034–1037.
- Martin, L.D. y Mengel, R.M. 1975. A new species of anhinga (Anhingidae) from the Upper Pliocene of Nebraska. *The Auk* 92: 137–140.
- Moreno, F.P. 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* 1: 7–71.
- Noriega, J.I. 2001. Body mass estimation and locomotion of the Miocene peleciform bird *Macranhinga*. *Acta Paleontologica Polonica* 46: 247–260.
- Noriega, J.I., Vizcaíno, S.F. y Bargo, M.S. 2009. First record and new species of seriema (Aves: Ralliformes: Cariamidae) from Santacrucian (early-middle Miocene) beds of patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 620–626.
- Pennycuik, C.J. 1989. *Bird Flight Performance*. Oxford University Press, Oxford, 153 p.
- Pennycuik, C.J. 2008. *Modelling the flying bird*. Elsevier, Londres, 496 p.
- Picasso, M.B.J. 2010. [Crecimiento y desarrollo de los componentes óseos y musculares asociados a la locomoción durante la vida postnatal de Rhea americana (Aves: Palaeognathae)]. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 216 p. [Inédita].

- Prange, H.D., Anderson, J.F. y Rahn, H. 1979. Scaling of skeletal mass in birds and mammals. *American Naturalist* 113: 103–122.
- Rinderknecht, A. y Noriega, J.I. 2002. Un nuevo género de Anhingidae (Aves: Pelecaniformes) del Plioceno–Pleistoceno del Uruguay (Formación San José). *Ameghiniana* 39: 183–191.
- Rising, J.D. y Somers, K.M. 1989. The measurement of overall body size in birds. *The Auk* 106: 666–674.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 25: 1–249.
- Snyder, N.F. y Wiley, J.W. 1976. Sexual size dimorphism in hawks and owls of North America. *Ornithological Monographs* 20: 1–96.
- Thiollay, J.M. 1994. Family Accipitridae (eagles and hawks). En: J. del Hoyo, A. Elliott y A. Sargatal (Eds.), *Handbook of the birds of the world*, v. 2 *New World vultures to guineafowl*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 52–205.
- Tonni, E.P. 1974. Un nuevo cariámido (Aves, Gruiformes) del Plioceno superior de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 11: 366–372.
- Tonni, E.P. y Tambussi, C. 1988. Un nuevo Psilopterinae (Aves: Ralliformes) del Mioceno tardío de la Provincia de Buenos Aires, República Argentina. *Ameghiniana* 25: 155–160.
- Vezzosi, R.I. 2007. [*Historia natural y análisis morfológico comparado de las especies de cariámidos (Aves: Ralliformes) vivientes y extintos de Argentina: el caso particular de un ejemplar de Salinas Grandes de Hidalgo*]. Tesis de Grado, Universidad Nacional del Litoral, Facultad de Humanidades y Ciencias, 91 p. Inédita.
- Vezzosi, R.I. 2012. First record of *Procariama simplex* Rovereto, 1914 (Phorusrhacidae, Psilopterinae) in the Cerro Azul Formation (upper Miocene) of La Pampa Province, remarks on its anatomy, palaeogeography and chronological range. *Alcheringa* 36: 1–13, DOI:10.1080/03115518.2011.597657.
- Zeffer, A., Johansson, L.C. y Marmebro, A. 2003. Functional correlation between habitat use and leg morphology in birds (Aves). *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 461–484.

doi: 10.5710/AMGH.v49i3(539)

Recibido: 30 de septiembre de 2011

Aceptado: 30 de enero de 2012