

Crecimiento de la masa muscular del miembro posterior del Ñandu Grande (*Rhea americana*) durante la vida postnatal

Mariana B. J. Picasso¹, Claudia P. Tambussi^{1,2}, María Clelia Mosto^{1,2} y Federico J. Degrange^{1,2}

¹ División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque, s/n, La Plata (B1900FWA), Buenos Aires, Argentina.

E-mail: mpicasso@fcnym.unlp.edu.ar

² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

Enviado en 22 de Julio de 2011. Aceptado en 25 de Diciembre de 2011.

RESUMO: Crescimento da massa muscular do membro posterior da Ema (*Rhea americana*) durante a vida pós-natal. O objetivo deste estudo é caracterizar o crescimento da massa muscular do membro posterior de *Rhea americana* durante diferentes idades do período pós-natal. Foram dissecados e pesados 21 músculos dos membros posteriores em 22 espécimens de várias idades (abarcando exemplares com um mês de vida até adultos). Foi avaliado o desenvolvimento muscular com relação à massa corporal do animal e com respeito às funções de extensão e flexão. A musculatura do membro posterior de *Rhea* apresentou uma elevada porcentagem em relação à massa corporal total durante o crescimento pós-natal. Essa musculatura também se caracteriza pela predominância dos músculos extensores, especialmente aqueles que estendem as articulações tibiotarsus-tarsometatarso e pélvis-fêmur, exceto nos dígitos, onde predominaram os músculos flexores. Essas características parecem refletir desde cedo o compromisso do sistema muscular do membro posterior com uma locomoção especializada em alcançar altas velocidades no solo.

PALAVRAS-CHAVE: Cursorialidade, ontogenia, Palaeognathae, Rheidae, locomoção terrestre.

ABSTRACT: Hindlimb muscle mass growth of the Greater Rhea (*Rhea americana*) during postnatal life. The aim of this work is to characterize the growth of the hindlimb muscle mass of the Greater Rhea *Rhea americana* at different postnatal ages. Twenty-one muscles were dissected and weighed in 22 specimens of various ages (ranging from a month to full adults) to evaluate their proportion in relation to the body mass and their contribution to the extension and flexion functions. The hindlimb muscles of the Greater Rhea accounted for a high percentage of the body weight during the postnatal growth period. Also, they were distinguished by a predominance of the extensor muscles, in particular those that extend the tibiotarsus-tarsometatarsus joint and the pelvis-femur joint, except in the digits where there was a predominance of the flexor muscles. These features seem to reflect, from an early age, the commitment of the hindlimb muscle system to a high-speed terrestrial locomotion.

KEY-WORDS: Cursoriality, ontogeny, Palaeognathae, Rheidae, terrestrial locomotion.

El Ñandú Grande (*Rhea americana*, Rheidae, Palaeognathae) es el ave viviente más grande de América del Sur alcanzando una altura de 1,50 m y un peso de 25 kg (Folch 1992). Desde la década del '90 es una especie de interés económico, cuya cría comercial se está afianzando en América Latina y en otros países del mundo (Martella y Navarro 2006). El Ñandú Grande es estrictamente terrestre, corredor-caminador cuya locomoción depende exclusivamente de los miembros posteriores, pudiendo alcanzar velocidades de hasta 60 km/h (Folch 1992). Esta especialización en la carrera se denomina cursorialidad y está acompañada por rasgos anatómicos típicos: miembros posteriores con gran desarrollo, tibiotarso y tarsometatarso más largos y reducción de dedos. La información acerca de la anatomía del miembro posterior del Ñandú Grande es escasa, en general está

incluida en contextos comparativos con otras Ratitae y básicamente restringida al análisis de los elementos óseos (e.g., Pycraft 1900, Cracraft 1974, Bledsoe 1988). La miología del miembro posterior ha sido abordada en el pasado en unos pocos trabajos (Haugthon 1867, Gadow 1880, Sudilovskaya 1931) cuyas descripciones son poco detalladas. Este panorama cambia con la contribución de Picasso (2010a) quien desarrolla un estudio descriptivo y pormenorizado de la musculatura del miembro posterior de esta especie.

Conocer la relación de la masa de cada músculo del miembro posterior con respecto a la masa corporal constituye una herramienta simple y útil para obtener información sobre el desarrollo y la actividad que los músculos realizan durante la locomoción (Hartman 1961). Aunque su importancia es radical para el

TABLA 1: Músculos estudiados, sus abreviaturas y principales funciones. Los músculos marcados con * fueron seleccionados para calcular las masas y proporciones de las funciones extensoras y flexoras.**TABLE 1:** Muscles studied, their abbreviations, and main functions. The muscles labeled with * were selected to calculate the masses and proportions of flexor and extensor functions.

Músculo	Abreviatura	Acción	Observaciones
Ambiens	am.	incierta	
Caudofemoralis	cf.	extensión CF	
* Extensor digitorum longus	edl.	extensión dígitos	
* Femorotibialis internus, Femorotibialis lateralis, Femorotibialis medialis	ft.	extensión F-TBT	Pesados en conjunto
* Fibularis longus	fl.	extensión TBT-TMT	
* Flexor cruris lateralis, Flexor cruris medialis	fcr.	extensión CF	Pesados en conjunto
* Flexor perforans et perforatus digiti II, flexor perforans et perforatus digiti III, flexor perforatus digiti I, flexor perforatus digiti III, flexor perforatus digiti IV, flexor hallucis longus, flexor digitorum longus	fd.	flexión dígitos	Pesados en conjunto
* Gastrocnemius	gs.	extensión TBT-TMT	
Iliofemoralis externus	iox.	flexión CF	
Iliofemoralis internus	int.	desconocida	
* Iliofibularis	if.	flexión F-TBT	
* Iliotibialis lateralis	ill.	extensión CF	
* Iliotibialis cranialis	ilc.	flexión CF	
Iliotrocantericus caudalis	ic.	extensión CF	
* Iliotrocantericus cranialis	icr.	flexión CF	
Iliotrocantericus medialis	im.	extensión CF	
* Ischiofemoralis	isq.	extensión CF	
Obturatorius lateralis	ol.	incierta	
Obturatorius medialis	om.	aducción	
* Puboischiofemoralis	piq.	extensión CF	
* Tibialis cranialis	tc.	flexión TBT-TMT	

conocimiento de la biología locomotora en las aves, este tipo de información es escasa en la literatura científica (e.g., Hartman 1961, Roberts *et al.* 1998, Hutchinson 2004). La biología locomotora reviste gran interés en la historia evolutiva del grupo debido a que los diversos estilos locomotores de las aves pueden ser interpretados como un cambio morfológico desde un tipo de locomoción dominada por los miembros posteriores en los grupos más basales (e.g., Palaeognathae, Galliformes) a una dominada por los miembros anteriores en aquellos taxones más derivados (e.g., Passeriformes) (Dial 2003).

El objetivo de este trabajo es caracterizar el crecimiento de la masa muscular del miembro posterior del Ñandú Grande durante diferentes edades postnatales y evaluar la relación entre las proporciones de los músculos respecto a la masa corporal del animal en el contexto del estilo locomotor cursorial.

MÉTODOS

Se estudiaron 22 especímenes saludables de *Rhea americana* de edades de un mes (n = 5, sin sexar), tres meses (n = 4, sin sexar), cinco meses (n = 4, sin sexar), ocho meses (n = 2, hembras) y adultos (de 2-3 años de edad, n = 7, cuatro machos y tres hembras). Los ejemplares fueron obtenidos en criaderos de la provincia de Buenos Aires, Argentina cuya actividad de crianza se ajusta a las

regulaciones argentinas establecidas para su cría comercial. En estos criaderos las aves fueron criadas bajo un sistema semiintensivo en el cual son mantenidas en potreros grandes con una alimentación que consiste en pasturas complementadas con alimento balanceado. Los animales fueron sacrificados y la masa corporal fue tomada con balanza digital (0,01 g de precisión y capacidad de 600 g) en las aves de un mes o balanza colgante (500 g precisión y capacidad de 50 kg) en las restantes. Los músculos en fresco de uno de los miembros fueron removidos de sus sitios de origen e inserción y pesados con balanza digital (0,01 g de precisión y capacidad de 600 g). En total se estudiaron 21 músculos y para su identificación se sigue a Picasso (2010a, b). Aquellos músculos que se caracterizan por su íntima relación anatómica y funcional fueron pesados en conjunto (Tabla 1). La terminología utilizada es la propuesta por Vanden Berge y Zweers (1993).

Para cada edad se obtuvieron los siguientes parámetros: (1) la masa corporal promedio, (2) la masa promedio de cada músculo individual y su porcentaje respecto a la masa corporal, (3) la masa muscular total promedio (entendida como la suma de los músculos individuales) y su porcentaje respecto a la masa corporal, (4) la masa promedio de los músculos flexores y extensores en conjunto y por articulación (cintura-fémur, fémur-tibiotarso y tibiotarso-tarsometatarso) y su porcentaje respecto a la masa corporal total. Para ello se seleccionaron aquellos músculos que poseen predominancia de una

TABLA 2: Masa promedio (g) y porcentaje (%) de cada músculo respecto de la masa corporal. 1 m: 1 mes, 3 m: 3 meses, 5 m: 5 meses, 8 m: 8 meses, ad: adultos. Abreviaturas de los músculos (m.) en Tabla 1.

TABLE 2: Average mass (g) and percentage (%) of each muscle with respect to body mass. 1 m: 1 month, 3 m: 3 months, 5 m: 5 months, 8 m: 8 months, ad: adults. Abbreviations of muscles (m.) as in Table 1.

1 m			3 m			5 m			8 m			ad		
m.	masa	%	m.	masa	%	m.	masa	%	m.	Masa	%	m.	masa	%
gs.	8,04	1,54	gs.	56,80	1,75	gs.	118,78	2,50	gs.	200,79	2,77	gs.	496,36	2,80
ft.	5,72	1,10	ft.	43,69	1,34	ill.	90,33	1,90	ill.	175,44	2,42	ill.	401,97	2,26
ill.	3,95	0,76	ill.	38,64	1,19	ft.	85,17	1,79	ft.	139,41	1,92	ft.	310,34	1,75
if.	3,84	0,74	if.	28,88	0,89	if.	61,87	1,30	fcr.	95,02	1,31	if.	260,06	1,46
fd.	3,68	0,71	fd.	23,00	0,71	fl.	51,37	1,08	if.	85,89	1,18	fcr.	231,95	1,31
fcr.	3,31	0,63	fcr.	19,99	0,62	fcr.	49,41	1,04	fl.	76,31	1,05	fl.	216,71	1,22
ilc.	2,98	0,57	fl.	18,92	0,58	fd.	43,30	0,91	fd.	66,45	0,92	fd.	174,37	0,98
cf.	2,36	0,45	ilc.	18,46	0,57	ilc.	30,92	0,65	ilc.	57,08	0,79	ilc.	148,03	0,83
fl.	2,30	0,44	cf.	15,56	0,48	cf.	24,58	0,52	cf.	55,01	0,76	om.	130,50	0,73
tc.	2,04	0,39	ic.	14,52	0,45	om.	23,46	0,49	ic.	42,61	0,59	ic.	117,53	0,66
ic.	1,92	0,37	tc.	11,93	0,37	tc.	23,19	0,49	om.	42,30	0,58	cf.	116,79	0,66
piq.	1,12	0,22	om.	11,82	0,36	ic.	21,47	0,45	tc.	31,30	0,43	tc.	77,89	0,44
om.	1,02	0,20	piq.	5,76	0,18	piq.	8,93	0,19	piq.	14,23	0,20	piq.	34,60	0,19
edl.	0,49	0,09	edl.	3,23	0,10	edl.	6,61	0,14	edl.	10,25	0,14	edl.	25,57	0,14
isq.	0,39	0,08	isq.	2,60	0,08	isq.	3,86	0,08	isq.	7,46	0,10	isq.	17,60	0,10
icr.	0,25	0,05	icr.	1,92	0,06	icr.	2,84	0,06	iex.	4,17	0,06	icr.	11,24	0,06
iex.	0,20	0,04	iex.	1,17	0,04	iex.	2,35	0,05	icr.	3,88	0,05	iex.	10,62	0,06
im.	0,17	0,03	im.	1,08	0,03	am.	2,06	0,04	am.	3,46	0,05	im.	7,85	0,04
int.	0,12	0,02	am.	0,82	0,03	im.	1,41	0,03	im.	2,75	0,04	am.	6,13	0,03
am.	0,11	0,02	int.	0,61	0,02	int.	1,20	0,03	int.	1,89	0,03	int.	4,80	0,03
ol.	0,07	0,01	ol.	0,33	0,01	ol.	0,60	0,01	ol.	0,91	0,01	ol.	2,43	0,01

u otra función siguiendo el trabajo de Gatesy (1999b) (Tabla 1). El sexo de los individuos no se tuvo en cuenta en los parámetros analizados debido al bajo número de ejemplares sexados, por lo cual los datos fueron tratados en conjunto.

RESULTADOS

Masa corporal y masa muscular total

La masa corporal promedio y la masa muscular total del miembro posterior para cada edad están graficadas en las figuras 1A y B respectivamente. La masa muscular total del miembro posterior representó entre un 8,5%-15,8% de la masa corporal según las edades (Figura 1B) (si se tienen en cuenta ambos miembros los valores oscilan entre 17%-31,8%).

Porcentaje de cada músculo con respecto a la masa corporal

En la Tabla 2 se pueden observar la masa de cada músculo y el porcentaje que representó con respecto a la masa corporal. El músculo (m.) gastrocnemius fue el que obtuvo mayor porcentaje en todas las edades, seguido por el grupo femorotibialis; ambos músculos registraron

valores mayores al 1%. Los músculos (mm.) iliotibialis lateralis, iliofibularis, fibularis longus y el grupo flexor cruris en las edades de un mes y tres meses presentaron valores menores o cercanos al 1% mientras que, a partir de la edad de cinco meses, su porcentaje es mayor al 1%. Los mm. tibialis cranialis, ilioprochantericus caudalis, puboischiofemoralis y obturatorius medialis presentaron en todas las edades valores menores al 1%. Por último, los mm. extensor digitorum longus, ischiofemoralis, ilioprochantericus cranialis, ilioprochantericus medialis, iliofemoralis externus, iliofemoralis internus, flexores de los dígitos, ambiens y obturatorius lateralis presentaron valores igual o menores al 0,10% en todas las edades.

Flexión y Extensión

La masa muscular dedicada a la extensión del miembro predominó sobre la de la flexión (Figura 1C). El porcentaje de músculos extensores se incrementó considerablemente entre una edad y la otra (de 5,72% hasta el 11,32%), mientras en los flexores el aumento fue menos notorio (del 2,49% al 3,84%). El porcentaje de los músculos extensores de las aves de ocho meses superan levemente al del adulto; esto puede deberse a que solo dos individuos de esa edad estuvieron disponibles en este estudio. Interpretamos que estos resultados están sesgados por el tamaño de la muestra. Al analizar el porcentaje

de músculos extensores y flexores en cada articulación (Figura 2), los valores más altos recayeron en los músculos que extienden la articulación tibiotarso-tarsometatarso

(TBT-TMT), seguido por aquellos que extienden la articulación entre la cintura pélvica y el fémur (C-F) y luego los músculos que extienden y flexionan la

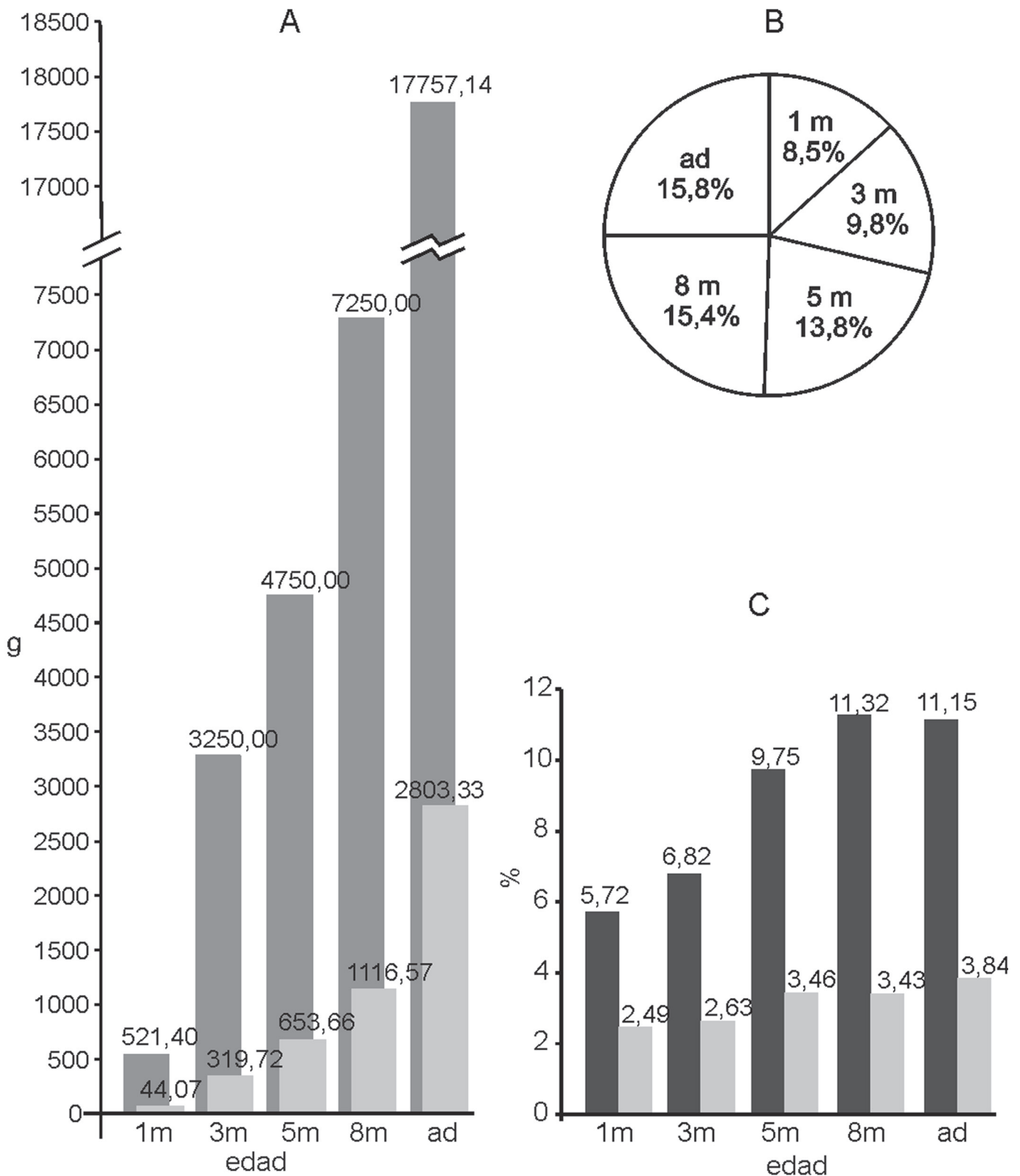


FIGURA 1: (A) Masa (g) corporal promedio (gris oscuro) y masa (g) muscular total promedio (gris claro) para cada edad, (B) Porcentaje (%) que representa la masa muscular total con respecto a la masa corporal, (C) Porcentaje (%) que representan la masa muscular extensora (negro) y flexora (gris) de la masa corporal. Abreviaciones como en Tabla 2.

FIGURE 1: (A) Average body mass (g) (dark grey) and total main muscular mass (g) (light grey) on each age, (B) Percentage (%) representing total muscle mass with respect to the body mass, (C) Percentage (%) representing the extensor (black) and flexor (grey) muscle masses with respect to the body mass. Abbreviations as in Table 2.

articulación entre el fémur y el tibiotarso (F-TBT). Sólo los músculos que flexionan los dígitos superaron a aquellos que los extienden.

adulto en aves con otros estilos locomotores que permitan la comparación con *R. americana*.

DISCUSIÓN

Masa muscular total y masa corporal

En las aves, la simple relación entre la masa muscular de los miembros y la masa corporal brinda información sobre el desarrollo y la actividad que la musculatura realiza durante la locomoción (Hartman 1961). Los valores hallados en los adultos del Ñandú Grande son similares a los encontrados en otras Ratites: el Avestruz (*Struthio camelus*) (Smith *et al.* 2006) y en el Emú (*Dromaius novaehollandiae*) (Patak y Baldwin 1993), donde la masa muscular de ambos miembros posteriores representó el 33% y el 25% de la masa corporal respectivamente. Estos valores son altos al compararlos con aves que presentan estilos locomotores no cursoriales como los Hirundinidae y los Trochilidae cuyo porcentaje es del 1% o en los Tinamidae y los Cracidae con valores del 19% (Hartman 1961). La alta proporción de la musculatura del miembro posterior de *Rhea americana* es indicativa del amplio grado de desarrollo y actividad que el miembro desempeña durante la locomoción (Picasso 2010b). Esta importancia queda de manifiesto desde las etapas más tempranas de la vida postnatal. Lamentablemente no hay información de este tipo para el resto de las edades que no sea la del

Los músculos extensores y flexores

El predominio de la masa extensora, evidenciado en todas las edades, puede estar asociado a dos factores. Por un lado, en la locomoción terrestre los músculos extensores están comprometidos en el sostén del cuerpo y en su aceleración y desaceleración (Gatesy 1999a) debido a que son los movimientos de extensión los que actúan cuando el miembro es apoyado en el suelo (fase de apoyo) durante la locomoción. Esto genera un mayor stress muscular contribuyendo, entonces, al mayor desarrollo de estos. Por otro lado, el mayor desarrollo de la musculatura extensora es una característica de animales corredores como el caballo (Payne *et al.* 2005) y de las grandes Ratites como el Avestruz (*Struthio camelus*) (Smith *et al.* 2006) y el Emú (*Dromaius novaehollandiae*) (Hutchinson 2004). Al comparar estos datos con aquellos disponibles para aves de locomoción terrestre pero no especializadas en la carrera como el Pavo Común (*Meleagris gallopavo*, Galliformes) y la Martineta Común (*Eudromia elegans*, Tinamiformes), el porcentaje de masa muscular extensora fue menor (5,4% en *Meleagris*, Roberts *et al.* 1998 y 4% en *Eudromia*, Hutchinson 2004) a los registrados aquí para el Ñandú Grande.

Los músculos extensores de la articulación TBT-TMT predominaron sobre los extensores de las articulaciones restantes en todas las edades estudiadas. Los movimientos de extensión de esta articulación son importantes ya que alargan el miembro y permiten alcanzar mayor velocidad y aceleración (Smith *et al.* 2006), un rasgo esencial en animales corredores. En consecuencia, el desarrollo marcado de los extensores del TBT-TMT parece estar estrechamente vinculado al tipo de locomoción cursorial. Los extensores de la articulación C-F siguieron en importancia a aquellos del TBT-TMT. Estos músculos poseen roles muy importantes en la locomoción terrestre y, en especial, en aves corredoras, debido a que su acción brinda la fuerza necesaria para soportar la masa corporal y minimizar los movimientos de balanceo del cuerpo durante la carrera, cuando cada miembro alternadamente debe soportar la masa corporal (Berger 1952, Sasaki y Neptune 2006). Además, su acción extensora colabora, junto con los extensores del TBT-TMT, con el aumento de la velocidad durante la carrera (Gatesy y Biewener 1991, Reilly 2000).

El tercer grupo en importancia en cuanto a las proporciones respecto a la masa corporal es el de los extensores de la articulación F-TBT (*M. femorotibialis*), alcanzando valores semejantes a los que Hutchinson (2004) brinda para un ave caminadora como la Martineta Común (*Eudromia elegans*). Por lo tanto, el desarrollo de

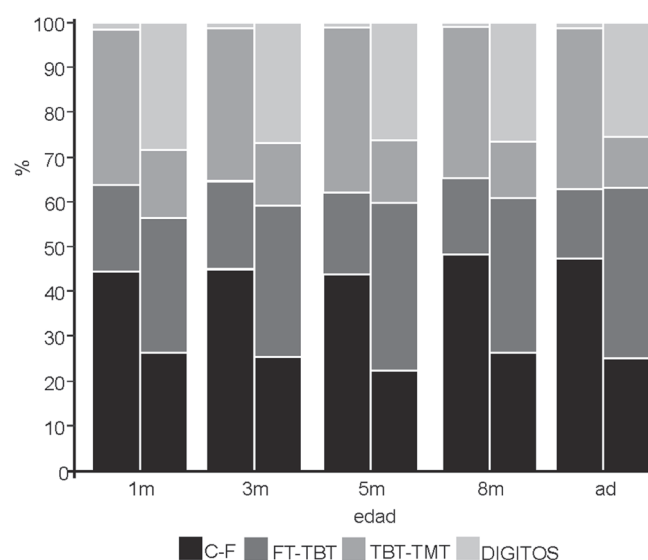


FIGURA 2: Porcentaje (%) de la masa corporal que representan los músculos extensores (columna de la izquierda) y flexores (columna de la derecha) en cada articulación. CF (articulación cintura pélvica-fémur), F-TBT (articulación fémur-tibiotarso), TBT-TMT (articulación tibiotarso-tarsometatarso).

FIGURE 2: Percentage (%) of body mass represented by the extensor (left column) and flexors (right column) muscles at each joint. CF (pelvic girdle-femur joint), F-TBT (femur-tibiotarsus joint), TBT-TMT (tibiotarsus-tarsometatarsus joint).

los músculos de esta articulación no parece estar asociados al tipo de locomoción sino al mecanismo de movimiento del bipedalismo aviano: esta articulación junto con los movimientos de la articulación TBT-TMT son los que llevan adelante el movimiento general del miembro, característica distintiva del bipealismo aviano (Campbell y Marcus 1992, Gatesy 1990, 1999a, 1999b, Gatesy y Biewener 1991, Hutchinson 2001, 2002). Es interesante destacar que en las aves de uno y tres meses de edad, el grupo femorotibial (extensor de la articulación F-TBT) es el segundo grupo de mayor masa y proporciones, pero en aves mayores el m. iliotibialis lateralis pasa a ocupar ese lugar. Probablemente, los cambios en el protagonismo de estos músculos estén relacionados con una diferencia en la maduración del patrón locomotor durante el crecimiento. Sin embargo, son necesarios estudios cinemáticos para corroborar este supuesto.

Los músculos flexores presentaron menor masa y porcentajes que los extensores. Esto podría relacionarse con el hecho de que los movimientos de flexión no están comprometidos en soportar la masa corporal, sino en elevar el miembro del suelo (Jacobson y Hollyday 1982, Gatesy 1999b) durante la fase de balanceo. Por lo tanto, presentan menor actividad y ejercen menor fuerza (Piazza y Delp 1996, Roberts *et al.* 1997). Una excepción es el *M. iliofibularis* (ocupa el tercero o cuarto lugar en importancia según las edades) que cumple un importante rol durante la fase de balanceo en tanto su contracción produce la flexión del F-TBT, único movimiento que ocasiona la elevación del miembro para ser llevado hacia adelante (Cracraft 1971, Jacobson y Hollyday 1982, Gatesy y Biewener 1991) y también actúa secundariamente extendiendo la articulación C-F (Jacobson y Hollyday 1982, Gatesy 1999b). Otra excepción son los músculos asociados al movimiento de los dígitos, en donde predominaron los músculos flexores respecto a los extensores. Según Raikow (1985), esta situación sería común a todas las aves y posiblemente se relaciona con la mayor fuerza necesaria para flexionar los dedos que para extenderlos. De esta forma, los flexores de los dígitos son más numerosos y presentan mayor desarrollo que los extensores.

De lo expresado anteriormente puede concluirse que el alto porcentaje respecto a la masa corporal que posee la musculatura del miembro posterior del Ñandú Grande es indicativo de su importancia para la locomoción. Asimismo, la musculatura del miembro posterior en su conjunto se caracteriza por el predominio de los músculos extensores, en especial los que extienden la articulación TBT-TMT y la articulación C-F. Estos rasgos parecen reflejar, desde temprana edad, el compromiso del sistema muscular del miembro posterior con la locomoción especializada en lograr altas velocidades. Finalmente, se necesitan más investigaciones sobre el crecimiento postnatal de los músculos del miembro posterior para

evaluar posibles diferencias en cuanto a las masas musculares entre machos y hembras y además para comparar los resultados obtenidos aquí con aves con otros estilos de locomoción terrestre. Esto permitirá tener un entendimiento más acabado de cómo pueden variar los patrones de crecimiento muscular según el estilo de locomoción terrestre y este trabajo constituye un primer paso en este campo de estudio.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los criadores Luis López, Carlos Aubone y Ernesto Berisso. Este trabajo fue parcialmente sustentado por PICT 32617.

REFERENCIAS

- Berger, A. J. (1952).** The comparative functional morphology of the pelvic appendage in three genera of Cuculidae. *Am. Mid. Nat.*, 47:513-605.
- Bledsoe, A. H. (1988).** A phylogenetic analysis of postcranial skeletal characters of the Ratite birds. *Ann. Carn. Mus.*, 57:73-90.
- Campbell, K. E. y Marcus, L. (1992).** The relationship of hindlimb bone dimensions to body weight in birds, p. 395-412. *En:* K. E. Campbell (ed.) Papers in avian paleontology honoring Pierce Brodkorb. Los Angeles, Natural History Museum of Los Angeles County.
- Cracraft, J. (1971).** The functional morphology of the hind limb of the Domestic Pigeon, *Columba livia*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 144:171-268.
- Cracraft, J. (1974).** Phylogeny and evolution of the Ratite birds. *Ibis*, 116:494-521.
- Dial, K. P. (2003).** Evolution of Avian locomotion: correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development, and the origin of flapping flight. *The Auk*, 120:941-952.
- Folch, A. (1992).** Order Struthioniformes, p. 75-110. *En:* J. Del Hoyo, A. Elliott and J. Sargatal (Eds.). Handbook of Birds of the world, Ostrich to Duck, v. 1. Barcelona: Lynx.
- Gadow, H. (1880).** *Zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Beckens und der hinteren Gliedmasse der Ratiten*. Jena: Verlag Von Gustav Fischer.
- Gatesy, S. M. (1990).** Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology*, 16:170-186.
- Gatesy, S. M. (1999a).** Guinea fowl hind limb function. I. Cineradiographic analysis and speed effects. *J. Morph.*, 240:115-125.
- Gatesy, S. M. (1999b).** Guinea fowl hind limb function. II. Electromyographic analysis and motor pattern evolution. *J. Morph.*, 240:127-142.
- Gatesy, S. M. y Biewener, A. A. (1991).** Bipedal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans. *J. Zool. Lon.*, 224:127-147.
- Hartman, F. A. (1961).** Locomotor mechanisms of birds. *Smith. Misc. Coll.*, 143:1-91.
- Haughton, S. (1867).** Notes on animal mechanics Nº XI. Muscular anatomy of the Rhea (*Struthio Rhea*). *Proc. R. Irish Acad. Sc.*, 9:497-504.
- Hutchinson, J. R. (2001).** The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zool. J. Linn. Soc.*, 131:169-197.
- Hutchinson, J. R. (2002).** The evolution of hindlimb tendons and muscles on the line to crown-group birds. *Comp. Bioch. Phys. A*, 133:1051-1086.

- Hutchinson, J. R. (2004).** Biomechanical modeling and sensitivity analysis of bipedal running ability. I. Extant Taxa. *J. Morph.*, 262:421-440.
- Jacobson, R. D. y Hollyday, M. (1982).** A behavioral and electromyographic study of locomotion in the chick. *J. Neurophysiol.*, 48:238-256.
- Martella, M. B. y Navarro, J. L. (2006).** Proyecto Ñandú, Manejo de *Rhea americana* y *R. pennata* en la Argentina, p. 39-50. *En:* Bolkovic, M. L. y Ramadori, D. (Eds.). Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina Programas de uso sustentable. Buenos Aires: Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable.
- Patak, A. E. y Baldwin, J. (1993).** Structural and metabolic characterization of the muscles used to power running in the Emu (*Dromaius novaehollandiae*), a giant flightless bird. *J. Exp. Biol.*, 175:233-249.
- Payne, R. C.; Hutchinson, J. R.; Robilliard, J. J.; Smith, N. C. y Wilson, A. M. (2005).** Functional specialization of pelvic limb anatomy in horses (*Equus caballus*). *J. Anat.*, 206:557-574.
- Piazza, S. J. y Delp, S. L. (1996).** The influence of muscles on knee flexion during the swing phase of gait. *J. Biomech.*, 29:723-733.
- Picasso, M. B. J. (2010a).** The hindlimb muscles of *Rhea americana* (Aves, Palaeognathae, Rheidae). *Anat. Hist. Embryol.*, 39:462-472.
- Picasso, M. B. J. (2010b).** *Crecimiento y desarrollo de los componentes musculares y óseos asociados a la locomoción durante la vida postnatal de Rhea americana (Aves: Palaeognathae).* Tesis Doctoral. La Plata: Universidad Nacional de La Plata.
- Pycraft, W. P. (1900).** The morphology and phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and the Neognathae (Carinatae). *Trans. Zool. Soc. Lon.*, 15:149-290.
- Raikow, R. J. (1985).** Locomotor system, p. 57-147. *En:* A. S. King and J. McLelland (Eds.). Form and function in birds, v. 3. London: Academic Press.
- Reilly, S. M. (2000).** Locomotion in the Quail (*Coturnix japonica*): The kinematics of walking and increasing speed. *J. Morph.*, 243:173-185.
- Roberts, T. J.; Chen, M. S. y Taylor, C. R. (1998).** Energetics of bipedal running II. Limb design and running mechanics. *J. Exp. Biol.*, 201:2753-2762.
- Roberts, T. J.; Marsh, R. L.; Weyand, P. G. y Taylor, C. R. (1997).** Muscular force in running turkeys: the economy of minimizing work. *Science*, 275:1113-1115.
- Sasaki, K. y Neptune, R. R. (2006).** Differences in muscle function during walking and running at the same speed. *J. Biomech.*, 39:2005-2013.
- Smith, N. C.; Wilson, A. M.; Jespers, K. J. y Payne, R. C. (2006).** Muscle architecture and functional anatomy of the pelvic limb of the Ostrich (*Struthio camelus*). *J. Anat.*, 209:765-779.
- Sudilovskaya, A. M. (1931).** Study of the comparative anatomy of the musculature and innervation of the pelvic region and hind appendages of the Ratitae (*Struthio, Rhea, Dromaeus*). *Academy of Sciences of Leningrad USSR*, 8:1-84 [en ruso].
- Vanden Berge, J. C. y Zweers, G. A. (1993).** Myology, p. 189-247. *En:* J. J. Baumel; S. A. King; J. E. Breazile; H. E. Evans y J. C. Vanden Berge (Eds.). Handbook of Avian anatomy: Nomina Anatomica Avium. Massachusetts: Publication of the Nuttall Ornithological Club 23.

Editor Asociado: Luís Fábio Silveira