

Federico Agnolin

SISTEMÁTICA y FILOGENIA AVES FORORRACOIDEAS (GRUIFORMES, CARIAMAE)



 VAZQUEZ
MAZZINI
EDITORES

F H N
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

SISTEMÁTICA Y FILOGENIA DE LAS AVES FORORRACOIDEAS (GRUIFORMES, CARIAMAE)

Federico Agnolín^{1,2}

¹Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Av. Ángel Gallardo, 470 (1405), Buenos Aires, República Argentina. fedeagnolín@yahoo.com.ar

²Área Paleontología. Fundación de Historia Natural “Félix de Azara”. Departamento de Ciencias Naturales y Antropología. CEBBAD - Universidad Maimónides. Valentín Virasoro 732 (C1405BDB), Buenos Aires, República Argentina.

Sistemática y Filogenia de las Aves Fororracoideas (Gruiformes, Cariamae).
Federico Agnolín.
Primera edición: septiembre de 2009.

Fundación de Historia Natural Félix de Azara
Departamento de Ciencias Naturales y Antropología
CEBBAD - Instituto Superior de Investigaciones
Universidad Maimónides
Valentín Virasoro 732 (C1405BDB)
Ciudad Autónoma de Buenos Aires, República Argentina.
Teléfono: 011-4905-1100 (int. 1228).
E-mail: secretaria@fundacionazara.org.ar
Página web: www.fundacionazara.org.ar

Diseño: Claudia Di Leva.

Agnolín, Federico
Sistemática y filogenia de las aves fororracoideas : gruiformes, cariamae /
Federico Agnolín ; dirigido por Adrián Giacchino. - 1a ed. - Buenos Aires :
Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 2009.
79 p. : il. ; 30x21 cm. - (Monografías Fundación Azara / Adrián Giacchino)

ISBN 978-987-25346-1-5

© Fundación de Historia Natural Félix de Azara

Queda hecho el depósito que marca la ley 11.723

Sistemática y Filogenia de las aves fororracoideas (Gruiformes, Cariamae)

Resumen. En el presente trabajo se efectúa una revisión sistemática de las aves fororracoideas y se propone por primera vez una filogenia cladística para los Phororhacoidea y grupos relacionados. Se acuña el nuevo nombre Notogrues para el clado que incluye entre otros taxones a *Psophia*, Cariamidae y Phororhacoidea. Dentro de los Notogrues se observa una paulatina tendencia hacia la pérdida del vuelo y la carnivoría. Se excluyen de los fororracoideos a los géneros *Brontornis*, *Cunampaia*, *Smiliornis*, *Riacama*, *Lophiornis* y *Paleopsilopterus*. Con la exclusión de este último (Paleoceno de Brasil) se restringe el biocrón de los Phororhacoidea al Eoceno-Pleistoceno. Se concluye que el grupo-hermano de los Phororhacoidea lo constituye el género extinto Norteamericano *Bathornis*. Dentro de los fororracoideos se observa una principal dicotomía basal que separa los clados Psilopteridae y Phorusrhacidae. Dentro de los primeros se incluye a *Hermosiornis* y los Psilopterinae (*Psilopterus* + *Procariama*). En los Phorusrhacidae se presenta la siguiente secuencia filogenética: (*Andrewsornis* (*Tolmodus* (*Andalgalornis* + Phorusrhacinae))). En consecuencia la “Subfamilia Tolmodinae” (i.e. *Andrewsornis* + *Andalgalornis* + *Tolmodus*) propuesta por autores previos resulta ser parafilética. Dentro de los Phorusrhacinae se ubican los géneros *Phorusrhacos*, *Titanis*, *Kelenken*, *Devincenzia*, *Physornis* y *Paraphysornis*. Estos dos últimos taxones se consideran aquí como grupos hermanos conformando la tribu Physornithini. Finalmente se analizan brevemente las posibles causas de la extinción de los Phororhacoidea.

Palabras clave. Aves, Phororhacoidea, Sudamérica, Filogenia.

Abstract. Systematic and Phylogeny of phororacoid birds (Gruiformes, Cariamae). In the present paper a systematic review of fororracoid birds is proposed, and for the first time a cladistic phylogeny for Phororhacoidea and related groups is proposed. The new name Notogrues is coined to include among others, *Psophia*, Cariamidae, and Phororhacoidea. Within Notogrues a tendency to flightlessness and carnivory is observed. The genera *Brontornis*, *Cunampaia*, *Smiliornis*, *Riacama*, *Lophiornis* and *Paleopsilopterus* are excluded from Phororhacoidea. With the exclusion of *Paleopsilopterus* (Paleocene of Brasil) the biochron of Phororhacoidea is restricted to the Eocene-Pleistocene time span. Moreover, I conclude that the extinct North-American genus *Bathornis* constitutes the sister-group of Phororhacoidea. Within Phororhacoidea a basal dichotomy is observed to separate the clades Psilopteridae and Phorusrhacidae. Within psilopterids I include *Hermosiornis* and Psilopterinae (*Psilopterus* + *Procariama*). Within Phorusrhacidae the following phylogenetic sequence is recovered: (*Andrewsornis* (*Tolmodus* (*Andalgalornis* + Phorusrhacinae))). In consequence the “Subfamily Tolmodinae” (i.e. *Andrewsornis* + *Andalgalornis* + *Tolmodus*) proposed by previous authors results paraphyletic. Among Phorusrhacinae the genera *Phorusrhacos*, *Titanis*, *Kelenken*, *Devincenzia*, *Physornis* and *Paraphysornis* are included. The latter two are here considered as sister-groups and compose the Physornithini. Finally, the probable causes of the extinction of Phororhacoidea are briefly analyzed.

Key words. Aves, Phororhacoidea, South America, Phylogeny.

“Basta imaginar, al efecto, el terrible poder destructor de su enorme pico, cuando el animal proyectaba la cabeza sobre el cuerpo de sus víctimas, con la poderosa fuerza viva derivada de la masa craneal movida al impulso de los músculos motores insertos en vértebras cervicales más robustas que las de un buey.”

Lucas Kraglievich, 1931, p. 310-311.

INTRODUCCIÓN

La superfamilia Phororhacoidea, comúnmente colocada dentro del Suborden Cariamae del Orden Gruiformes (Andrews, 1899; Cracraft, 1968; Marshall, 1978; Chandler, 1997) engloba cerca de una quincena de géneros y más de veinte especies de aves corredoras extintas de gran tamaño, con cabeza desproporcionadamente grande y alas de tamaño reducido. Durante el Cenozoico los Phororhacoidea exhibieron una distribución geográfica restringida a ambas Américas y Antártida (Alvarenga & Höfling, 2003; Tambussi & Acosta Hospitaleche, 2007). El registro más antiguo para las aves fororracoideas se remontaría al Paleoceno del Brasil con la especie *Paleopsilopterus itaboraiensis* (Alvarenga, 1985; sin embargo *vide supra*), mientras que el más reciente procede del Plio-Pleistoceno de Uruguay (Tambussi et al. 1999). Sin embargo, el registro seguro más antiguo para la Superfamilia procede del Eoceno temprano de la provincia de Chubut (Argentina) y consiste en el extremo distal del tibiotarso de un Psilopterinae indeterminado (Tonni & Tambussi, 1986).

Los Phororhacoidea pueden subdividirse claramente en dos grupos, de acuerdo con el tamaño corporal y las proporciones esqueléticas: los gráciles y pequeños pertenecen a la familia Psilopteridae, mientras que los más grandes y robustos, se incluyen en la familia Phorusrhacidae. Ambos grupos alcanzaron su acmé durante el Mioceno temprano (Tonni, 1980; Figura 1).

La primera mención de aves fororracoideas se debe a Moreno (1888), quien se refirió a ellas como “grandes pájaros”. Tres años después Moreno & Mercerat (1891) denominaron e ilustraron gran cantidad de géneros y especies de aves fósiles y propusieron el Orden Stereornithes para abarcar a todos los fororracoideos. Sin embargo, es Florentino Ameghino (1891, 1895, 1898, 1899) quien criticó y corrigió la obra de Moreno & Mercerat (1891), describiendo y caracterizando adecuadamente la mayor parte de los “Stereornithes”, considerándolos en sus primeros trabajos como ratites y negando su pertenencia a un Orden propio (e.g. 1895). Posteriormente indicó una posición sistemática incierta para estas aves, aceptando provisoriamente la existencia del Orden *ad hoc* “Stereornithes” (Ameghino, 1899). Mercerat vuelve a ocuparse de los “Stereornithes” en varias notas cortas (1893, 1897, 1899) en las cuales describe escuetamente algunos géneros y especies de aves fósiles, actualmente consideradas en su totalidad de estatus sistemático incierto (Tonni, 1980).

Lydekker (1893) es el primer autor en proponer la pertenencia de los fororracoideos al grupo de las aves carenadas (Neognathae) y en indicar las semejanzas entre *Phorusrhacos* y *Cariama* en base a las similitudes exhibidas por los dentarios de ambos géneros.

Andrews (1899) figura y describe detalladamente el esqueleto de *Phorusrhacos inflatus* (= *Tolmodus*), asignando los “Stereornithes” (=Phororhacoidea) definitivamente al suborden Cariamae, afirmando que “... *Phororhacos inflatus* tiene el mismo parentesco con la chuña que el *Glyptodon* y *Panochtus* con los armadillos” (traducido del Inglés; Andrews, 1899, pp. 85).

Posteriormente Rovereto (1914) describió brevemente e ilustró la mayor parte de los fororracoideos pertenecientes al Mioceno y Plioceno de las provincias de Buenos Aires y Catamarca conocidos hasta ese momento. Subsecuentemente, Sinclair & Farr (1932) publicaron excelentes descripciones e ilustraciones, principalmente del género patagónico *Psilopterus*.

Patterson (1941) y Patterson & Kraglievich (1960) en sus interesantes publicaciones describen nuevos taxones y le dan un aspecto más ordenado a la sistemática de las aves fororracoideas, ubicándolas a todas ellas en la Superfamilia Phororhacoidea del Suborden Cariamae, y distribuyéndolas en las Familias Psilopteridae, Phorusrhacidae y Brontornithidae. Estos autores brindaron excelentes diagnósticos y redefiniciones de cada una de las agrupaciones dentro de las aves fororracoideas, esclareciendo de este modo la confusa sistemática, nomenclatura y taxonomía del grupo. Posteriormente, Brodkorb (1967) en su catálogo de aves fósiles del mundo enumera todas las especies de esta Superfamilia conocidas hasta el momento. Sin embargo, este autor considera a los Psilopteridae como cercanamente relacionados a los Cariamidae, alejándolos de este modo de los Phorusrhacidae y Brontornithidae; su ordenamiento sistemático será seguido posteriormente por numerosos autores (e.g. Tonni, 1980; Tambussi & Noriega, 1996).

Recientemente numerosos catálogos y notas cortas de índole principalmente descriptiva han sido llevados a cabo por numerosos autores sudamericanos (Tonni, 1974, 1980; Alvarenga, 1980; 1985; Tonni & Tambussi, 1986; Tonni & Tambussi, 1988; Tambussi & Noriega, 1996; Agnolín, 2004, 2006a; Chiappe & Bertelli, 2006). Posteriormente, en una reciente revisión de todos los Phororhacoidea conocidos, Alvarenga & Höfling (2003) dan un aspecto acabado a la sistemática de estas aves. Estos autores, revisando la casi totalidad de los materiales conocidos de todos los Phororhacoidea incluyen una detallada sinonimia, así como redefinición de las diferentes agrupaciones de fororracos, basándose especialmente en la morfología de la mandíbula y el tarsometatarso. Alvarenga & Höfling (2003) han refutado convincentemente la existencia de aves fororracoideas en el Terciario del Hemisferio Norte, lo que había sido sustentado con anterioridad por otros autores (Mourer-Chauviré, 1980, 1983; Peters, 1987; véase también Buffetaut & Rage, 1982; Mayr, 2005b).

Finalmente, Bertelli *et al.* (2007) han descrito y discutido detalladamente el nuevo género y especie *Kelenken guillermoi* del Mioceno de Argentina, el cual se encuentra representado entre otros materiales, por un cráneo muy bien preservado que aporta novedosa información sobre la morfología craneana de los más grandes Phorusrhacidae.

Los objetivos del presente trabajo consisten en brindar una clasificación y revisión del registro fósil de los Phororhacoidea, citar los caracteres que sustentan la monofilia de cada uno de los clados que componen dicha agrupación, y discutir las posibles causas de su extinción.

Abreviaturas. BAR, Museo de la Asociación Paleontológica de Bariloche, provincia de Río Negro, Argentina; BMNH, British Museum of Natural History, Inglaterra; DGM, Departamento da Produção Mineral do Río de Janeiro, Brasil; FM, Field Museum of Natural History, Estados Unidos; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Argentina; MLP, Museo de La Plata, Argentina; MMP Museo Municipal de Mar del Plata, Argentina; MNHN, Museo Nacional de Historia Natural, República Oriental del Uruguay ; MNRJ, Museu Nacional do Río de Janeiro, Brasil; MPEF, Colección Paleontología de Vertebrados, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Argentina; UF University of Florida, Estados Unidos.

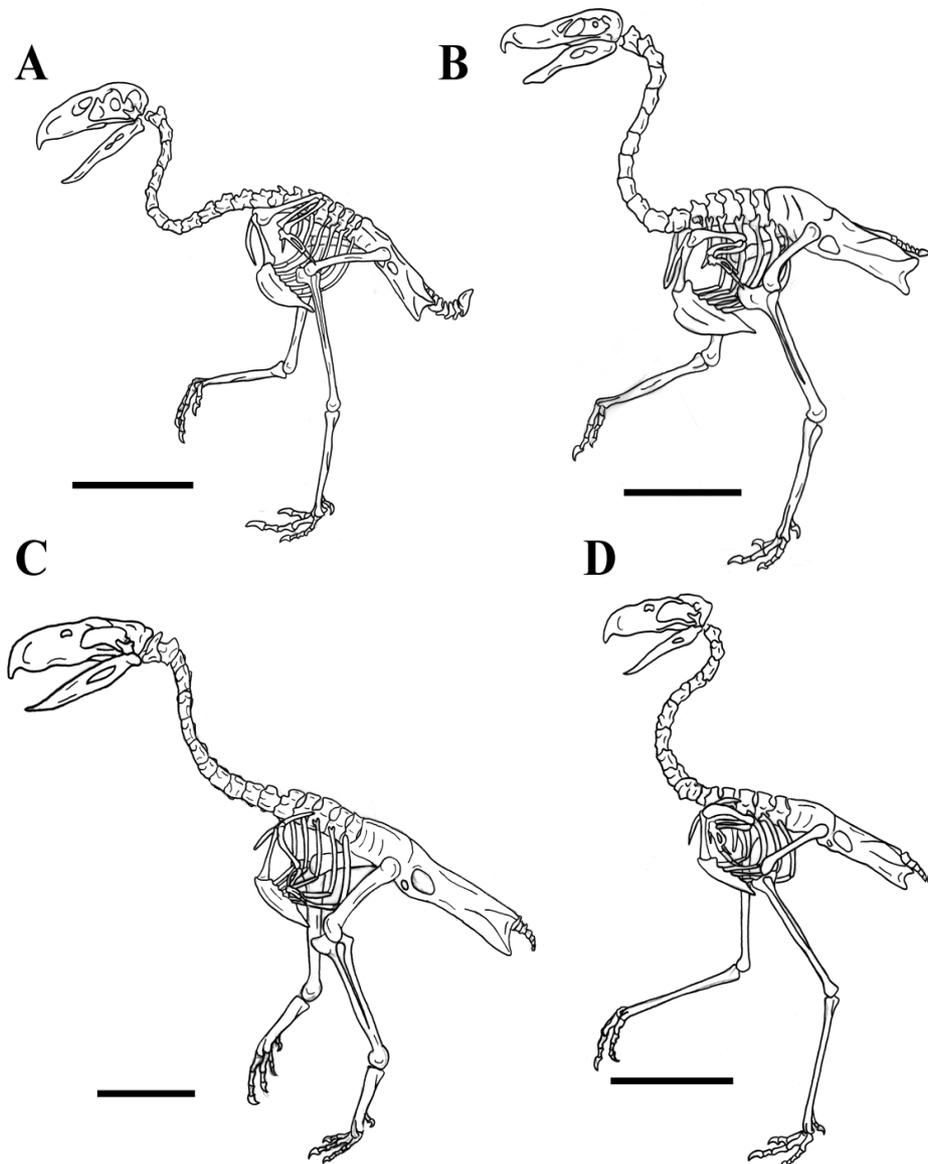


Figura 1. Reconstrucciones esqueletarias de algunas aves fororracoideas: A, *Psilopterus australis*; B, *Hermosiornis milneedwardsi*; C, *Paraphysornis brasiliensis* (con cráneo de *Devincenzia pozzii*); D, *Tolmodus inflatus*; (A, modificado de Sinclair & Farr, 1932; B, modificado de Kraglievich, 1932; Kraglievich, 1946; C, modificado de Alvarenga, 1982 y Cabrera, 1939; D, modificado de Andrews, 1899). Escalas: A, 20 cm; B, 35 cm; C, 40 cm; D, 30 cm.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los caracteres utilizados en el análisis filogenético (Apéndices I, II) han sido tomados de observaciones personales e información editada. La matriz elaborada para analizar las interrelaciones de las aves fororracoideas consiste en 100 caracteres y 26 taxones terminales.

Se incluye a los Phororhacoidea dentro de un Orden Gruiformes monofilético, de acuerdo a Livezey (1998). Asimismo, siguiendo a este autor se considera a los Charadriiformes como el grupo-hermano de los Gruiformes. En el contenido de la familia Rallidae se sigue la propuesta de Olson (1973a). En las relaciones filogenéticas generales dentro de los Neornithes se sigue la hipótesis filogenética de Mayr & Clarke (2004). Como representantes típicos de las familias Rallidae y Gruidae se han utilizado a las especies *Fulica leucoptera* Vieillot, 1817 y *Grus canadensis* (Linnaeus, 1758) respectivamente, en lo que concierne a la codificación de caracteres en la matriz de datos.

Se han excluido numerosos taxones de aves fororracoideas del análisis cladístico (e.g. *Psilopterus affinis*, *P. colzecus*, *P. guaraniticus*, *Ciconiopsis antarctica*, "*Andalgalornis*" *steulleti*, "*A.*" *deautieri*) debido a la

naturaleza incompleta y fragmentaria de los materiales sobre los cuales han sido basados dichos taxones.

Se analizaron los datos bajo el programa NONA (Goloboff, 2003) mediante análisis heurístico, con un máximo obtenible de árboles de 1000 y un número de repeticiones de 100. La estrategia de búsqueda utilizada es TBR + TBR (mult*max*).

Se obtuvieron 8 árboles más parsimoniosos, cuyo consenso estricto brindó un árbol de una longitud de 120 pasos, con un Índice de Consistencia de 86 y un Índice de Retención de 95 (Figura 2). Todos los caracteres fueron corridos con polaridad libre.

Se sigue la terminología osteológica de Howard (1929) y Baumel & Witmer (1993) y el esquema estratigráfico de Legarreta & Uliana (1994). Con respecto a los Phorusrhacidae se adopta la nomenclatura taxonómica empleada por Brodkorb (1967) y Tonni (1980), con modificaciones (véase más abajo). Para una lista detallada de la sinonimia de los taxones supraespecíficos véase Brodkorb (1967).

Tras la mención de cada carácter en la discusión de los mismos se ubica entre paréntesis el número que le corresponde en el listado para la matriz de datos, separado por un guión del estado que le corresponde.

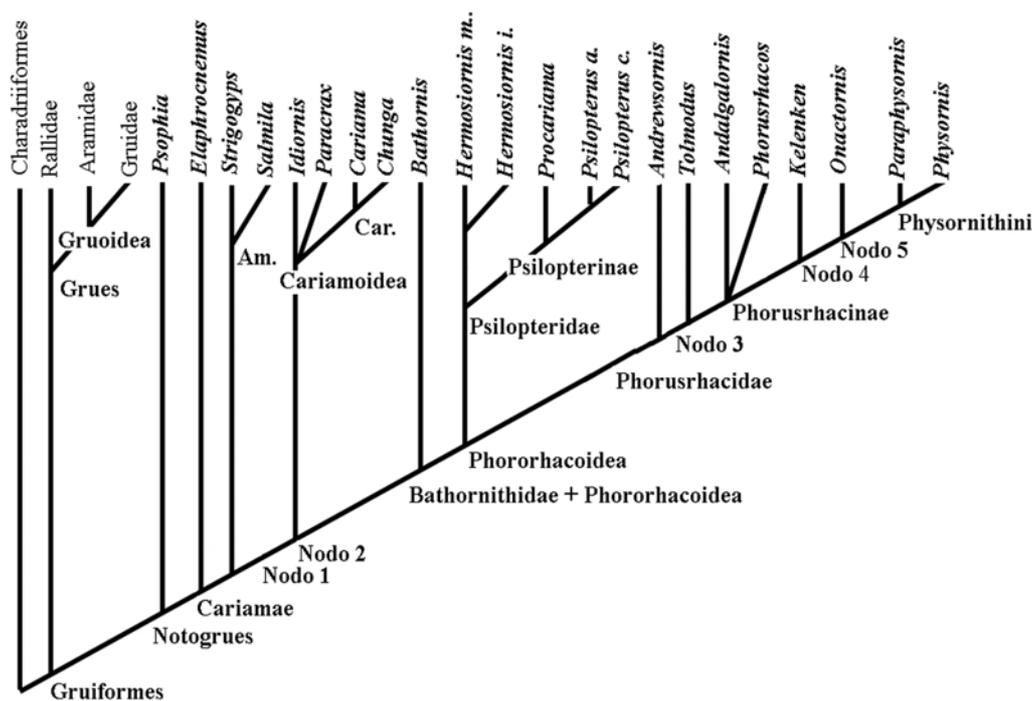


Figura 2. Cladograma de consenso estricto indicando las relaciones filogenéticas de las aves fororracoideas. Los números en negrita indican el número de carácter y el número entre paréntesis el estado del mismo. Los caracteres subrayados representan homoplasias.

Gruiformes: 36(1), 37(1), 44(1), 55(1), 58(1); **Grues:** 45(1), 46(1), 71(1), 89(1). **Gruoidea** (Aramidae + Gruidae): 61(1), 69(1). **Notogrues:** 1(1), 3(1), 29(1), 48(1), 52(1), 60(1), 62(1), 63(1), 65(1), 66(1), 67(1), 72(1), 99(1). **Cariamae:** 9(1), 43(1). **Nodo 1:** 84(1). **Ameghinornithidae:** 74(1), 76(1), 79(1), 80(1), 81(2), 84(2). **Nodo 2:** 97(1). **Cariamoidea:** 40(1), 42(1). **Cariamidae:** 11(1), 96(1). **Bathornithidae + Phororhacoidea:** 25(1), 26(1), 41(1). **Phororhacoidea:** 2(1), 10(1), 13(1), 17(1), 20(1), 27(1), 30(1), 34(1), 85(1). **Psilopteridae:** 6(1), 14(1), 31(1), 93(1). **Hermosiornis:** 39(1), 81(1), 87(1), 88(1). **Psilopterinae:** 18(1), 77(1), 73(1), 90(1), 92(1). **Psilopterus:** 4(1), 94(1). **Phorusrhacidae:** 32(1). **Nodo 3:** 8(1). **Phorusrhacinae:** 26(1). **Nodo 4:** 20(1), 23(1), 15(1), 95(1). **Nodo 5:** 86(1). **Physornithini:** 82(1), 83(1). Abreviaturas: Am.: Ameghinornithidae; Car.: Cariamidae; *Hermosiornis m.*: *Hermosiornis milneedwardsi*; *Hermosiornis i.*: *Hermosiornis incertus*; *Psilopterus a.*: *Psilopterus australis*; *Psilopterus c.*: *Psilopterus communis*.

RESULTADOS

Gruiformes Reichenbach, 1852**Notogrues** nov.

Etimología: *notos*, del latín: sur; *grues*, del latín: grullas.

Definición: Incluye a *Psophia*, *Paraphysornis*, su ancestro común más cercano, y a todos sus descendientes.

Contenido: Dentro de los Notogrues se incluye a *Psophia*, *Elaphrocnemus*, *Strigogyys*, *Salmila*, *Paracrax*, *Cariamidae*, *Idiornithidae*, *Bathornis* y *Phororhacoidea*.

Rango estratigráfico: Paleoceno Medio-Actualidad.

Comentarios: La estrecha relación de parentesco entre los géneros neotropicales *Psophia* y *Cariama* ha sido evidenciada por numerosos autores a mediados y finales del siglo XIX (e.g. Burmeister, 1854; Beddard 1889; 1898) quienes indicaron notables similitudes osteológicas entre ambos taxones. Posteriormente, Lydekker (1893) y Andrews (1899) sugieren la cercanía filogenética entre los *Phorusrhacidae* y *Cariamidae*, considerándolos a ambos como lejanamente emparentados con *Psophia*. Más recientemente, Wetmore (1933) concluye que junto con los *Cariamidae* deben posicionarse los *Bathornithidae* del Hemisferio Norte, debido principalmente a características y proporciones de los dedos de los pies. Posteriormente, Cracraft (1968) presenta numerosas evidencias que permiten incluir dentro de los *Cariamidae* a los géneros *Paracrax* y *Bathornis*, entre otros géneros menos conocidos. En 1981 Mourer Chauviré (véase también Mourer Chauviré, 1983; Olson, 1985) después de detalladas comparaciones considera tanto a los *Idiornithidae* del Paleógeno de Europa, como a *Elaphrocnemus* como incluibles dentro de los *Cariamidae*, y los relaciona estrechamente a *Cariamidae* (véase también Mayr & Mourer Chauviré, 2006, 2008). Finalmente, Peters (1987) y Mourer Chauviré (1981) sugirieron que los *Ameghinornithidae* procedentes de Francia y Alemania deben ser considerados como *Cariamidae*, y dentro de estos como aves fororracoideas. Este último criterio ha sido rechazado por Alvarenga & Hofling (2003; véase también Mayr, 2005) quienes sobre la base de detalladas comparaciones excluyeron los *Ameghinornithidae* de los *Phororhacoidea*. Más recientemente, Mayr (2000; 2002a) describe a la familia monotípica *Salmilidae*, sobre la base de esqueletos muy bien preservados del Eoceno de Alemania. Este autor indica la pertenencia del género *Salmila* a los *Cariamidae*.

Si bien, como fuera indicado más arriba, gran parte de los autores previos han considerado a los *Psophiidae* como cercanamente emparentados a los *Cariamidae*, recientemente Mayr & Clarke (2003) propusieron que dicha agrupación sería polifilética. Según estos autores, *Psophia* se encontraría más cercanamente emparentado a los *Gruidae* y *Rallidae* que a los *Cariamidae* (criterio también compartido por Livezey, 1998). Esta última familia sería excluida de los Gruiformes y se incluiría dentro de los Cuculiformes, relacionándose más cercanamente al *Hoatzin* (*Opisthocomidae*). Mayr & Clarke (2003) reunieron a *Psophia* con *Gruidae* y *Rallidae* sobre la base del receso caudal del sacro fuertemente excavado, conformando una fosa (ch. 95-1). Sin embargo, tal fosa también se encuentra presente en los *Cariamidae*, así como en *Phororhacoidea* y

Salmila, indicando una distribución más amplia que la propuesta por Mayr & Clarke (2003). Más aún, estos autores incluyeron a *Cariamidae* como grupo hermano de los Cuculiformes sobre la base de: 1) longitud ulnar menor que la humeral (ch. 82-0), 2) metacarpal III con su extremo proximal amplio y dirigido ventralmente (ch. 86-1), 3) receso caudal del sacro fuertemente excavado, conformando una fosa (ch 95-1), 4) presencia de un ala eutáxica (ch. 140-1), y dos caracteres de musculatura, que no han sido aún corroborados en *Psophia* ni *Cariama*, y que obviamente tampoco pueden ser observados en los fósiles (ch. 124-1, 132-1). Con respecto a los caracteres 1, 2, 3, estos se encuentran también presentes en *Psophia*, siendo el carácter 3 diagnóstico de los Gruiformes (véase Livezey, 1998), el carácter 2 diagnóstico de los Notogrues (véase más abajo) y el carácter 1 se encuentra también en *Strigogyys*, *Salmila*, *Bathornis*, *Phororhacoidea* y numerosos Gruiformes (véase Mayr, 2002a). Finalmente, el carácter 4 es exhibido también por *Psophia*, tal como lo indican Mayr & Clarke (2003).

Adicionalmente, dentro de los Cuculiformes, Mayr & Clarke (2003) acercan *Cariamidae* a los *Opisthocomidae* sobre la base de 1) vomers posteriormente fusionados (ch. 19-1), 2) presencia de la eminencia articular del proceso ótico del cuadrado (ch. 36-1), 3) cuerpo del axis con forámenes neumáticos (ch. 48-1), 4) margen caudal del esternón con dos fosas (ch. 73-1), 5) cresta ilíaca fusionada a las espinas neurales del sacro (ch. 92-1). Los caracteres 1 y 2 se encuentran también presentes en *Psophia*, y los caracteres 2, 3 también existen en *Gruidae* y *Rallidae*, así como una gran cantidad de aves de la denominada "asociación de aves acuáticas" (e.g. *Ciconiidae*, *Ardeidae*, *Cathartidae*). La condición del carácter 4 en los *Cariamidae* es notablemente diferente de aquella presente en *Opisthocomus* (véase más abajo), y por lo tanto, la fenestración posterior del esternón es considerada como no homóloga en ambos grupos. Finalmente, el carácter 5, es aquí considerado como diagnóstico de los Gruiformes, debido a su presencia en *Gruidae*, *Rallidae*, *Heliornithidae*, y en todos los *Cariamidae* conocidos (véase también Livezey, 1998). Consecuentemente, la relación *Opisthocomidae* + *Cariamidae* es considerada aquí como pobremente sustentada. Por otro lado, se considera en el presente trabajo a los *Cariamidae* como cercanamente relacionados a los *Psophiidae* sobre la base de numerosos caracteres osteológicos (véase más abajo).

Cracraft (1982) ha también sugerido que los *Cariamidae* se encontraban cercanamente relacionados a *Psophia* e incluyó a ambos dentro del grupo de los *Psophioidea* (Bonaparte, 1831). Sin embargo, tal como fuera indicado por anterioridad por Cracraft (1981), *Psophioidea* es un grupo originalmente monotípico que en la actualidad incluye únicamente a las especies de *Psophia* y taxones cercanamente relacionados (*vide infra*). En consecuencia *Psophioidea* no es considerado como un nombre válido para abarcar a los *Cariamidae* + *Psophiidae*, grupo que es aquí denominado con el nombre de Notogrues.

En contraposición con el amplio registro fósil y su distribución geográfica pasada prácticamente cosmo-

polita, los Notogruas se encuentran actualmente restringidos en su distribución al Neotrópico, estando representados únicamente por los géneros *Psophia*, *Cariama* y *Chunga*. Al igual que numerosos otros grupos avianos presentes en el Paleógeno de Europa y Norteamérica, como ser los Rheiformes, Trochilidae, Nyctibiidae, y Cathartidae, los Notogruas parecen haber desaparecido de dichos continentes en tiempos miocénicos (Mourer Chauviré, 1982; 2000; Peters, 1991; Mayr, 2005a), siendo en consecuencia su actual distribución geográfica Neotropical una suerte de relictos.

Actualmente la familia Psophiidae se encuentra representada por seis especies incluíbles dentro del género *Psophia*. Dicha familia presenta un registro extremadamente pobre, que se presenta restringido al género y especie *Anissolornis excavatus* Ameghino, 1891, procedente del Mioceno Inferior de Karaiken (Santa Cruz, Argentina; Cracraft, 1968). La posición sistemática de *Anissolornis* ha sido considerada problemática desde su descripción original. Ameghino (1891) la refiere a los Phororhacoidea, pero posteriormente incluye a *Anissolornis* dentro de los Phasianidae (Ameghino, 1895). Más recientemente, Brodkorb (1964) considera al género patagónico como un posible Cracidae. Posteriormente, Cracraft (1973) lo colocó entre los Gruiformes de la familia Aramididae. Finalmente Olson (1985) sugirió la inclusión de *Anissolornis* dentro de los Psophiidae sobre la base de similitudes en el extremo distal del tarsometatarso. De acuerdo con esta última propuesta, *Anissolornis* puede ser referido a Psophiidae sobre la base de 1) trócleas ubicadas prácticamente en un mismo plano (en forma de una pronunciada “U” invertida

en Aramididae), 2) tróclea II únicamente orientada en dirección posterior (orientada posterolateralmente en Aramididae), 3) tróclea IV pobremente dirigida posteriormente (bien dirigida posteriormente en Aramididae), y 4) trócleas distales transversalmente anchas, en especial en vista distal (véase también Cracraft, 1973). Adicionalmente, *Anissolornis* difiere de *Psophia* únicamente en presentar los procesos posteriores de las trócleas metatarsales II y IV pobremente desarrollados. En consecuencia, el registro fósil de los Psophiidae se restringe a la única especie *Anissolornis excavatus*.

Sustento:

1-Holorhinia (Cracraft, 1982) (3-1) (Fig. 3). La condición holorhinal ha sido primariamente definida por Garrod (1873) y posteriormente explicada en mayor detalle por Beddard (1898). En las aves holorhinales las narinas concluyen posteriormente a la altura de los procesos nasales del premaxilar, y presentan el margen posterior de contorno oval. Generalmente, esta condición se encuentra asociada a procesos nasales de los premaxilares dorsoventralmente altos y anchos. Por otro lado, en las aves esquizorhinales, como ser los Charadriiformes y la gran mayoría de los Gruiformes vivos y extinguidos (e.g. *Grus*, *Balearica*, *Messelornis*, *Parvigrus*; Cracraft, 1982; Mayr, 2006), el margen posterior de las narinas es muy agudo, y termina bien por detrás de los procesos nasales del premaxilar, los cuales son consecuentemente delgados y bajos. La condición holorhinal puede ser verificada en *Psophia* (Beddard, 1890a), *Elaphrocnemus* (Mayr & Mourer Chauviré, 2006), *Cariamidae* (Beddard, 1889; Burmeister, 1854), *Bathornis* (Wetmore, 1944), y en mayor grado en los Phororhacoidea, en especial en los Phorusrhacidae (e.g. *Tolmodus*, *Andalgalornis*, *Kelenken*; Ameghino, 1895; Patterson & Kraglievich, 1960; Bertelli *et al.* 2007), en los cuales los procesos nasales del premaxilar son muy altos y gruesos. Lamentablemente la morfología de las narinas externas no se ha preservado adecuadamente en *Strigogyps* ni en *Salmila* (Mayr, 2002a; 2005b). La morfología es variable dentro de la familia Rallidae, en donde la mayoría de los géneros (e.g. *Aramides*, *Porzana*) presentan una condición esquizorhinal, a excepción del curioso género *Himantornis*, el cual es holorhinal (Olson, 1987). Esta última condición es posiblemente derivada y muy probablemente fue adquirida de modo convergente con los Notogruas.

2-Premaxilar recurvado (Mayr, 2002a) (1-1) (Fig. 3). En la mayor parte de los Charadriiformes (e.g. *Haematopus*, *Jacana*, *Charadrius*), así como en numerosos Gruiformes como *Grus* y *Aramus*, el premaxilar es rectilíneo, carente por lo tanto de todo tipo de curvatura en dirección ventral. Esta condición existe en la gran mayoría de los Gruiformes, citándose como una excepción al Rallidae *Himantornis*, el cual presenta una incipiente curvatura premaxilar (Olson, 1973a). En *Psophia*, *Elaphrocnemus*, *Salmila*, *Cariamidae* (e.g. *Cariama*, *Chunga*) y *Bathornis*, el premaxilar se presenta bien curvado ventralmente, encontrándose en este último género una suerte de gancho rostral. Esta curvatura premaxilar se ve acompañada de

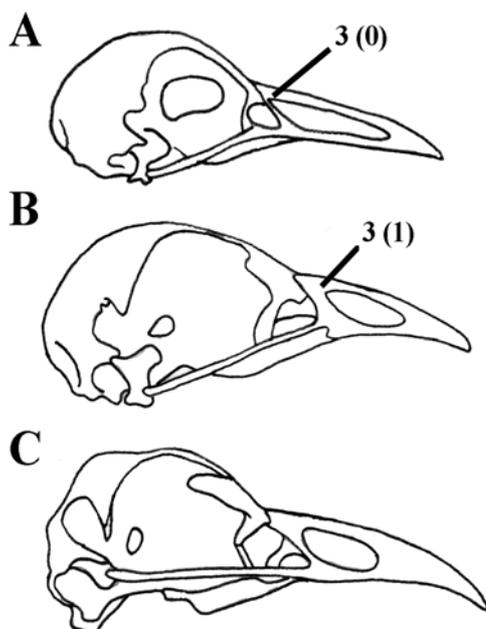


Figura 3. Cráneos en vista lateral de: A, *Canirallus* (Rallidae); B, *Psophia*; C, *Cariama*. No a escala.

una fuerte convexidad del culmen maxilar. En las aves fororracoideas conocidas, dicha curvatura es aún más pronunciada, y la convexidad del culmen se presenta muy bien desarrollada, como ya fuera indicado por Alvarenga & Hofling (2003; Chiappe & Bertelli, 2006; Bertelli *et al.* 2007).

En conclusión, la existencia de una fuerte curvatura premaxilar puede ser considerada como un rasgo sinapomórfico de los Notogrues, adquirido paralelamente por algunos Gruiformes derivados (e.g. *Himantornis*).

3- Sínfisis mandibular orientada dorsalmente (Ameghino, 1895; Lydekker, 1893) (29-1) (Fig. 4). En la detallada descripción de las aves fororracoideas brindada por Ameghino (1895) este autor indica que el perfil de la mandíbula describe una doble curvatura sigmoidea muy pronunciada, estando su región anterior fuertemente dirigida dorsalmente, siendo comparable en su morfología a *Psophia* y *Cariama*. Esta conformación particular de la mandíbula, con la sínfisis dirigida dorsalmente también se encuentra presente en *Chunga*, *Bathornis* y en las aves fororracoideas conocidas (e.g. *Hermosiornis*, *Paraphysornis*, *Physornis*, *Tolmodus*, *Andalgalornis*, *Phorusrhacos*; véase Alvarenga, 1993; Alvarenga & Hofling, 2003). Lamentablemente la conformación prácticamente se desconoce en *Strigogyps*, *Salmila* y *Elaphrocnemus*; en consecuencia la dirección de la sínfisis mandibular es incierta en estos taxones.

En contraposición, en los restantes Gruiformes (e.g. *Grus*, *Rallus*, *Aramides*) y en todos los Charadriiformes (e.g. *Belonopterus*, *Charadius*) la sínfisis mandibular es recta o se dirige levemente en sentido ventral.

En los Notogrues, la presencia de un premaxilar fuertemente curvado ventralmente y una sínfisis mandibular orientada dorsalmente, (caracteres más pronunciados aún en los Phorusrhacidae), son sugestivos de una progresión hacia una mayor carnivoría.



Figura 4. Mandíbula de *Tolmodus* en vista lateral. (tomada de Andrews, 1899). Escala 5 cm.

4- Porción preacetabular del ilion de contorno subcuadrangular (48-1) (Fig. 5). El ilion, en numerosos grupos de la informalmente denominada “asociación de aves acuáticas” (=Waterbird assemblage; Olson, 1985) como ser Ardeidae, Cathartidae, Ciconiidae y Charadriiformes presenta proporciones muy gráciles, especialmente en la región preacetabular. Esta porción ilíaca se presenta dorsoventralmente comprimida y de contorno anterior re-

dondeado y grácil. Esta condición existe también en todos los géneros conocidos de Rallidae, Gruidae y Heliornithidae, siendo dicho proceso en esta última familia aún notablemente más alargado y agudo (e.g. *Podica*; Beddard, 1890b). En contraposición, en Rhynochetidae, Eurypygidae y Aptornithidae, así como en los Notogrues, el ilion es relativamente alto (Cracraft, 1982). En efecto, en los Cariamidae (e.g. *Cariama*, *Chunga*), *Psophia*, y posiblemente *Bathornis* (Wetmore, 1944), *Paracrax* (Cracraft, 1968) e *Idiornis* (Peters, 1995) el escudo preacetabular se extiende dorsoventralmente y se aproxima en altura a la porción postacetabular del ilion, presentando de este modo, un contorno aproximadamente subcuadrangular. En el caso de las aves fororracoideas (e.g. *Psilopterus*, *Procariama*, *Andalgalornis*, *Tolmodus*; Sinclair & Farr, 1932; Rovereto, 1914; Alvarenga & Hofling, 2003) estas características se encuentran aún más acentuadas que en el resto de los Notogrues, exhibiendo, adicionalmente, un pronunciado reborde óseo anterodorsal en el proceso preacetabular ilíaco.

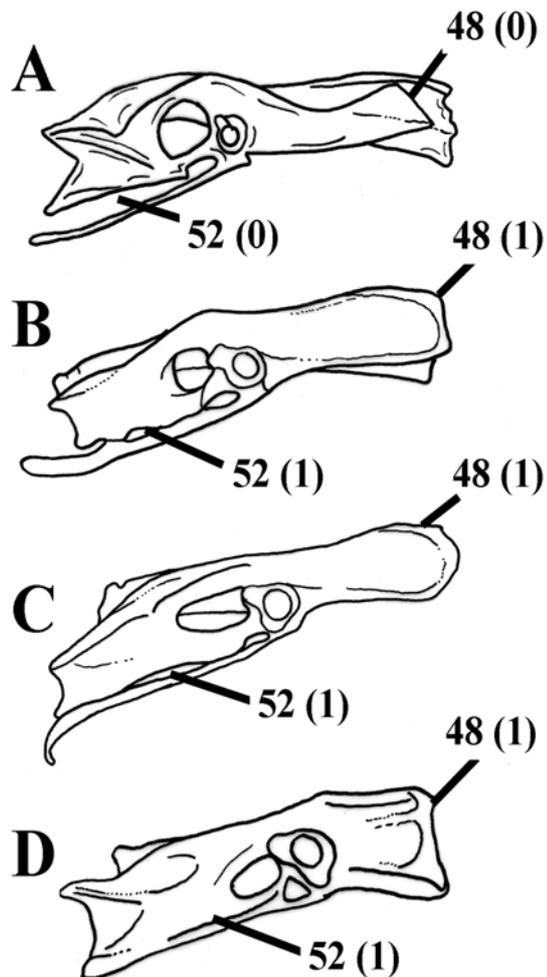


Figura 5. Cinturas pélvicas en vista lateral de: A, *Porzana* (Rallidae); B, *Psophia*; C, *Cariama*; D, *Psilopterus*. (D, modificado de Sinclair & Farr, 1932). No a escala.

5-Fenestra isquiopúbica dorsoventralmente comprimida (Mayr, 2002a) (52-1) (Fig. 5). En la “asociación de aves acuáticas” de Olson (1985), la mayoría de las familias (e.g. Gruidae, Rallidae, Ardeidae, Charadriidae) presenta la fenestra isquiopúbica bien extendida anteroposteriormente y expandida en sentido dorsoventral, debido principalmente a la marcada divergencia existente entre el pubis y el ilion en especial en su sector posterior. Por otro lado, en Cathartidae y Heliornithidae se produce una extensión ventral ósea del isquion que contacta en parte al pubis, obliterando de este modo gran parte de la fenestra isquiopúbica. En *Psophia* y Cariamidae, el pubis se presenta contactando casi en todo su recorrido al margen ventral del isquion, reduciendo en gran medida la extensión dorsoventral de la fenestra isquiopúbica. En *Psophia*, el contacto entre ambos huesos es prácticamente completo, existiendo únicamente pequeñas porciones abiertas de dicha fenestra en los sectores anterior y posterior del pubis. En Cariamidae solo una porción posterior al foramen obturador permanece abierta (Beddard, 1890a). En Phororhacoidea, la unión entre ambos huesos no solo es completa, sino que ambas estructuras llegan a fusionarse (e.g. *Psilopterus*, *Tolmodus*; Sinclair & Farr; Andrews, 1899). Lamentablemente, la morfología de la fenestra isquiopúbica es desconocida en *Strigogyps*, *Idiornis*, *Salmila*, *Paracrax* y *Bathornis*.

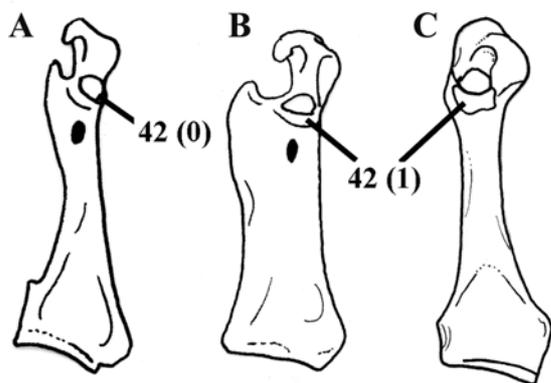


Figura 6. Coracoides derecho en vista lateral de: A, *Himantornis* (Rallidae); B, *Psophia*; C, *Cariama*. (A, B, modificados de Olson, 1973a). No a escala.

6-Húmero con extremo distal oblicuo (Andrews, 1899) (60-1) (Fig. 7). El extremo distal del húmero en la mayoría de los Gruiformes y en todos los Charadriiformes presenta el eje transversal de la epífisis distal perpendicular con respecto al eje mayor diafisiario. En contraposición, en *Psophia*, *Salmila* y Cariamidae la epífisis humeral distal presenta su eje mayor oblicuo con respecto al eje diafisiario, debido al gran desarrollo lateromedial del cóndilo dorsal humeral y a la existencia de un proceso flexor bien definido. Esta condición es acompañada por un notable ensanchamiento y aplanamiento anteroposterior del

extremo distal humeral. Esta misma morfología también es observada en *Idiornis*, *Propelargus* y *Namibiavis* (Idiornithidae; Mourer Chauviré, 1983; 2003), así como en *Elaphrocnemus*, pero en estos géneros el proceso flexor se encuentra más extendido distalmente que en *Psophia*. En los Phororhacoidea, el proceso flexor presenta un gran desarrollo distal, generando un margen humeral distal más oblicuo (Alvarenga & Hofling, 2003; véase más abajo). En conclusión, el margen distal humeral oblicuo con respecto al eje mayor diafisiario es una característica derivada de los Notogrues.

7-Ulna con olécranon bajo y redondeado (Cracraft, 1968) (62-1). En los Gruiformes y Charadriiformes, ancestralmente la ulna presenta un olécranon agudo y protruyente, bien diferenciado de la epífisis proximal ulnar. Esta condición existe en las familias Rallidae, Gruidae y Heliornithidae. Por otro lado, en *Salmila* y *Psophia* el olécranon presenta una escasa extensión proximal, sufriendo, por el contrario, un notable ensanchamiento transversal (Mayr, 2002a). Esta condición se ve también acompañada por una ampliación en el tamaño del cótilo ulnar, el cual se expande notablemente en sentido transversal y adquiere un contorno subcircular. Una condición semejante se presenta también en *Strigogyps*, Cariamidae, Idiornithidae, *Elaphrocnemus*, *Bathornis* y la mayoría de

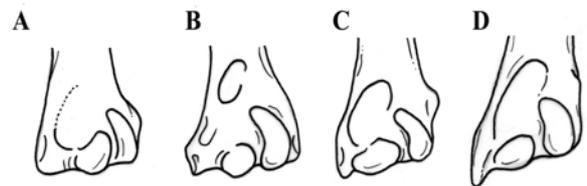


Figura 7. Extremo distal de húmero derecho de: A, *Salmila*; B, *Psophia*; C, *Cariama*; D, *Tolmodus*. (A, B, C, modificados de Mayr, 2002a). No a escala.

los Phororhacoidea (e.g. *Psilopterus*, *Procarriama*, *Tolmodus*). De manera semejante, en *Paraphysornis*, el único Physornithini en el cual se conoce la ulna, el olécranon y el cótilo ulnar proximal se encuentran transversalmente extendidos; pero en contraposición con el resto de los Notogrues el olécranon exhibe un gran desarrollo dorsoventral. Esta última condición es aquí interpretada como convergentemente adquirida con aquella de los Gruiformes basales.

8-Anillo externo de la tróclea carpal bruscamente elevado entre el metacarpo III y el proceso pisiforme (63-1) (Fig. 8). En Neornithes basales como Anatidae, Tinamidae o Galliformes (Mayr & Clarke, 2003), el carpometacarpo presenta los anillos trocleares tanto interno como externo redondeados. En la “asociación de aves acuáticas” la totalidad de las familias avianas presentan la

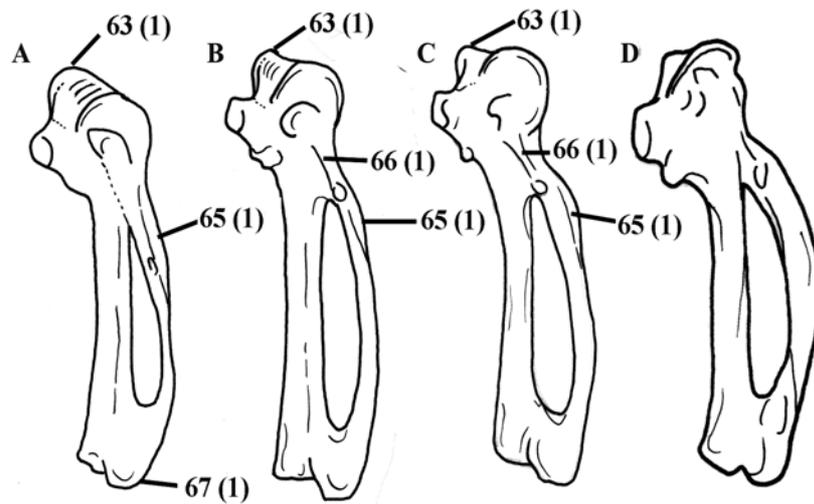


Figura 8. Carpometacarpo izquierdo en vista lateral de: A, *Salmila*; B, *Psophia*; C, *Cariama*; D, *Tolmodus*. (A, B, C, modificados de Mayr, 2002a). No a escala.

tróclea interna redondeada y la externa levemente aguda y pobremente proyectada internamente (e.g. Cathartidae, Ciconiidae). En todos los Charadriiformes (e.g. *Numenius*, *Jacana*) las trócleas carpales se comprimen lateromedialmente, pero su margen proximal sigue siendo redondeado. En los Rallidae, así como en los Gruidae y *Messelornis* (Hesse, 1992; Mourer Chauviré, 1995) la tróclea carpal se expande transversalmente y ambos anillos son proximalmente redondeados. Por otro lado, en *Psophia*, mientras el anillo carpal interno no difiere de aquel presente en otros Gruiformes, el externo se encuentra bien comprimido lateromedialmente y se proyecta fuertemente en sentido dorsal, justo en el sector que separa el proceso pisiforme del metacarpal I. Una morfología semejante es exhibida por los Cariamidae, Idiornithidae, *Salmila*, *Paracrax* y *Bathornis*, así como en los Phororhacoidea. Sin embargo, en estos últimos esta condición se evidencia en un extremo aún mayor, puesto que los anillos trocleares se comprimen hacia la base, y la extensión proximal de ambos es mucho mayor que en los taxones antedichos (e.g. *Psilopterus*, *Titanis*, *Tolmodus*; Sinclair & Farr, 1932; Chandler, 1994; Andrews, 1899). Esta peculiar morfología carpal, con la tróclea orientada verticalmente llevó a pensar a Chandler (1994) que los Phorusrhacidae (o al menos el género *Titanis*) habrían poseído las manos siempre extendidas, a semejanza de los pingüinos actuales. Sin embargo, tal como fuera indicado más arriba, la tróclea carpal es semejante a aquella de los restantes Notogrues, lo que sugiere que los Phorusrhacidae probablemente hayan conservado la capacidad de poder plegar sus alas posteriormente, al igual que la mayoría de las aves vivientes y extinguidas conocidas.

Lamentablemente, en *Strigogyps* los materiales conocidos se encuentran muy pobremente conservados, impidiendo una exacta observación de la morfología de los anillos trocleares proximales.

9-Carpometacarpo con el metacarpal III proximalmente comprimido en sentido transversal y fuer-

temente curvado a lo largo de toda la diáfisis (Olson, 1985) (65-1) (Fig. 8). La existencia de un metacarpal III fuertemente curvado y comprimido en su extremo proximal fue considerada por Olson (1985) como una característica primitiva exhibida por los Cariamae y el peculiar hoatzin (*Opisthocomus*). Tal como fuera notado por este autor (véase también Mourer Chauviré, 1983) dicha morfología no existe en ningún otro Gruiformes o Charadriiformes, más aún, se encuentra ausente en los Neornithes basales conocidos (e.g. Tinamidae, Anatidae, Galliformes), en los cuales el metacarpal III es prácticamente recto y presenta su extremo proximal en forma de varilla. En consecuencia, de acuerdo con Mayr (2000; 2002a) la peculiar morfología exhibida en el extremo proximal del metacarpal III puede ser considerada como una característica diagnóstica de los Cariamae y grupos emparentados. En efecto, esta condición particular del carpometacarpo también existe en *Salmila*, *Psophia*, Idiornithidae, *Bathornis* y la mayoría de los Phororhacoidea (e.g. *Psilopterus*, *Hermosiornis*, *Tolmodus*, *Titanis*).

Lamentablemente no se han preservado porciones proximales del metacarpal III en *Strigogyps* ni en los Physornithini.

10-Presencia de una fuerte cresta conectando el proceso pisiforme con el metacarpal III (Mayr, 2002a) (66-1) (Fig. 8). Mayr (2002a) ha indicado la existencia de una cresta conectando el proceso pisiforme con la porción proximal del metacarpal III en el género *Salmila*. Esta cresta se encontraría conformada principalmente por el margen más ventral del anillo interno de la tróclea carpal y el margen dorsolateral del metacarpal III. Mayr (2000) indicó la presencia de dicha estructura en otros Notogrues, como ser *Psophia*, Cariamidae, *Strigogyps* e Idiornithidae, indicando su ausencia en *Elaphrocnemus*. Más aún, la referida cresta existe en los fororracoideos *Tolmodus*, *Titanis*, *Psilopterus*, *Ciconiopsis* y *Hermosiornis* (Andrews, 1899; Sinclair & Farr, 1932; Kraglievich, 1940; Chandler, 1994; Agnolín, 2004). En *Paraphysornis* esta cresta no se en-

contraría presente, debido principalmente a la reducción absoluta del proceso pisiforme. Sin embargo, la mala preservación del metacarpal III en el único espécimen conocido impide una adecuada evaluación de este carácter.

Por otro lado, en el resto de los Gruiformes (e.g. *Aramides*, *Grus*, *Balearica*) esta cresta no existe, presentándose únicamente un débil reborde óseo por debajo del proceso pisiforme.

La fuerte cresta que conecta el proceso pisiforme con el metacarpal III en los Notogruas, invariablemente culmina en un robusto tubérculo ubicado distalmente y a continuación de dicha estructura. Este abultamiento, ausente en el resto de las aves Neornithes (May, 2002) existe en *Psophia*, *Cariamidae*, *Idiornis*, *Elaphrocnemus*, *Bathornis*, *Psilopterus*, *Hermosiornis*, *Tolmodus* y *Titanis*. Adicionalmente, en este último género dicho tubérculo presenta una condición autapomórfica, encontrándose extremadamente bien desarrollado y posicionado muy proximalmente (véase más abajo).

11-Metacarpal III mucho más extendido ventralmente que el metacarpal II (Mayr, 2002a) (67-1) (Fig. 8). En *Salmila*, así como en *Psophia*, el metacarpal III en vista interna presenta su extremo distal anteroposteriormente expandido y transversalmente comprimido, conformándose de este modo, una suerte de lámina ósea. Una condición semejante existe en el resto de los Gruiformes, incluyendo a *Grus*, *Balearica* y *Aramides*, pero en estos géneros, la expansión anteroposterior del metacarpal es mucho menor. En *Psophia*, *Salmila*, *Cariamidae*, *Idiornis*, *Bathornis*, *Tolmodus*, *Titanis* y *Psilopterus* el extremo distal del metacarpal III se presenta muy extendido distalmente, y sobrepasa en gran medida el margen distal del metacarpal II. Esta morfología se relaciona estrechamente con un incremento dorsoventral de la sínfisis metacarpal distal, la cual presenta aún una mayor extensión en los Phorusrhacidae *Titanis* y *Paraphysornis* (Chandler, 1994; Alvarenga, 1982). Por otro lado, en los restantes Gruiformes (e.g. *Grus*, *Balearica*, Rallidae) la extensión distal de ambos metacarpales es subigual, y en todos los Charadriiformes el extremo distal del metacarpal III se encuentra ubicado muy proximalmente con respecto al metacarpal II (Clarke & Chiappe, 2001).

Lamentablemente, el carpometacarpo se encuentra muy pobremente preservado en *Strigogyps*. Sin embargo, los materiales conservados sugieren que en este género el metacarpal III podría haberse extendido más distalmente que el metacarpal II (véase Mayr, 2005b).

12-Tibiotarso con una cresta bien desarrollada entre la superficie articular proximal y la cresta cnemial lateral (Cracraft, 1968) (72-1) (Fig. 9). Cracraft (1968) ha apuntado acertadamente que *Paracrax* se asemeja a los *Cariamidae* en poseer una cresta bien desarrollada ubicada entre la superficie articular proximal del tibiotarso y la cresta cnemial interna. Dicha cresta existe, y se encuentra también en *Idiornis* y en todos los Phorusrhacidae conocidos (e.g. *Psilopterus*, *Tolmodus*, *Titanis*). Por otro lado, en el resto de los Gruiformes vivos (e.g. Rallidae, Gruidae, Aramidae) esta cresta se presenta evidenciada

por un simple y poco notable reborde óseo.

13-Falange pedal 1-IV con un amplio proceso próximomedial (Mayr, 2002a) (99-1) (Fig. 10). En la mayoría

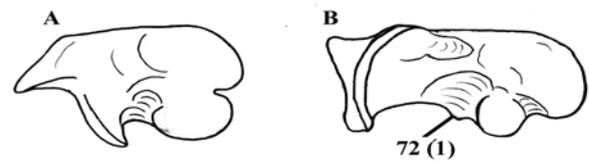


Figura 9. Tibiotarso izquierdo en vista proximal de: A, *Aramides*; B, *Titanis*. No a escala.

de los Gruiformes, incluyendo las familias Gruidae y Rallidae, el extremo proximal de la falange pedal 1-IV se caracteriza por ser redondeado y carente de todo tipo de proyecciones proximales, tanto mediales como laterales. En el caso de *Psophia* y *Salmila* la falange 1-IV presenta una importante y bien marcada protrusión en su margen próximomedial (Mayr, 2002a). En *Cariamidae* y *Bathornis* dicha proyección medial existe, pero su desarrollo es mucho menor, estando representada únicamente por un sobresaliente reborde óseo. En los Phorusrhacidae (e.g. *Psilopterus*, *Procariama*, *Tolmodus*, *Phorusrhacos*, *Physornis*) este reborde también existe, pero su desarrollo es mayor, conformando en este caso una pronunciada lámina ósea anteroposteriormente extendida.

En adición a los rasgos citados anteriormente pueden adicionarse los siguientes caracteres que podrían ser también considerados como diagnósticos de los Notogruas:

1-Longitud anteroposterior de las narinas abarcando menos de 4/5 de la longitud del rostro (Mayr, 2006)

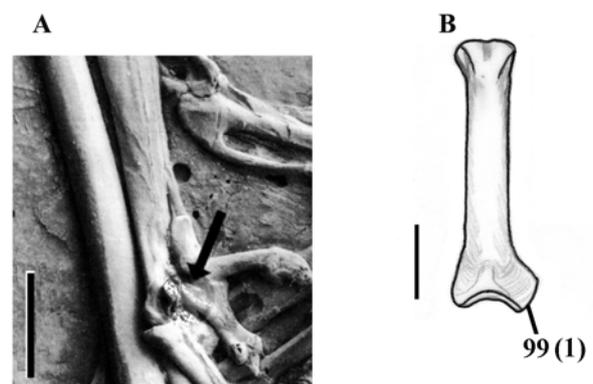


Figura 10. Falange pedal 1-VI izquierda en vista dorsal de: A, *Salmila*; B, *Procariama*. (A, modificada de Mayr, 2002a). Escala 1 cm.

(6-1) (Figs. 3 y 42-A). En Charadriiformes (e.g. *Haematopus*, *Charadrius*, *Gallinago*, *Himantopus*), las narinas presentan una gran extensión anteroposterior, ocupando más o menos 4/5 de la longitud total del rostro. En este caso, la elongación de las narinas externas se ve acompañada por un aumento en su extensión dorsoventral, abarcando así casi la totalidad de la altura del rostro. Una condición semejante puede observarse en la mayoría de los Gruiformes, como ser Gruidae (e.g. *Grus*; Campbell, 1995), Rallidae (*Gallinula*, *Porzana*, *Himantornis*, *Canirallus*), y Heliornithidae (e.g. *Podica*; Beddard, 1898). Por otro lado, en *Psophia*, las narinas se presentan reducidas en extensión anteroposterior, abarcando poco más de 1/2 de la longitud total del rostro (Beddard, 1890a). De este mismo modo, una condición morfológica más derivada es exhibida por *Elaphrocnemus*, *Bathornis* y Cariamidae (e.g. *Cariama*, *Chunga*), en los cuales las fosas nasales no alcanzan siquiera 1/2 de la longitud total del rostro. Esta tendencia en la reducción de las narinas se ve exagerada en las aves fororacoideas, como por ejemplo en *Hermosornis*, *Psilopterus* y *Procariama*, en los cuales las narinas no superan 1/3 de la longitud total del rostro (Kraglievich, 1946; Sinclair & Farr, 1932; Alvarenga & Hofling, 2003). Asimismo, en los Phorusrhacidae (e.g. *Tolmodus*, *Andalgalornis*, *Andrewsornis*, *Kelenken*; Andrews, 1899; Patterson & Kraglievich, 1960; Patterson, 1941; Bertelli *et al.* 2007) las narinas no alcanzan a superar 1/5 de la longitud rostral. En consecuencia, una reducción progresiva en el tamaño de las fosas nasales puede ser observada a través de la línea filogenética de los Notogrues.

2-Coracoides con faceta escapular dorsoventralmente comprimida y transversalmente extensa (42-1) (Fig. 6). En todos los Charadriiformes conocidos (e.g. *Belonopterus*, *Viator*, *Charadrius*; Campbell, 1979; 2002), así como en los Rallidae (e.g. *Rallus*, *Canirallus*, *Fulica*, *Himantornis*; Olson, 1970; 1973a), la faceta escapular es de contorno subovoidal, muy bien excavada, y rodeada por un alto y agudo margen óseo. Una morfología semejante existe en el resto de las aves que componen la “asociación de aves acuáticas” (e.g. Cathartidae, Phoenicopteridae, Ardeidae) y en otras familias de Gruiformes, como ser Heliornithidae, Gruidae y Messelornithidae (Hesse, 1992). Por otro lado, en *Psophia* la faceta escapular se encuentra muy bien expandida lateromedialmente, acercándose en gran medida al proceso procoracoideo, y exhibiendo una importante compresión dorsoventral, poseyendo, de este modo, un contorno aproximadamente elipsoidal. Adicionalmente, en *Psophia*, el reborde óseo que delimita la faceta escapular es bajo y ancho. En *Elaphrocnemus* y *Namibiavis*, la faceta escapular es muy semejante a aquella de *Psophia*, pero en estos géneros la extensión anteroposterior de dicha faceta es mayor, generando de este modo un contorno suboval (véase Mourer Chauviré, 2003). En el caso de Cariamidae e Idiornithidae (e.g. *Idiornis*, *Riacama*, *Propelargus*; Mourer Chauviré, 1981; 1983; Mayr, 2002b) así como en *Paracrax* (Cracraft, 1968) la faceta escapular presenta una profundidad menor que en el resto de los Gruiformes, y se encuentra fuertemente extendida en sentido anteroposterior, es-

tando su eje mayor perpendicular al eje mayor de la diáfisis ósea coracoidal. Asimismo, el anillo óseo que rodea a dicha faceta es de menor tamaño que en el resto de los Gruiformes, encontrándose representado por un reborde redondeado. La extensión de la faceta escapular es aún más pronunciada en los Idiornithidae, en los cuales dicha estructura penetra en gran medida al proceso procoracoideo (Mourer Chauviré, 1983). Lamentablemente, los coracoides referibles a *Strigogyps* y *Salmila* se encuentran pobremente preservados y la morfología de la faceta escapular no es observable en ninguno de los ejemplares conservados.

Por otro lado, la morfología del coracoides es muy peculiar en los Phororhacoidea. Debido a las grandes modificaciones que han sufrido en la cintura escapular (principalmente por la pérdida de la capacidad de vuelo), el coracoides ha experimentado una serie de modificaciones (e.g. pérdida del procoracoides, reducción del proceso acrocoracoideo, fosa escapular muy superficial) que impide una correcta evaluación de los caracteres y accidentes óseos coracoidales. Sin embargo, aunque en los Phororhacoidea la fosa escapular se presenta muy superficial y morfológicamente modificada, aún se encuentra transversalmente expandida y dorsoventralmente comprimida, a semejanza del resto de los Notogrues.

Cariamae Furbringer, 1888

Definición. Cariamae incluye a todas las aves más cercanamente emparentadas a *Cariama* que a *Psophia*.

Contenido: Incluye a *Elaphrocnemus*, *Salmila*, *Strigogyps*, *Paracrax*, Cariamidae, Idiornithidae, *Bathornis* y Phororhacoidea.

Rango estratigráfico: Paleoceno Medio-Actualidad.

Comentarios: La pertenencia de *Elaphrocnemus* a los Cariamae fue propuesta por Mourer Chauviré (1983) sobre la base de caracteres postcraneos. Esta autora lo incluyó como un taxón basal dentro de los Idiornithinae (según Mourer Chauviré, una subfamilia de los Cariamidae; Mayr y Mourer Chauviré 2008). Sin embargo, más recientemente Mayr & Mourer Chauviré (2006) reportaron numerosos caracteres craneos que permiten asignar definitivamente a *Elaphrocnemus* a los Cariamae, pero consideraron sus relaciones dentro del grupo como inciertas. En este trabajo, se considera a *Elaphrocnemus* como un Cariamae basal, posiblemente el más basal dentro del grupo. Sin embargo, esta topología se encuentra sustentada por escasos caracteres y por lo tanto la posición de *Elaphrocnemus* dentro de Cariamae continúa siendo incierta.

Más recientemente, Mayr (2007) refirió el género y especie *Gradiornis walbeckensis* del Paleoceno de Alemania con dudas a los Cariamae. Este autor basó dicha asignación en la ausencia de un foramen para el nervio supracoracoideo en el coracoides, una característica compartida por los restantes Cariamae (Mayr, 2002a). Sin embargo, la presencia de un hipotarso complicado, con canales y surcos, la faceta escapular de contorno subcircular y muy bien excavada, y el húmero con el extremo distal subhorizontal no solo lo excluyen de los Cariamae, sino que también impiden su reconocimiento como parte de los

Notogruas. En consecuencia se considera aquí a *Gradiornis walbeckensis* como *Aves incertae sedis*.

Recientemente Noriega *et al.* (2009) describieron la nueva especie de Cariamidae *Cariama santacruzensis*, procedente del Mioceno Inferior-Medio de la provincia de Santa Cruz, Argentina. Estos autores refirieron la nueva especie al género *Cariama* por presentar 1) el proceso postorbital más robusto y extendido lateralmente que en *Chunga*, 2) basicráneo más bajo y ancho que en *Chunga*, 3) margen del opistótico que delimita la depresión para el proceso dorsal del cuadrado más amplio que en *Chunga*. Sin embargo, estos caracteres son altamente variables dentro de los Cariamae, puesto que un proceso postorbital de morfología muy semejante al presente en "*Cariama*" *santacruzensis* se encuentra en otros taxones, como ser *Bathornis*, *Elaphrocnemus* y *Phororhacoidea*. Más aún, la morfología general de este proceso, en especial su robustez, es indistinguible de aquella exhibida por *Bathornis* (Wetmore, 1944). Del mismo modo, el basicráneo bajo y ancho es aparentemente una condición plesiomórfica, puesto que se encuentra también presente en los notogruas basales *Psophia* y *Elaphrocnemus* (Beddard, 1890; Mayr & Mourer Chauviré, 2006). Finalmente, la morfología del margen del opistótico lamentablemente no se ha preservado en la mayor parte de los Cariamae basales (e.g. *Elaphrocnemus*, Ameghinornithidae, *Paracrax*, Idiornithidae), y por lo tanto, resulta un carácter de validez incierta.

Por otro lado, "*Cariama*" *santacruzensis* presenta caracteres plesiomórficos que se encuentran ausentes en los Cariamidae vivos o que son compartidos con otros grupos de Notogruas. Tal como fuera indicado por Noriega *et al.* (2009), los procesos postorbital y zigomático de la especie fósil carecen de la extensión presente en los Carimidae vivos, y más aún, el postorbital no tiende a contactarse con el proceso zigomático. Esta última característica, contrasta con la condición derivada observada en *Chunga* y *Cariama* (véase más arriba). Más aún, "*C.*" *santacruzensis*, difiere de los Cariamidae vivos en presentar las fosas temporales de mayor tamaño y más fuertemente excavadas, que invaden parcialmente el margen posterior del proceso postorbital, una característica observada en *Bathornis*, *Phororhacoidea* (Wetmore, 1944; véase más arriba) y posiblemente *Idiornis* (Peters, 1995). Más aún, el cóndilo occipital y el foramen magno presentan una orientación más horizontal que en Cariamidae, y el *cavum tympanicum* es más amplio y profundo, caracteres que nuevamente recuerdan la condición de *Bathornis* y *Phororhacoidea*.

Por lo tanto, debido a la ausencia de sinapomorfías compartidas entre "*C.*" *santacruzensis* y los Cariamidae vivos (i.e. *Chunga* y *Cariama*), así como por los caracteres que esta especie comparte con Cariamae no Cariamidae, se propone aquí la exclusión de "*C.*" *santacruzensis* de los Cariamidae (y obviamente de *Cariama*) y se propone un nuevo género, el cual es aquí denominado:

Noriegavis nov. gen.

Especie tipo: *Cariama santacruzensis* Noriega, Vizcaíno & Bargo, 2009.

Diagnosis: *Noriegavis* se distingue de los restantes Cariamae por presentar las siguientes autapomorfías (modificado de Noriega *et al.* 2009): 1) foramen magno elíptico, muy alto y bordeado dorsalmente por dos crestas, 2) prominencia cerebelosa conspicua y globosa.

Holotipo: MPM-PV (Museo Regional Provincial Padre Manuel Jesús Molina, Río Gallegos, provincia de Santa Cruz, Argentina) 3511, cráneo incompleto.

Posición geográfica y estratigráfica: Puesto Estancia La Costa, provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior-Medio).

Etimología: En honor a Jorge I. Noriega, gran paleornitólogo argentino y descriptor original de la especie.

Comentarios: Lamentablemente, debido a la ausencia de materiales craneanos bien preservados de la gran mayoría de los Cariamae basales (e.g. Idiornithidae, *Paracrax*, *Elaphrocnemus*), la posición sistemática de *Noriegavis* dentro del grupo es por ahora incierta, y se lo considera aquí como Cariamae *incertae sedis*.

Sustento:

1-Procesos supraorbitarios muy bien desarrollados (Mayr & Mourer Chauviré, 2006) (9-1) (Fig. 16). En Cariamidae, así como en *Elaphrocnemus*, los huesos frontales presentan amplias y profundas muescas subrectangulares en las que se conectan fuertes procesos supraorbitarios (Mayr & Mourer Chauviré, 2006). Esta condición es compartida también por el género *Bathornis* (Wetmore, 1944). Una morfología muy semejante se encuentra presente en las aves fororracoideas, en donde las muescas para la articulación con dichos procesos son de mucha mayor extensión anteroposterior (véase más abajo); estos procesos llegan incluso, como es en el caso del derivado *Phorusrhacinae Kelenken*, a conectarse posteriormente con una muesca ubicada en el proceso postorbital (Bertelli *et al.* 2007). En contraposición, dichos procesos y sus respectivas muescas en los huesos frontales se encuentran ausentes en el resto de los Gruiformes, así como en *Salmila* y *Psophia* (Mayr, 2002a).

En conclusión, la existencia de procesos supraorbitarios bien desarrollados puede considerarse como diagnóstica del grupo que abarca a todos los Cariamae.

2-Foramen para el nervio supracoracoideo en el coracoides ausente (Mayr, 2002a) (43-1) (Fig. 12). El coracoides en la gran mayoría de los Gruiformes conocidos, incluyendo a los Gruidae, Rallidae y *Psophia* se caracteriza por la existencia de un amplio foramen ubicado por debajo de la faceta escapular para el pasaje del nervio supracoracoideo. Dicha estructura, sin embargo, se encuentra ausente en algunos pocos Gruiformes no relacionados, como ser *Eurypyga*, *Rhynochetos* y los Cariamae (Mayr, 2002a). Dentro de estos últimos, la ausencia de dicho foramen puede ser corroborada en los Ameghinornithidae (incluyendo a *Salmila*), *Elaphrocnemus*, Cariamidae, Idiornithidae (i.e. *Idiornis*, *Smiliornis*, *Riacama*), *Bathornis* y *Paracrax*, así como en todas las aves fororracoideas conocidas (e.g. *Psilopterus*, *Hermosiornis*, *Tolmodus*, *Paraphysornis*). Por otro lado,

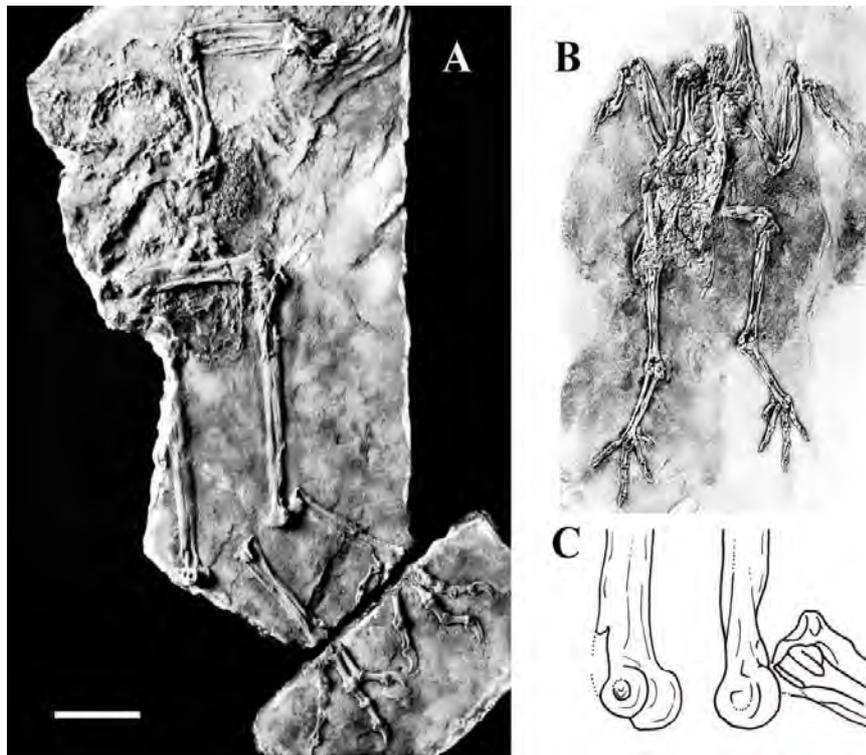


Figura 11. A, esqueleto incompleto de *Salmila robusta*; B, esqueleto incompleto de *Strigogyps sapea*; C, extremo distal de tibiotarso y proximal de tarsometatarso izquierdos de *Strigogyps dubius*. (A,B, tomadas de Mayr, 2002a; 2005a; C, modificado de Mayr, 2005a). Escala 2 cm.

en el supuesto Idiornithidae *Namibiavis*, dicho foramen se encuentra presente y bien desarrollado, una característica plesiomórfica ausente en el resto de los Cariamae (Mourer Chauviré, 2003; Mayr y Mourer-Chauviré, 2008).

El análisis de diversas características adicionales permite sugerir que los siguientes caracteres podrían ser

también considerados como diagnósticos de Cariamae.

1-Margen posterior del esternón formando una aguda espina que se extiende posteriormente a las trabéculas laterales (Mayr, 2002a) (47-2) (Fig. 13). En los Cariamae, a diferencia de los restantes Gruiformes (e.g. *Grus*, *Balearica*, *Rhynochetos*, *Eurypyga*, *Heliornis*, *Psophia*; Beddard, 1898; Miranda Ribeiro, 1937; Mayr, 2000) el margen posterior del esternón presenta dos amplias incisuras que delimitan una aguda proyección posterior semejante a una espina, que sobrepasa posteriormente el nivel de las trabéculas laterales (Mayr, 2000). En *Salmila* el margen posterior del esternón presenta las incisuras

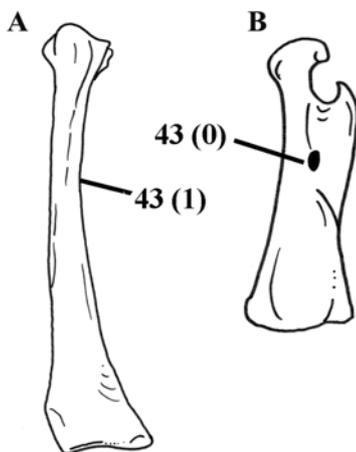


Figura 12. Coracoides izquierdo en vista medial de: A, *Psophia*; B, *Tolmodus*. No a escala.

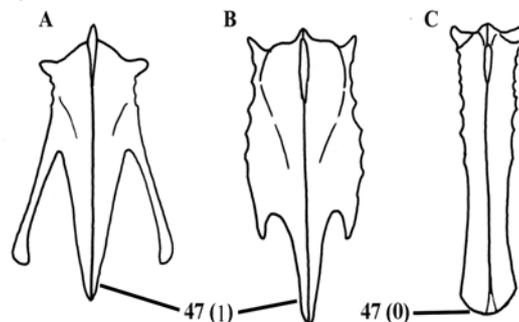


Figura 13. Esternón en vista ventral de: A, *Salmila*; B, *Cariamae*; C, *Psophia*. (A, B, C, modificados de Mayr, 2002a). No a escala.

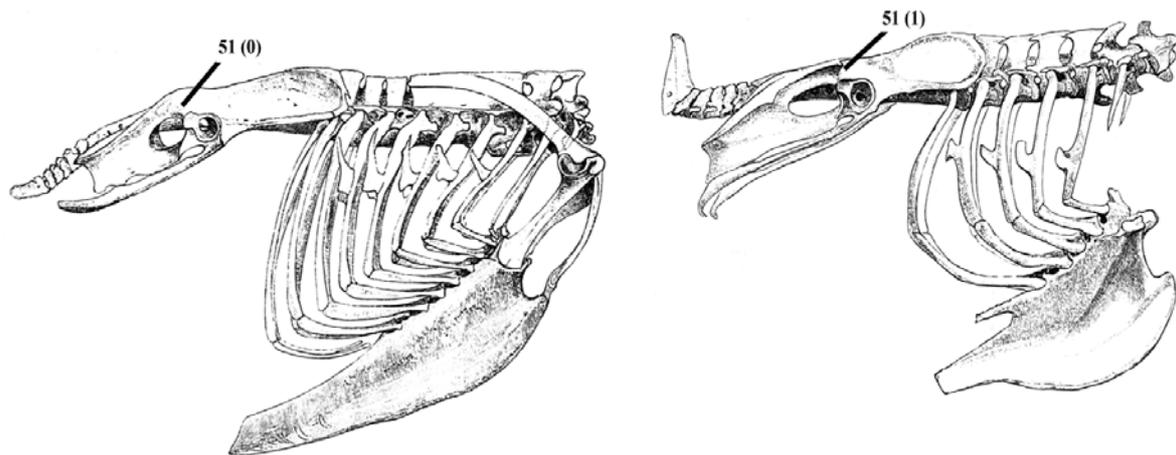


Figura 14. Vista lateral de región torácica de: A, *Psophia*; B, *Chunga*. (A,B, tomados de Beddard, 1890b; 1889). No a escala.

esternales fuertemente desarrolladas, cuyo margen anterior presenta forma de “V” y penetra hasta la mitad anterior del esternón (Mayr, 2000). Una conformación semejante se presenta también en la familia Rallidae, pero en éstos, la proyección esternal posterior en forma de espina no sobrepasa el margen posterior de las trabéculas laterales (Mayr, 2000).

En Cariamidae (i.e. *Cariama*, *Chunga*) las incisuras posteriores del esternón son poco profundas y lateromedialmente amplias, de margen anterior redondeado. En este caso, las trabéculas laterales se encuentran fuertemente reducidas y la proyección posterior media del esternón las supera en gran medida posteriormente. Una condición semejante parece ser exhibida por las aves fororracoideas, de las cuales el esternón solo es conocido en algunos especímenes pobremente preservados del género *Psilopterus* (Sinclair & Farr, 1932). En *Paracrax*, así como en *Strigogyps* la porción posterolateral del esternón no se encuentra preservada.

2-Presencia de seis o menos pares de costillas dorsales, de los cuales cinco (o menos) articulan con el esternón (33-1) (Fig. 14). En los Gruiformes basales como *Podica*, *Grus* y Rallidae existen entre 10 y 7 pares de costillas dorsales, de los cuales al menos seis articulan al margen costal del esternón (véase Beddard, 1890a, b). En *Psophia* existen 9 pares de costillas dorsales de los cuales solo 7 articulan al margen costal esternal (Beddard, 1890a). Por otro lado, en *Chunga* y *Cariama* existen 6 costillas dorsales, y de estas solo cinco articulan en el esternón (Beddard, 1889; 1890a). En *Salmila*, Mayr (2002a) indica que las costillas no se han preservado, pero la región conservada del esternón sugiere que solo cuatro o cinco costillas se articularían a su margen costal, a semejanza de los Cariamidae. Del mismo modo, en *Paracrax* el esternón indica la existencia de solo cinco muescas articulares para las costillas (Cracraft, 1968) y Peters (1995) sugiere una morfología semejante para *Idiornis*. En *Psilopterus*, el úni-

co Phororhacoidea en el cual se conoce a ciencia cierta la morfología del esternón y las costillas, se observa una condición idéntica a aquella de los Cariamidae, con seis pares de costillas dorsales, de los cuales solo cinco articulan con el esternón.

3-Porción preacetabular del ilion mucho más corta que la postacetabular (Andrews, 1899) (49-1) (Fig. 14). En *Psophia*, Heliornithidae, Gruidae y Rallidae, la porción preacetabular del ilion es invariablemente más larga que la postacetabular. En contraposición, en Cariamidae la porción ilíaca preacetabular sufre un importante acortamiento anteroposterior, siendo de este modo, levemente más corta que la porción postacetabular (Patterson & Kraglievich, 1960). En las aves fororracoideas, la porción preacetabular sufre aún un mayor acortamiento anteroposterior (Andrews, 1899; Patterson & Kraglievich, 1960). En consecuencia, su longitud entra al menos dos veces en la longitud postacetabular. Esta condición ocurre en *Psilopterus*, *Procarriama*, *Tolmodus* y *Andalgalornis*.

Las proporciones ilíacas no pueden ser analizadas en los materiales incompletos de *Paracrax*, *Bathornis*, Idiornithidae o Ameghinornithidae debido a la condición fragmentaria en la que es conocida la pelvis en dichos grupos.

4-Cresta transversal supratrocantérica del ilion fuertemente desarrollada (Andrews, 1899) (51-1) (Fig. 14). En gran parte de los Gruiformes, incluyendo a *Psophia*, existe sobre el antitrocánter del acetábulo una elevación pobremente definida y orientada transversalmente con respecto al eje mayor de la porción ilíaca de la pelvis. En Cariamidae, *Paracrax* e *Idiornis* (Peters, 1995) dicha elevación se encuentra fuertemente dirigida lateralmente, conformando de este modo una aguda y bien definida cresta transversal supratrocantérica. En las aves fororracoideas la cresta transversal supratrocantérica presenta un desarrollo aún mayor, estando representada por una fuerte y

aguda saliencia que supera en extensión lateral las expansiones anterolaterales de las alas preacetabulares del ilion. Esta última condición es corroborable en *Psilopterus*, *Procarriama*, *Tolmodus*, *Andalgalornis*, y posiblemente *Hermosiornis*.

La naturaleza fragmentaria de la pelvis en Ameghinornithidae, *Bathornis* y *Elaphrocnemus* impide su análisis en estos grupos.

5- Pigostilo orientado dorsalmente (38-1) (Fig. 15). En Cariamidae, las vértebras caudales libres presentan una pronunciada curvatura dorsal y culminan en un bien desarrollado pigostilo que se orienta dorsalmente. Adicionalmente, todas las espinas neurales vertebrales se dirigen fuertemente en sentido anterior. La orientación del pigostilo se debe posiblemente no solo a la curvatura de la región caudal, sino a la carilla articular anterior pigostilar fuertemente cóncava y a la morfología de su margen anterior, el cual articula en ángulo oblicuo con la última vértebra caudal libre (6^a). Adicionalmente, el pigostilo se presenta comprimido anteroposteriormente y es relativamente alto en sentido dorsoventral. Una condición semejante puede observarse en *Psilopterus* (Sinclair & Farr, 1932) y *Salmila* (Mayr, 2002a). En *Tolmodus* y *Paraphysornis* el pigostilo no se ha preservado, pero las vértebras caudales conservadas presentan la carilla articular anterior del centro muy amplia y fuertemente cóncava, las espinas neurales bien orientadas anteriormente y muy anchas dorsalmente, y los arcos neurales pobremente extendidos posteriormente; todos estos caracteres son sugerentes de una fuerte curvatura en sentido dorsal, lo que muy probablemente también incluiría al pigostilo.

En contraposición, en la mayoría de los Gruiformes, incluyendo a *Psophia*, las vértebras caudales exhiben una nula o pobremente desarrollada curvatura dorsal caudal, y en consecuencia el pigostilo, que aquí es bajo y elongado, se dirige posteriormente, a diferencia de lo que ocurre en los Cariamae.

Nodo 1

Contenido: Ameghinornithidae, Cariamoidea, *Bathornis* y Phororhacoidea.

Comentarios: Los Ameghinornithidae se encuentran compuestos por los géneros *Strigogyps* y *Salmila* (Fig. 11), ambos del Paleógeno de Francia y Alemania (Mourer Chauviré, 1981; Mayr, 2000; 2002a; Peters, 2007). El primero de estos géneros abarca dos especies,

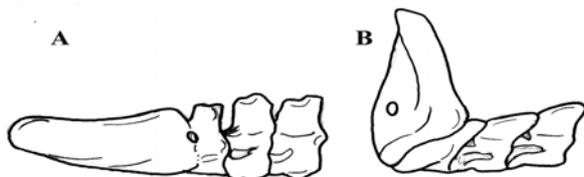


Figura 15. Pigostilo con últimas vértebras caudales libres de: A, *Psophia*; B, *Cariama*. No a escala.

Strigogyps sapea (= *Aenigmavis*) Peters, 1987 y *S. dubius* Gaillard, 1908 (= *Ameghinornis* Mourer Chauviré, 1981) distinguibles únicamente por diferencias de tamaño y proporciones (Mayr, 2005b; véase Peters, 2007). Este género ha sido considerado con anterioridad por Mourer Chauviré (1981) y Peters (1987) como evidencia para sustentar la existencia de Phororhacoidea en el Paleógeno de Europa. Sin embargo, más recientemente Alvarenga & Hofling (2003) luego de un detallado análisis osteológico consideraron a *Strigogyps* como un ave de afinidades inciertas, remarcando algunas similitudes con los Idiornithidae. *Strigogyps* es caracterizable por presentar el extremo proximal humeral pequeño y la cresta deltoidea consecuentemente reducida (véase Mayr, 2005b).

Recientemente, Mayr (2000; 2002a; fig. 11) describió el nuevo género y especie *Salmila robusta* del Eoceno de Alemania, el cual debido a sus numerosas peculiaridades fue considerado como el único representante de la familia monotípica Salmilidae. En este trabajo, se considera a *Salmila* y *Strigogyps* como géneros cercanamente relacionados y ambos incluíbles bajo los Ameghinornithidae, debido a que comparten numerosos caracteres (e.g. tibiotarso con puente supratendinoso distal ausente; extremo distal del tibiotarso con cóndilo distal lateral de contorno subcircular y de tamaño mucho mayor que el cóndilo medial; extremo distal del tibiotarso con amplia incisura intercondilar; extremo distal del tibiotarso con tubérculo epicondilar medial muy saliente y precedido por una profunda fosa; tarsometatarso robusto y más corto que el húmero; tarsometatarso con el hipotatarso compuesto por dos delgadas crestas protruientes, de las cuales la medial es muy aguda y bien desarrollada; Mayr, 2002a; 2005b; Peters, 2007; Fig. 11). La posible estrecha relación filogenética entre *Salmila* y *Strigogyps* ya ha sido esbozada con anterioridad de un modo preliminar por Mayr (2002a; véase también Peters, 2007), y se ve aquí corroborada mediante el presente análisis cladístico.

Adicionalmente, el taxón *Fulicaletornis venustus* (Marsh, 1872) del Eoceno Medio de Wyoming, representado únicamente por un extremo distal de tibiotarso ha sido considerado como posiblemente relacionado a *Salmila* por Mayr (2000). De acuerdo a este autor, *Fulicaletornis* es aquí incluído dentro de los Ameghinornithidae sobre la base de los siguientes caracteres: extremo distal del tibiotarso con el cóndilo lateral de contorno subcircular y de tamaño mucho mayor que el cóndilo medial, amplia y superficial incisura intercondilar, tubérculo epicondilar medial muy saliente y precedido por una profunda fosa. Sin embargo, *Fulicaletornis* difiere del resto de los Ameghinornithidae en la plesiomórfica retención del puente supratendinoso.

Sustento:

1-Tarsometatarso con hipotatarso simple y macizo, sin canales ni surcos hipotarsales (87-1) (Wetmore, 1927). Alvarenga (1983) indica que un tarsometatarso simple, sin surcos ni crestas hipotarsales, cuadrangular en vista proximal y triangular en vista posterior es una conformación única de las aves fororracoideas (véase también Alvarenga & Hofling, 2003). Sin embargo, una condición

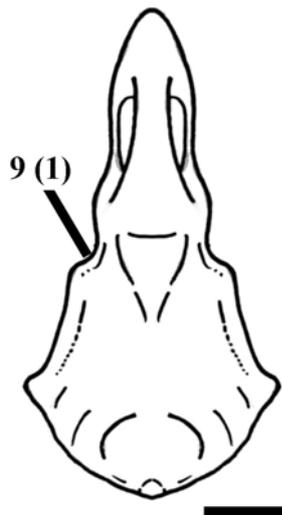


Figura 16. Cráneo en vista dorsal de *Elaphrocnemus* (modificado de Mayr & Mourer Chauviré, 2006). Escala: 1 cm.

indistinguible de aquella de las aves fororracoideas existe en los Cariamidae, Idiornithidae y Bathornithidae, siendo en estos grupos el hipotarso también simple y macizo, de contorno proximal subcuadrangular y posterior subtriangular. (Mourer Chauviré, 1983; Olson, 1985).

Por otro lado, tanto en *Psophia* como en *Elaphrocnemus* el hipotarso presenta una conformación plesiomórfica aún compleja, con al menos dos surcos y crestas hipotarsales y un canal hipotarsal cerrado por hueso (Cracraft, 1973a; pero véase Mayr, 2002a, b). En *Strigogyps* y *Salmila* el hipotarso es poco complejo, estando representado por dos crestas, separadas entre sí por un amplio y poco profundo surco hipotarsal (Peters, 1987; Mayr, 2005b).

En consecuencia, la existencia de un hipotarso simple y macizo puede ser considerado como diagnóstico de los Ameghinornithidae + Cariamoidea + *Bathornis* + Phororhacoidea, parcialmente de acuerdo con la propuesta de Cracraft (1982), quien ha considerado esta morfología hipotarsal como diagnóstica de los Cariamae.

Nodo 2

Contenido: Cariamoidea, *Bathornis* y Phororhacoidea.

Comentarios: En este nodo se abarca la dicotomía que incluye, por un lado a los Cariamoidea y por otro lado a los Bathornithidae + Phororhacoidea. Tradicionalmente, los Bathornithidae (representados únicamente por el género *Bathornis*) fueron considerados como un grupo muy cercanamente relacionado a los Cariamidae, y posiblemente incluible dentro de estos últimos (e.g. Wetmore, 1933; Mourer Chauviré, 1983; Olson, 1985). Wetmore (1933) sugirió la cercanía entre ambos taxones por caracteres de similitud general, y especialmente por la derivada conformación del hipotarso y la disposición y morfología de las falanges pedales. En este trabajo, sin embargo, estos ca-

racteres son considerados como diagnósticos de un grupo más abarcativo, puesto que su presencia puede ser corroborada al menos en las aves fororracoideas, y en el caso de la morfología hipotarsal, esta se encuentra también presente en los Idiornithidae (*vide infra*).

Sustento:

1-Falange ungueal del dedo II de mayor tamaño y más curvada que el resto de las falanges ungueales (97-1) (Alvarenga & Hofling, 2003). En todos los Phororhacoidea existe en las falanges ungueales de los dedos I y II (y en especial en esta última) un fuerte tubérculo flexor redondeado y protruyente. Por otro lado, en las ungueales III y IV esta estructura es elíptico alargada y dorsoventralmente comprimida. En estas aves las falanges ungueales de los dedos I y II son fuertemente arqueadas y comprimidas lateralmente (en especial aquella del dedo II), mientras que las de los dedos III y IV son más rectas y anchas. Esta condición es observable en *Psilopterus*, *Procarium*, *Tolmodus*, *Paraphysornis* y *Physornis* (Ameghino, 1895; Sinclair & Farr, 1932; Patterson & Kraglievich, 1960; Alvarenga, 1982). Una morfología comparable existe tanto en los Cariamidae, como en *Bathornis* e *Idiornis* (Peters, 1995; Wetmore, 1944). La falange ungueal del dedo II es utilizada en los géneros actuales *Cariama* y *Chunga* principalmente para la retención de las presas en el suelo mientras se alimentan (Miranda Ribeiro, 1937), comportamiento que posiblemente pueda ser extrapolado a los Phororhacoidea, Idiornithidae y *Bathornis*, los cuales exhiben una morfología pedal muy semejante.

Asimismo, tanto en los Cariamidae como en *Bathornis* y los Phororhacoidea las falanges preungueales del dedo II son muy cortas. De este modo el extremo distal de la falange 2-II se extiende hasta aproximadamente el nivel del extremo proximal de la falange 2-III (Wetmore, 1933; Mayr, 2005b). En contraposición, en *Idiornis* el extremo distal de la falange 2-II sobrepasa en gran medida el nivel del margen proximal de la falange 2-III (Peters, 1995).

La conformación peculiar de las falanges ungueales en Cariamidae, *Bathornis* y Phororhacoidea, en especial aquella del dedo II, se encuentra ausente en el resto de los Gruiformes, incluyendo a *Salmila*, *Strigogyps* y *Psophia*.

Cariamoidea (Stejneger, 1887)

Definición: Todas las aves más cercanamente emparentadas a Cariamidae que a *Phorusrhacos*.

Contenido: Cariamidae, *Paracrax* e Idiornithidae.

Rango estratigráfico. Paleoceno Medio-Actualidad.

Comentarios: La familia Idiornithidae es un taxón representado por especies con una mayor tendencia hacia la pérdida del vuelo que los restantes Cariamoidea. Este clapo se diagnostica por una serie de caracteres derivados, entre los cuales pueden citarse: 1) coracoides con acroracoides reducido; 2) coracoides con faceta escapular muy amplia, poco profunda y que alcanza la base del procoracoides; 3) húmero con cóndilos distales separados por un amplio y profundo surco; 4) foramen neumático del húmero ubicado en una amplia fosa; 5) surcos tricipitales del húmero pobremente delimitados; 6) ulna

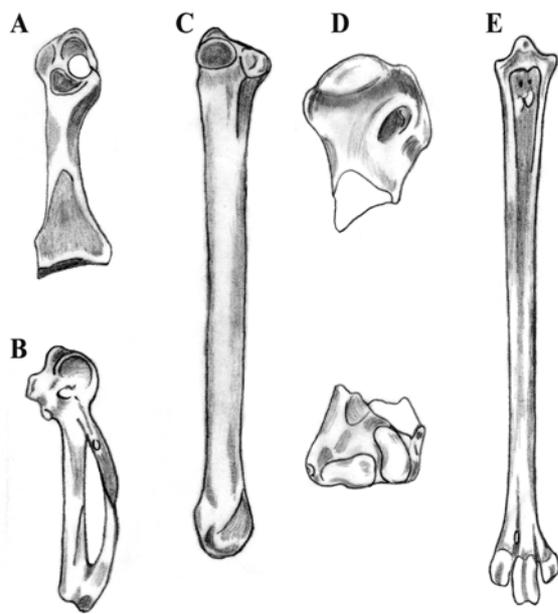


Figura 17. A-C, *Idiornis cursor*: A, coracoides derecho en vista lateral; B, carpometacarpo izquierdo en vista lateral; C, ulna derecha en vista anterior. D, húmero izquierdo incompleto de *Idiornis itardensis*; E, tarsometatarso derecho de *Idiornis gallicus*; (modificados de Mourer Chauviré, 1983). Escala 1 cm.

rectilínea y muy robusta; 7) carpometacarpo con metacarpiano I comprimido anteroposteriormente; 8) diáfisis del tarsometatarso con una pronunciada compresión anteroposterior; (Mourer Chauviré, 1983; Mayr, 2002a; 2005b; Fig. 17). Dentro de los idiornítidos son reconocidos actualmente cinco géneros: *Idiornis*, *Propelargus*, *Occitaniavis*, *Oblitavis* y *Namibiavis*. *Idiornis*, es el género tipo de la familia y se encuentra representado por seis especies, distribuidas en dos grupos (Mayr, 2002b), el primero de ellos abarca a especies de mayor tamaño y con tarsometatarso robusto: *I. tuberculata* Peters, 1995, *I. anthracinus* Mayr, 2000 e *I. robustus* (Lambrecht, 1935) (= *Geiseloceros* Lambrecht, 1935; Mayr, 2002b), y un segundo grupo de especies de tarsometatarso extremadamente grácil: *I. cursor* Milne Edwards, 1891 (= *I. gallicus* Cracraft, 1973a), *I. gaillardi* Milne Edwards, 1891 (= *I. gracilis* Milne Edwards, 1891) e *I. itardiensis* Mourer Chauviré, 1983. Todas ellas del Eoceno-Mioceno de Francia y Alemania. Adicionalmente, tres géneros monoespecíficos han sido descritos para el Oligoceno de Francia: *Propelargus* Lydekker, 1891 (= *Strigogyps* pro parte), *Occitaniavis* Mourer Chauviré, 1983 y *Oblitavis* Mourer Chauviré, 1983. *Propelargus* se caracteriza por el tarsometatarso bien expandido distalmente en sentido transversal y con las trócleas distales cortas y robustas, e incluye a la especie *Propelargus cayluxensis* Lydekker, 1891, conocida únicamente por el tarsometatarso y el tibiotarso. El género *Occitaniavis* se caracteriza por su gran tamaño y el tibiotarso con los cóndilos distales

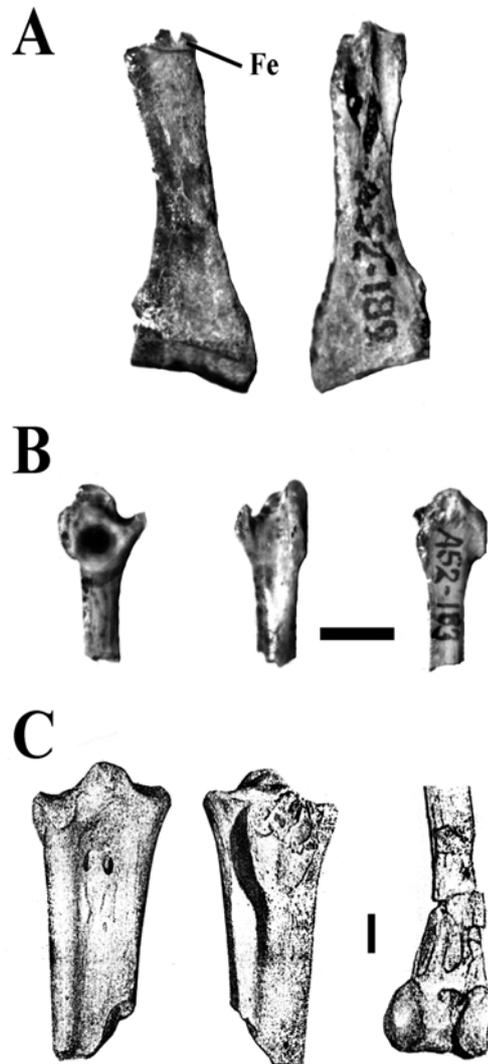


Figura 18. A, coracoides derecho de *Riabama caliginea* en vistas lateral (izquierda) y medial (derecha); B, coracoides izquierdo de *Smiliornis penetrans* en vistas lateral (izquierda), anterior (centro) y medial (derecha); C, extremo proximal de tarsometatarso en vista anterior (izquierda) y posterior (centro) y extremo distal de tibiotarso derechos de *Paleopsilopterus itaboraiensis*. Fe: faceta escapular. Escala: 1 cm.

subiguales en tamaño y subparalelos, e incluye a la especie *Occitaniavis elatus* (Milne Edwards, 1891), conocida únicamente por su tibiotarso, metacarpianos y fémur no asociados. Finalmente se ha reportado *Oblitavis*, diagnosticable sobre la base de la peculiar morfología humeral, con ambos extremos humerales extendidos lateromedialmente y comprimidos anteroposteriormente, y el foramen neumático proximal ausente; en este género se incluye la única especie *Oblitavis insolitus* Mourer Chauviré, 1983 (Mourer Chauviré, 1983).

A estos numerosos registros europeos debe agregárseles el de un Idiornithidae indeterminado del Paleoceno de Brasil mencionado por Alvarenga (in Mourer Chauviré, 2000). En consecuencia, el registro de idiornítidos en Sudamérica se encuentra basado hasta el

día de hoy únicamente en esta mención. Sin embargo, pueden referirse a dicha familia los géneros *Smiliornis penetrans* Ameghino, 1899 y *Riacama caliginea* Ameghino, 1899 del Oligoceno de Patagonia, ambos considerados recientemente como Cariamae no-fororracoideos (Agnolín, 2004). *Riacama* ha sido basado sobre la base de un coracoides derecho incompleto, y fue originalmente referido a los Cariamidae por Ameghino (1899), criterio seguido más recientemente (Agnolín, 2004; Fig. 18-A). *Riacama* es asignable a los Cariamae por la ausencia de foramen supracoracoideo, y a los Cariamoidea por la gran extensión de la fosa escapular. Dentro de esta agrupación es referible a los Idiornithidae por la escasa profundidad de dicha faceta y la ausencia de fosa coracoidea distal (presente en *Cariama*, *Chunga*). Dentro de los Idiornithidae *Riacama* puede ser diagnosticado por sus robustas proporciones y el cuello coracoidal más ensanchado transversalmente que en el resto de los géneros, siendo de sección prácticamente elipsoidal.

Por otro lado, *Smiliornis* se conoce mediante un extremo proximal de coracoides izquierdo (Fig. 18-B). Dicho género ha sido asignado por Ameghino en su descripción original (1899) a los Phororhacoidea, siendo más recientemente referido a Cariamoidea *incertae sedis* (Agnolín, 2004). *Smiliornis* es asignable a los Idiornithidae por la reducción del proceso acroracoideo, que en el género sudamericano es tan extrema que su condición solo se asemeja a los materiales referidos a *Propelargus* (véase más arriba). Difiere sin embargo por la faceta escapular de contorno subcircular (elipsoidal en *Propelargus*) y el proceso procoracoides bien desarrollado y dirigido proximalmente como en el resto de los Cariamoidea (reducido en *Propelargus*).

Adicionalmente, para el Paleoceno superior de Brasil, el género y especie *Paleopsilopterus itaboraiensis* Alvarenga, 1985 fueron establecidos sobre la base de un extremo proximal de tarsometatarso y dos extremos distales muy incompletos y deformados de tibiotarsos (Alvarenga, 1985; Fig. 18-C). Alvarenga indicó su ubicación dentro de los Phororhacoidea por la existencia de un hipotarsos simple, de contorno cuadrangular en vista proximal y subtriangular en vista posterior, una característica que sin embargo, se encuentra también presente en Idiornithidae, *Bathornis* y otros Cariamoidea (véase más arriba). Más aún, Alvarenga asignó *Paleopsilopterus* a los Psilopteridae sobre la base de su pequeño tamaño, proporciones gráciles (comparado con los Phorusrhacidae) y el tibiotarso con el puente supratendinoso con el margen inferior transversal al eje mayor de la diáfisis ósea. Todas estas características se encuentran también presentes en numerosos Cariamoidea (e.g. *Idiornis*, *Bathornis*, *Occitaniavis*, *Propelargus*, *Elaphrocnemus*; Cracraft, 1973a; Mourer Chauviré, 1983). Más aún, *Paleopsilopterus* difiere de los demás Psilopteridae, por presentar el tarsometatarso con el tubérculo intercotilar ancho, bajo y redondeado, surco metatarsal anterior muy amplio, cóndilos distales del tibiotarso poco comprimidos lateralmente, cóndilo lateral del tibiotarso no extendido posteriormente, surco intercondilar distal del tibiotarso muy amplio y puente supratendinoso tibiotarsal estrecho (Alvarenga, 1985;

Alvarenga & Hofling, 2003). Estos caracteres se encuentran ampliamente distribuidos dentro de los Cariamoidea, y sugieren la exclusión de dicho género de los Psilopteridae, donde fuera ubicado originalmente (Alvarenga, 1985; Alvarenga & Höfiling, 2003). Adicionalmente, *Paleopsilopterus* presenta caracteres que no son concordantes con su asignación a los Phororhacoidea. Tal como fuera indicado por Alvarenga (1985) el surco extensor del tibiotarso presenta una posición muy central, y se continúa con un surco presente en la cara anterior del tubérculo intercotilar del tarsometatarso, una característica existente en los Idiornithidae (e.g. *Idiornis*; Mourer Chauviré, 1983), pero ausente en los Phororhacoidea, los cuales presentan el surco extensor del tibiotarso fuertemente medializado (Livezey, 1998). Más aún, el hipotarsos muy prolongado distalmente, sobrepasando el nivel de los forámenes interóseos [considerado por Alvarenga, (1985) como un carácter único de *Paleopsilopterus*] es una característica también compartida con los Idiornithidae (Mourer Chauviré, 1983). Adicionalmente, *Paleopsilopterus* presenta una fuerte compresión anteroposterior del tarsometatarso, característica también presente en los Idiornithidae. En consecuencia, las numerosas similitudes presentes entre *Paleopsilopterus* y los Idiornithidae permiten incluir al género brasilero en esta agrupación taxonómica e indican su exclusión de los Phororhacoidea. Dentro de los Idiornithidae, *Paleopsilopterus* es distinguible del resto de los géneros por presentar el cóndilo distal lateral del tibiotarso más redondeado y bien dirigido externamente y asimismo se diferencia de *Idiornis* por presentar el hipotarsos en vista posterior levemente más expandido transversalmente y el tubérculo intercotilar más robusto.

Más recientemente, Acosta Hospitaleche & Tambussi (2005) asignaron un extremo proximal de tarsometatarso al género *Paleopsilopterus*, procedente del Eoceno Superior de Gran Hondonada, provincia de Chubut, Argentina. Dichas autoras asignaron el material a la familia Psilopteridae sobre la base de la siguiente combinación de caracteres: cótilos proximales del tarsometatarso fuertemente excavados, eminencia intercotilar elevada y redondeada, hipotarsos simple formando un triángulo, superficie anterior cóncava disminuyendo hacia el extremo distal, forámenes vasculares proximales abiertos dentro de una profunda cavidad central ubicada proximalmente a la tuberosidad muscular tibial anterior (Acosta Hospitaleche & Tambussi, 2005: 130). Sin embargo, la totalidad de estos caracteres se encuentra también presente en los Cariamoidea, en especial Idiornithidae (e.g. *Idiornis*; Mourer Chauviré, 1983; véase más arriba). Más aún, Acosta Hospitaleche & Tambussi (2005) refirieron dicho material a *Paleopsilopterus* sobre la base de la prolongación distal del hipotarsos y la gran amplitud del surco metatarsal anterior, caracteres, que como fuera indicado anteriormente, son característicos de los Idiornithidae. Del mismo modo, la referencia del material de Chubut a esta última agrupación taxonómica se encuentra también sustentada por exhibir una notable compresión anteroposterior en la diáfisis del tarsometatarso (*vide supra*). Adicionalmente, este material difiere del resto de los géneros de Idiornithidae por la

presencia de un tubérculo intercotilar muy bajo y redondeado, una característica única del material de Gran Hondonada (Acosta Hospitaleche & Tambussi, 2005). En consecuencia, el presente espécimen es aquí considerado como Idiornithidae gen. et sp. nov.

Recientemente, Mourer Chauviré (2003) asignó a la familia Idiornithidae el género y especie *Namibiavis senutae* del Mioceno de Namibia (África). Este taxón presenta una gran cantidad de plesiomorfías cuando es comparado con el resto de los Cariamae (e.g. coracoides con foramen para el nervio supracoracoideo presente, coracoides con procesos acoracoideo y procoracoideo bien desarrollados, pero alejados entre sí, faceta escapular profunda, coracoides con depresión distal medial con un gran foramen neumático, húmero grácil y elongado, con epicóndilo bien orientado ventralmente). Todas estas plesiomorfías se encuentran en *Psophia* y en el Cariamae basal *Elaphrocenus*, con el cual *Namibiavis* presenta numerosas similitudes adicionales (véase Mourer Chauviré, 2003). Todos estos caracteres plesiomórficos sugieren la exclusión de *Namibiavis* de los Idiornithidae.

Dentro de los Cariamoidea se incluye en este trabajo al género *Paracrax*, del Eo-Oligoceno norteamericano, el cual se caracteriza por un esternón muy peculiar, de contorno subrectangular, cuya quilla media presenta una notable concavidad en su porción media (Cracraft, 1968). Este género se compone de tres especies, distinguibles principalmente por grandes diferencias en tamaño: *P. antiqua*, *P. wetmorei* y *P. gigantea*, todas ellas revisadas detalladamente por Cracraft (1968).

Sustento:

1-Coracoides con procoracoides y tuberosidad braquial muy bien desarrollados que tienden a contactarse (Mourer Chauviré, 1983) (40-1) (Fig. 19). En *Psophia*, *Elaphrocenus*, *Namibiavis* y Ameghinornithidae el coracoides es muy semejante al resto de los Gruiformes. En estos, el proceso procoracoidal se presenta dirigido principalmente en sentido posterior y se encuentra algo orientado dorsalmente. Del mismo modo, la tuberosidad del acoracooides se encuentra normalmente desarrollada, y no se proyecta fuertemente en sentido ventral.

En *Bathornis* y las aves fororracoideas el coracoides sufre notables transformaciones, entre ellas la reducción del acoracooides y del procoracoides (véase más abajo). Por otro lado, tanto en los Cariamidae como en *Idiornis*, el proceso procoracoidal se presenta fuertemente desarrollado y curvado proximalmente, contactándose con la tuberosidad braquial del proceso acoracooidal, la cual se proyecta en sentido ventral. El contacto y fusión entre ambas estructuras conforma una suerte de anillo, característica exclusiva de Cariamidae e *Idiornis* (Mourer Chauviré, 1983; Mayr, 2005b). En *Paracrax*, ambos procesos presentan una morfología muy semejante a la de los Cariamidae, pero en este caso, ambas estructuras no llegan a contactarse (Cracraft, 1968).

En *Propelargus* y *Smiliornis*, el acoracooides sufre una notable atrofia, preservándose únicamente una estructura bulbosa en el extremo proximal coracoidal (Mourer Chauviré, 1981; Agnolín, 2004). Sin embargo, am-

bos géneros retienen el proceso procoracoidal bruscamente dirigido en sentido proximal, e incluso en *Smiliornis* dicho proceso presenta un desarrollo semejante a aquel presente en *Idiornis*.

Cariamidae Bonaparte, 1853

Definición: Clado que abarca a *Chunga*, *Cariama*, su ancestro común más cercano y todos sus descendientes. Contenido: incluye a los géneros *Chunga* y *Cariama*.

Rango estratigráfico: Mioceno Inferior-Actualidad.

Comentarios: La familia Cariamidae representa actualmente el único grupo de Cariamoidea y Cariamae vivientes, y junto con *Psophia* constituyen los únicos Notogrues existentes en la actualidad. En congruencia con su escasa diversidad actual, los Cariamidae fósiles cuentan con un registro extremadamente pobre. Con la exclusión de *Riacama caliginea* de los Cariamidae (véase más arriba) el registro fósil de esta familia se encuentra restringido a la neoespecie *Cariama cristata*, del Pleistoceno Superior de Brasil y Uruguay (Winge, 1888; Tambussi *et al.* 2005), a la extinta *Chunga incerta*, del Plioceno Superior de la provincia de Buenos Aires (Argentina) (Tonni, 1974) y a restos craneanos y postcraneanos referibles a Cariamidae indeterminados y a especies indeterminadas de los géneros *Chunga* y *Cariama*, procedentes del Mioceno Inferior de la provincia de Santa Cruz (Argentina) (Chiappe, 1991; Noriega *et al.* 2005, 2009; véase más arriba).

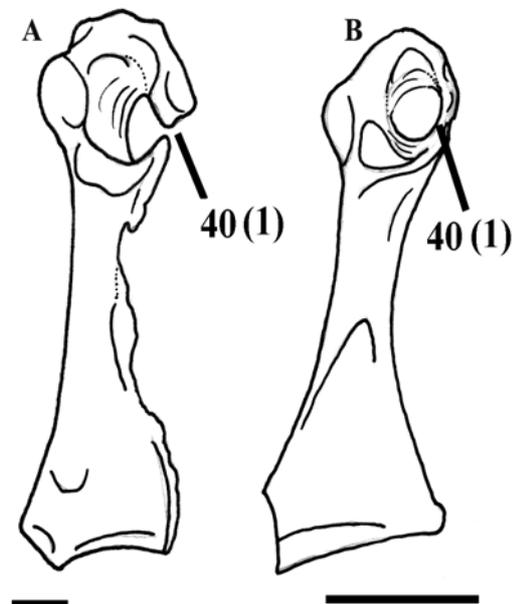


Figura 19. Vista lateral de coracoides izquierdo de: A, *Paracrax wetmorei*; B, *Idiornis minor*. (A, modificado de Cracraft, 1968; B, modificado de Mourer Chauviré, 1983). Escala: 1 cm.

Las especies actuales de la familia Cariamidae se caracterizan por un plumaje general gris pálido con un leve barrado más oscuro en alas y cola (Miranda Ribeiro, 1937). Dicha coloración fue considerada por diversos autores como una adaptación de los Cariamidae a los ambientes semiáridos que ocupan en la actualidad (Olson, 1973b). Olson (1973b) mediante el análisis del plumaje aberrante de la especie viviente *Cariama cristata* consideró que la coloración de los ancestros de estas aves sería mucho más oscuro, con una tonalidad general parda, y el pecho oscuro barrado de gris pálido (Olson, 1973b), una coloración que posiblemente también estuviera presente en las aves Phororhacoidea.

Sustento:

1-Proceso postorbital muy desarrollado que tiende a contactarse con el proceso zigomático (11-1) (Fig. 20). En los Notogrues, el proceso postorbital de los frontales se encuentra fuertemente desarrollado, siendo muy saliente lateralmente y presentando un contorno subtriangular (Mayr & Mourer Chauviré, 2006). En *Elaphrocnemus*, *Bathornis* y *Psophia* el proceso postorbitario se dirige en sentido ventral. La morfología de los procesos postorbitarios en Idiornithidae es desconocida, pero aparentemente no se encontrarían muy proyectados lateralmente (Peters, 1995). En los Phororhacoidea (e.g. *Psilopterus*, *Tolmodus*) los procesos postorbitarios son muy robustos y bien extendidos anteroposteriormente, encontrándose pobremente dirigidos en sentido posterior. En *Hermosiornis milneedwardsi*, por el contrario, dichos procesos se encuentran muy reducidos (Karglievich, 1946). En los Cariamidae *Chunga* y *Cariama* el proceso postorbitario se encuentra muy bien desarrollado, estando fuertemente dirigido ventralmente y bien orientado en sentido caudal, acercándose en gran medida al proceso zigomático (aunque sin contactarlo). Este último se encuentra característicamente bien desarrollado en los Cariamidae, al igual que en los restantes Cariamae (Cracraft, 1982).

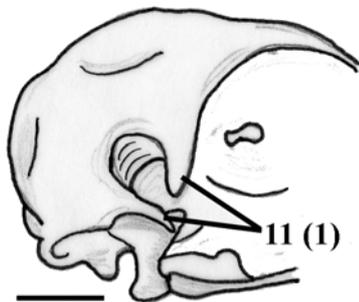


Figura 20. Vista lateral de porción craneana postorbital de *Cariama*. Escala: 1 cm.

2-Hallux reducido (Miranda Ribeiro, 1937; Mayr, 2000) (96-1). Tal como fuera notado por Miranda Ribeiro (1937) el dedo I de *Cariama* se ubica más proximalmente que en el resto de los Gruiformes (incluyendo a *Psophia*), lo que para este autor consistía en una notable especialización del género. En *Idiornis*, *Salmila*, *Strigogyps* y *Bathornis* el dedo I se compone de un corto metatarsiano I (no preservado en *Bathornis*) y una falange 1-I muy elongada, así como una falange ungueal corta y poco recurvada (Peters, 1995; Mayr, 2000). En Cariamidae existe una condición muy semejante, pero la falange 1-I es mucho más corta y ancha que en los géneros antedichos, sobrepasando en longitud sólo levemente a la falange ungueal del dedo I. Dicha morfología no se encuentra en el resto de los Cariamae o Gruiformes más basales (e.g. Gruidae, Rallidae, *Psophia*).

Bathornithidae + Phororhacoidea

Contenido: Este nodo incluye a *Bathornis* y Phororhacoidea.

Comentarios: La familia Bathornithidae fue constituida originalmente por Wetmore (1927) para incluir al género y especie del Eoceno norteamericano *Bathornis veredus*, el cual se encontraría cercanamente relacionado a los Cariamae (Wetmore, 1933). Posteriormente, una gran cantidad de especies referibles a *Bathornis* y a géneros cercanos fueron incluidas dentro de dicha familia (Wetmore, 1933; 1942; Cracraft, 1968; 1971; 1973a). Más recientemente, Olson (1985) en una revisión de los Bathornithidae incluyó en dicha familia únicamente a los géneros *Elaphrocnemus*, *Paracrax* y *Bathornis* (incluyendo en este último a la peculiar especie *Neocathartes grallator*, descrita originalmente por Wetmore como un buitre terrestre incapaz de volar; Wetmore, 1944). Posteriormente Mayr & Mourer Chauviré (2006) excluyeron a *Elaphrocnemus* de los Bathornithidae y lo consideraron como un género primitivo dentro de los Cariamae (véase más arriba). En el presente análisis, el género *Paracrax* es considerado como cercanamente relacionado a los Cariamidae, y no a los Bathornithidae, y en consecuencia es excluido de dicha familia (véase más arriba). Consecuentemente, la familia Bathornithidae es considerada aquí como una agrupación monotípica, incluyendo únicamente al género *Bathornis*. Este último se encuentra representado por al menos cuatro especies: *B. veredus* Wetmore, 1927 [incluyendo como sinónimo junior a *B. grallator* (Wetmore, 1944)], *B. fax* (Wetmore, 1927) (incluyendo como sinónimo junior a *B. cursor* Wetmore, 1933), *B. celeripes* Wetmore, 1933 (incluye como sinónimos junior a *B. geographicus* Wetmore, 1942 y *B. fricki* Cracraft, 1968) y *B. minor* Cracraft, 1971. Entre estas especies pueden reconocerse dos grupos bien diferenciados, el primero incluiría a *Bathornis sensu stricto* con las especies *B. veredus* y *B. fax*, caracterizables por la existencia de un hipotarso simple y macizo, al igual que en el resto de los Cariamidae y Phororhacoidea. *B. fax* se distingue de *B. veredus* por su menor tamaño y la tróclea metatarsal III más robusta (Wetmore, 1933; Cracraft, 1973a). Un segundo grupo lo compondrían las especies *B. celeripes* y *B. minor*, las cuales se distinguen entre sí únicamente en tamaño. Ambas

se diferencian de la especie tipo del género (*B. veredus*) por presentar un hipotarso más complejo, con canales y crestas hipotarsales y un gran canal hipotarsal rodeado por hueso. Esta morfología hipotarsal sugiere su exclusión de *Bathornis s.s.*, tal como fuera indicado primeramente por Olson (1985). Más aún, un hipotarso simple y macizo es diagnóstico del clado que abarca a los Cariamoidea, *Bathornis* y Phororhacoidea (véase más arriba), y por lo tanto *B. celeripes* y *B. minor* deben ser consideradas al menos como Cariamae basales. Por otro lado, la morfología hipotarsal de *B. celeripes* y *B. minor* es muy similar a aquella presente en el posible Geranoididae (Grues) *Eutreptornis uintae*, al cual se acercan en el hipotarso con un único canal óseo muy sobresaliente y rodeado por hueso, un hipotarso muy prolongado distalmente, tubérculo intercotilar metatarsal muy alto y agudo, y en la morfología de los cóndilos distales del tibiotarso (véase un sumario de caracteres en Cracraft, 1969; 1971).

En consecuencia, la familia Bathornithidae se restringe aquí únicamente al género *Bathornis*, con las espe-

cies *B. veredus* y *B. fax*, y puede diagnosticarse bajo los siguientes caracteres derivados únicos: 1) diáfisis escapular fuertemente dirigida ventralmente, 2) carpometacarpo con extremo proximal muy delgado, 3) cótilo proximal de la ulna con su margen distal muy cóncavo en vista interna, 4) miembros posteriores extremadamente elongados, en especial el tarsometatarso, 5) tibiotarso con cresta cnemial cranial bien desarrollada y en forma de hacha (Fig. 21).

Tanto en los Bathornithidae, como en los Phororhacoidea, se produce un aumento del tamaño del rostro con respecto a la longitud craneana total. Este aumento del tamaño trajo aparejadas numerosas modificaciones a nivel anatómico, como ser la fuerte fusión de los maxilopatalinos [a semejanza de lo que ocurre en los tucanes (Piciformes: Rhamphastidae)], la peculiar unión de los pterigoides con los basipterigoides y la consecuente existencia de procesos basipterigoideos bien desarrollados (no conservados en Bathornithidae; Alvarenga & Hofling, 2003). Asimismo, el soporte muscular debido al aumento de la masa craneana y el gran tamaño del rostro propició el gran desarrollo (especialmente en los Phorusrhacidae) de la cresta nucal y la notable profundidad de las fosas temporales.

El Orden Stereornithes fue erigido por Moreno & Mercerat (1891) para incluir entre ellos a la totalidad de las aves fororracoideas. Estos autores nombraron dicha agrupación, tomando como tipo de referencia a *Stereornis rollieri* Moreno & Mercerat, 1891 (Richmond, 1902 in Brodkorb, 1967). Los Stereornithes, en el concepto de Moreno & Mercerat, incluyen a todas las aves fororracoideas, que según estos autores presentaban una amalgama de caracteres de Anseriformes, Herodiones (=“Ciconiiformes” auct.) y Accipitriformes, así como numerosos caracteres primitivos de tipo reptiliano. Estos autores remarcaron que los Stereornithes podrían constituir un grupo “transicional” entre las familias Vulturidae (Accipitriformes) y Anatidae (Anseriformes). Moreno & Mercerat (1891) incluyeron dentro de los Stereornithes a las aves sudamericanas que poseían gran tamaño corporal, mandíbula de morfología característica (véase más arriba), cuatro canales aéreos en el premaxilar [Moreno & Mercerat (1891) consideraron como premaxilares a porciones anteriores de las mandíbulas (Ameghino, 1895), por lo tanto este carácter corresponde en realidad a la característica pneumatización mandibular presente en numerosas aves y todos los Notogrues], fémur sin fosa neumática proximal, extremo distal del fémur con cresta gastrocnemial formando una fuerte tuberosidad, y finalmente, la morfología general de la porción proximal de la tibia (en especial el gran desarrollo de las crestas cnemiales). Estos caracteres no son sólo exhibidos por los Phororhacoidea, sino que también se encuentran presentes en *Bathornis*. Consecuentemente, y sobre la base de los caracteres compartidos, el nombre Stereornithes Moreno y Mercerat, 1891 posiblemente pueda ser revalidado para incluir dentro de él al nodo *Bathornis* + Phororhacoidea sustentado en el presente trabajo.

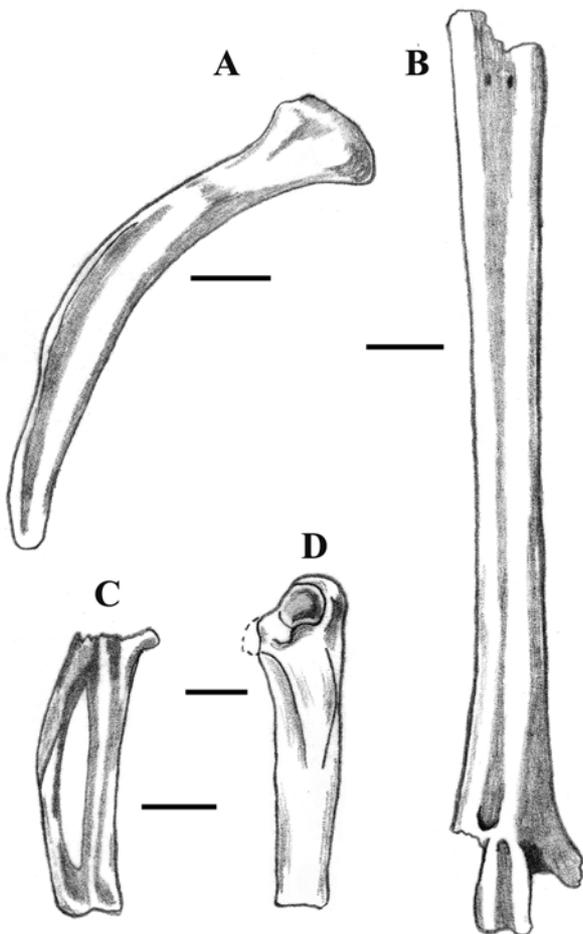


Figura 21. *Bathornis veredus*. A, escápula derecha en vista lateral; B, tarsometatarso derecho con el extremo proximal incompleto; C, carpometacarpo derecho incompleto en vista lateral; D, ulna derecha con el extremo distal incompleto en vista lateral; (A-D, modificados de Wetmore, 1944). Escala: 1 cm.

Sustento:

1-Eje anteroposterior del cuadradoyugal subhorizontal (24-1) (Fig. 22). En la familia Rallidae (e.g. *Rallus*, *Fulica*, *Canirallus*, *Himantornis*) la dirección del cuadradoyugal es en sentido posteroventral, a semejanza de la mayoría de las aves vivientes. De manera semejante, una orientación similar existe en Cariamidae, *Psophia* y posiblemente *Elaphrocnemus* (Olson, 1973a; Mayr & Murer Chauviré, 2006). Por otro lado, tanto en *Bathornis*, como en *Psilopterus*, *Procariana* y *Hermosiornis*, el cuadradoyugal se desarrolla subhorizontalmente, careciendo de este modo de la inflexión posteroventral observada en el resto de los Gruiformes. Esta misma morfología es observable en los Phorusrhacidae (e.g. *Tolmodus*, *Andalgalornis*, *Andrewsornis*, *Kelenken*), pero en estos últimos el cuadradoyugal es dorsoventralmente muy alto.

En consecuencia, la orientación subhorizontal del cuadradoyugal, carente de una inflexión posteroventral puede ser considerada una característica derivada del clado Bathornithidae + Phorusrhacoidea.

Lamentablemente, se desconoce la mayor parte del cuadradoyugal en el género *Strigogyps* (Mayr, 2006), así como en los gigantes Phorusrhacidae *Physornis* y *Paraphysornis*.

2-Pterigoides con articulación basipterigoidea en la porción media del hueso (Alvarenga & Hofling, 2003)

último. Esta condición es bien diferente de la exhibida en los Cariamidae y *Elaphrocnemus*, en los cuales los procesos basipterigoideos se presentan muy reducidos y articulan en la parte anterior del pterigoides, una condición también presente en la mayor parte de los Charadriiformes y en el resto de los Gruiformes (e.g. *Grus*, *Rhynchotos*, *Psophia*). En *Strigogyps*, *Salmila* e *Idiornis*, lamentablemente la condición de los pterigoides es aún desconocida.

En *Bathornis* los procesos basipterigoideos no se han preservado; sin embargo, la zona de articulación con éstos es evidente en la región media del pterigoides, indicando una conformación muy semejante a aquella anotada por Alvarenga & Hofling (2003) como diagnóstica de los fororracoideos. En los robustos Physornithini esta morfología se ha reconocido únicamente en pterigoides de *Paraphysornis*, los cuales indican una condición y articulación semejantes a aquellas propuestas para los restantes Phorusrhacidae.

3-Coracoides con proceso procoracoidal, proceso acrocoracoidal, tuberosidad braquial, y faceta escapular reducidos (Alvarenga & Hofling, 2003) (41-1) (Fig. 23). En las aves fororracoideas una tendencia a la reducción y simplificación de los huesos alares y en las diferentes estructuras relacionadas con la capacidad de vuelo puede ser observada. Este mismo patrón se corrobora en el coracoides, en el cual los procesos procoracoides y

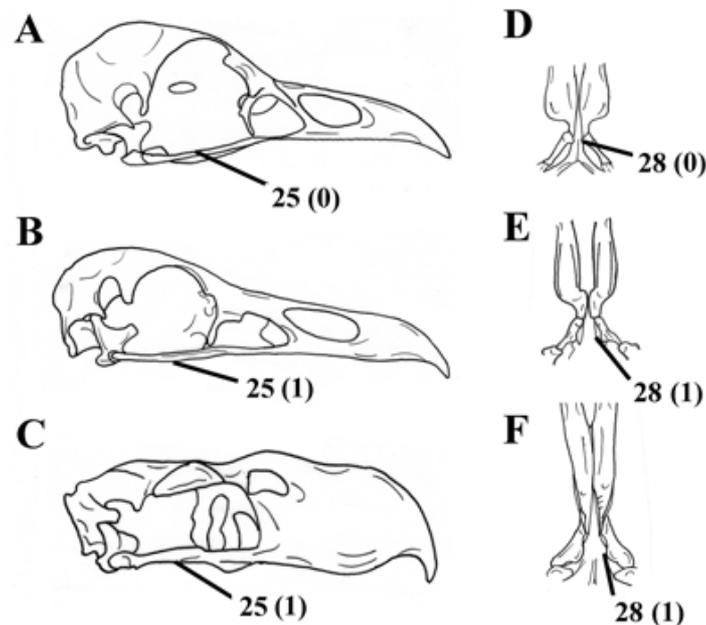


Figura 22. A-C, cráneos en vista lateral de: A, *Cariama*; B, *Bathornis veredus*; C, *Tolmodus*. D-F, paladares en vista ventral de: D, *Cariama*; E, *Bathornis veredus*; F, *Psilopterus australis*. (B, E, modificados de Wetmore, 1944; F, modificado de Sinclair & Farr, 1932). No a escala.

(28-1) (Fig. 22). Tal como fuera anteriormente indicado por Alvarenga & Hofling (2003) el proceso basipterigoideo de las aves fororracoideas conocidas se encuentra fuertemente desarrollado y se conecta al pterigoides mediante una articulación ubicada justo en el medio de la diáfisis de este

acrocoracoides (incluyendo la tuberosidad braquial) se encuentran totalmente atrofiados. En el caso de la fosa escapular, esta se presenta en forma de un surco amplio ubicado cerca del extremo proximal del hueso. Dichas reducciones y modificaciones del coracoides se adjudican a

la pérdida o reducción de musculatura relacionada con el vuelo, y han sido verificadas para numerosos grupos de aves no voladoras (Parker, 1892; McGowan, 1982).

Esta peculiar morfología coracoidal se presenta en todos los fororracoideos conocidos (e.g. *Psilopterus*, *Procariama*, *Tolmodus*, *Paraphysornis*; Alvarenga & Hofling, 2003). En Cariamidae, la faceta escapular es elipsoidal, con su eje mayor perpendicular al eje mayor del hueso, y el proceso acrocoracoidal y la tuberosidad braquial se encuentran muy bien desarrollados. Está últi-

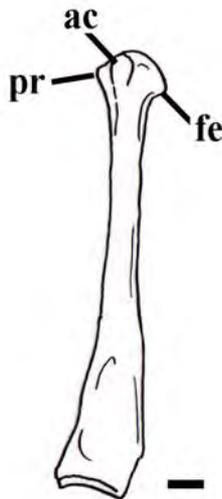


Figura 23. Coracoides izquierdo de *Paraphysornis brasiliensis* en vista anterior (modificado de Alvarenga, 1982). Escala: 3 cm. ac, acrocoracoides; fe, faceta escapular; pr, procoracoides.

ma tuberosidad se acerca al proceso procoracoides, el cual no solo se encuentra bien desarrollado, sino que también se presenta muy prolongado proximalmente (véase más arriba). En la familia Idiornithidae la morfología coracoidal es muy semejante a aquella presente en Cariamidae, ya que en el caso de algunas especies del género *Idiornis* (e.g. *I. minor*, *I. itardensis*; Mourer Chauviré, 1983; Mayr, 2005b) se produce un amplio y fuerte contacto entre el proceso procoracoidal y la tuberosidad braquial. En *Bathornis* (Wetmore, 1944) el coracoides se ha encontrado solo pobremente preservado, sin embargo, presenta una morfología indiferenciable de la presente en las aves fororracoideas. En conclusión, la reducción de las diversas estructuras óseas coracoidales puede ser considerada como una condición diagnóstica de las aves fororracoideas y *Bathornis*.

Phororhacoidea Patterson, 1941

Definición: El clado que abarca a *Devincenzia*, *Psilopterus*, su ancestro común más cercano y todos sus descendientes.

Contenido: incluye a Psilopteridae y Phorusrhacidae.

Rango estratigráfico: Eoceno temprano-Pleistoceno Inferior/Medio.

Comentarios: Patterson & Kraglievich (1960) definieron a la superfamilia Phororhacoidea sobre la base de

numerosas características, tanto derivadas como plesiomórficas: 1) cráneo desmognato, 2) rostro elevado, comparativamente alargado respecto al cráneo, 3) costillas sin procesos unciformes, 4) huesos de las alas muy reducidos, y en consecuencia capacidad de vuelo perdida, 5) pelvis angosta, 6) pubis incompleto, 7) porción preacetabular del ilion mucho más corta que la postacetabular. El carácter 4) ha sido desglosado en este trabajo en numerosos caracteres que son utilizados como diagnósticos en diferentes grupos (reducción coracoidal en Bathornithidae + Phororhacoidea, acortamiento humeral en Phororhacoidea). El carácter 6) ha sido considerado aquí como diagnóstico de los Notogruens. El resto de los caracteres, de acuerdo a estos autores son considerados aquí como diagnósticos de los Phororhacoidea.

Más recientemente Alvarenga & Hofling (2003) han indicado una gran cantidad de caracteres, que según estos autores serían derivados e indicarían la monofilia de los Phororhacoidea: 1) talla grande o gigante, 2) premaxilar, pelvis y tórax lateralmente comprimidos, 3) premaxilar fuerte y alto, 4) sínfisis mandibular sólida, 5) narinas amplias y perforantes (sin septo internarial), 6) paladar desmognato, 7) procesos basipterigoideos bien desarrollados, 8) pterigoides con articulación basipterigoidea situada en la porción media del hueso, 9) ausencia de procesos uncinados en las costillas, 10) pubis atrofiado cranialmente, 11) reducción de las alas y pérdida de la capacidad de vuelo, 12) coracoides con reducción de procesos procoracoides y acrocoracoides, con una amplia faceta escapular en forma de surco apical, 13) húmero con tuberosidad interna proximalmente inflada, con la mitad proximal de la diáfisis curvada anteriormente, y con el proceso flexor distalmente proyectado, 14) tarsometatarso con hipotarsos triangular en vista posterior y sin surcos tendinosos, 15) falanges ungueales muy curvadas. De todos estos caracteres, algunos merecen comentarios específicos: los caracteres 5, 7, 8 y 12 se encuentran al menos presentes en el grupo hermano de los Phororhacoidea: los Bathornithidae. De hecho, el carácter 5 se encuentra presente en gran parte de los Gruiformes, incluyendo a *Psophia*, *Elaphrocnemus*, *Grus*, *Cariama* y otros. Por otro lado, los caracteres 7 y 8 son tratados aquí como diagnósticos del nodo Bathornithidae + Phororhacoidea. En cuanto al carácter 10), la reducción anterior del pubis se debe a la fusión entre este hueso y el isquion (véase discusión más arriba). El carácter 13) es considerado aquí como característico de los Cariamae, debido a su existencia en *Cariama*, *Chunga*, *Idiornis*, *Propelargus* y otros. Por otro lado, los caracteres 14) y 15), tal como fuera sugerido más arriba son considerados diagnósticos de los Cariamae. Finalmente, los caracteres 4) y 11) han sido modificados y considerados como diagnósticos de Phorusrhacidae.

Livezey (1998) ha sugerido la existencia de seis caracteres diagnósticos de Phororhacoidea: 1) maxilar alto, fuertemente comprimido lateralmente y con el culmen fuertemente convexo; 2) escápula con una fuerte compresión en sentido lateromedial; 3) coracoides con proceso procoracoides reducido; 4) húmero con proceso flexor distalmente elongado; 5) ilion con cresta lateral supratrocantérica muy desarrollada; 6) tibiotarso con ca-

nal extensor fuertemente orientado en sentido medial. Con respecto a los caracteres 1,3,5, estos se encuentran presentes también en el grupo hermano de los Phororhacoidea *Bathornis*, y el carácter 5 es aquí considerado como diagnóstico de Cariamae, debido a su presencia en Cariamidae e Idiornithidae. Los caracteres 2 y 6 presentan una distribución equívoca, encontrándose también dentro de los Gruidae, Rallidae, *Psophia* y Cariamidae. Finalmente el carácter 4 es considerado aquí, de acuerdo a Livezey (1998) como una característica derivada de los Phororhacoidea.

Sustento:

1-Procesos supraorbitarios con una gran extensión caudal (Alvarenga & Hofling, 2003) (10-1) (Fig. 24). En la familia Cariamidae los procesos supraorbitarios presentan gran tamaño, cuando son comparados con la longitud anteroposterior de las órbitas. En los Cariamae, la longitud de dichos procesos se aproxima a la mitad de la extensión anteroposterior de las órbitas, mientras que en el resto de los Gruiformes esta longitud no se aproxima siquiera a dichas proporciones. En *Psilopterus* y *Procarium* los procesos supraorbitarios son de mayor tamaño que en Cariamidae, extendiéndose en gran medida posteriormente y alcanzando prácticamente la longitud total de la órbita. En *Tolmodus*, *Andalgalornis* y *Paraphysornis* existe una condición semejante, pero los procesos supraorbitarios se presentan más anchos transversalmente y son más extensos dorsoventralmente. Tal como fuera indicado anteriormente, esta tendencia se ve acentuada en el Phorusrhacidae *Kelenken*, en el cual la porción posterior de los procesos supraorbitarios se extiende hasta contactarse con una muesca en el proceso postorbital de los frontales (Bertelli *et al.* 2007). La gran extensión de los procesos supraorbitarios de los Phororhacoidea es semejante a la existente en las aves de presa Accipitridae y Falconidae, tal como fuera indicado por Alvarenga & Hofling (2003). Lamentablemente los procesos supraorbitarios son desconocidos en *Hermosiornis*, Ameghinornithidae, Idiornithidae y *Bathornis*. Sin embargo, tal como fuera indicado más arriba, en estos dos últimos, el tamaño relativamente pequeño de la muesca para los procesos supraorbitarios que presentan los nasales sugiere una extensión comparable a los Cariamidae, y obviamente menor a la de los Phororhacoidea.

2-Fosas temporales prácticamente en contacto en vista dorsal (13-1) (Fig. 24). *Psophia*, *Bathornis* y Cariamidae presentan las fosas temporales plesiomórficamente con una pobre extensión medial, débilmente delimitadas por rugosidades óseas y orientadas lateralmente. Adicionalmente dichas fosas presentan un contorno redondeado debido, en parte, a su importante extensión anteroposterior, siendo de mayor tamaño relativo cuando son comparadas con aquellas de los restantes Gruiformes (Cracraft, 1982). Por otro lado, en *Psilopterus*, *Procarium* y *Hermosiornis* las fosas temporales se presentan bien comprimidas anteroposteriormente y presentan una gran extensión medial, siendo su exposición lateral mucho menor a aquella de los Notogrues no-fororracoideos. De este modo, la importante extensión

medial de las fosas implica una gran cercanía entre ambas cuando el cráneo es observado en vista dorsal. En los Phorusrhacidae *Tolmodus*, *Andalgalornis*, *Kelenken* y *Devincenzia*, las fosas temporales presentan un desarrollo medial aún mayor, estando separadas únicamente por una alta y prominente cresta temporal. Adicionalmente, en los Phorusrhacidae existe una mayor extensión anteroposterior de las fosas temporales que en los Psilopteridae, en especial *Hermosiornis* (Kraglievich, 1946). La existencia de profundas y bien definidas fosas temporales, muy cercanas entre sí y separadas por una alta cresta temporal, sugiere una fuerte y amplia inserción para la porción anterior del músculo aductor mandibular externo, cuya función es la de elevar las mandíbulas (Vanden Berge & Zweers, 1993). Concordantemente, esta morfología es especialmente remarcable en los Phorusrhacinae de mayor tamaño (i.e. *Devincenzia*, *Kelenken*; Bertelli *et al.* 2007).

3-Cresta nugal prominente (Andrews, 1899) (17-1) (Fig. 24). En el cráneo de las aves fororracoideas, posteriormente a las profundas y bien delimitadas fosas temporales existe una cresta de posición transversal al eje mayor del occipucio denominada cresta nugal. Dicha cresta, en vista dorsal se contacta al margen posterior de la cresta media que separa ambas fosas temporales. En *Psophia* y *Elaphrocnemus* la cresta nugal se encuentra desplazada posteroventralmente, estando representada únicamente por una elevación redondeada. En *Cariama*, *Chunga* y posiblemente *Bithornis* la cresta nugal se presenta mejor definida que en los géneros antedichos, y no se orienta subverticalmente (Cracraft, 1982). En *Psilopterus*, *Procarium* y *Hermosiornis* la cresta nugal forma un reborde muy agudo y prominente que constituye el margen posterior del cráneo. Dicho reborde se continúa hasta alcanzar los procesos paraoccipitales y es limitado posteroventralmente por las amplias impresiones del músculo *esplenial capitis* (Bertelli *et al.* 2007). En los Phorusrhacidae (e.g. *Tolmodus*, *Andalgalornis*, *Devincenzia*) la cresta nugal se desarrolla a modo de una lámina muy engrosada de ancho homogéneo a lo largo de todo su recorrido hasta alcanzar los procesos paraoccipitales, siendo su desarrollo aún mayor que el exhibido por los Psilopteridae. La presencia de una cresta nugal prominente, junto a profundas fosas temporales es sugerente de una fuerte musculatura relacionada al cierre de la mandíbula (véase más arriba).

4-Rostro alargado (Patterson & Kraglievich, 1960) (2-1) (Fig. 26). En *Psophia*, la región rostral anterior a las narinas entra más de ocho veces en la longitud craneana total. En los Cariamidae y *Bathornis* el rostro entra más de cuatro veces en la longitud craneana total. Esta tendencia al alargamiento premaxilar se corrobora en mayor medida en las aves fororracoideas. En los Psilopterinae y *Hermosiornis* la porción rostral nunca es mayor que tres veces la longitud craneana total. Del mismo modo, en los Phorusrhacidae como *Tolmodus*, *Andalgalornis* y posiblemente *Devincenzia* y *Andrewsornis*, el rostro entra solo dos veces en la longitud craneana total; y finalmente en *Andalgalornis* entra aún menos de dos veces. En

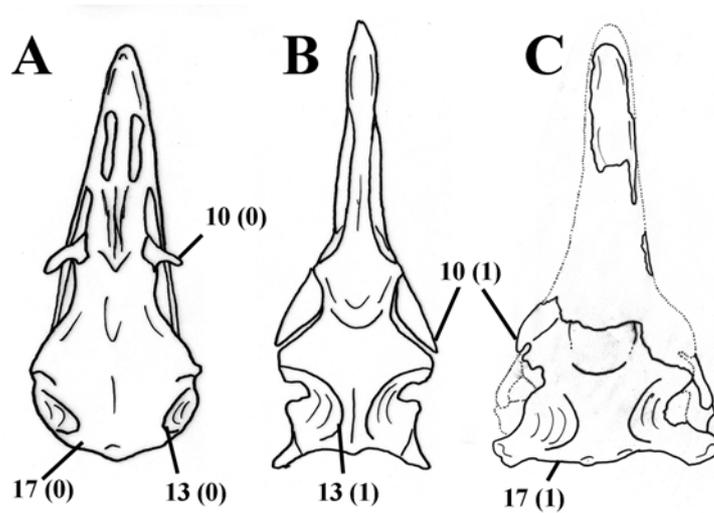


Figura 24. Cráneos en vista dorsal de: A, *Chunga*; B, *Tolmodus*; C, *Devincenzia*. (C, modificado de Cabrera, 1939). No a escala.

Kelenken (y muy probablemente en *Devincenzia*) esta tendencia se ve aún más acentuada, entrando la longitud rostral solo una vez en la longitud craneana total (Bertelli *et al.* 2007).

5-Paladar desmognatho (Patterson & Kraglievich, 1960) (27-1) (Fig. 26). En una amplia variedad de aves, como ser Cathartidae, Cariamidae, *Bathornis* y Phororhacoidea, el vomer ha desaparecido o es vestigial debido al amplio contacto que presentan los maxilopalatinos en la línea media y a que los pterigoides y los palatinos en su punto de unión se articulan con el rostro del basiesfenoides (Beddard, 1889; 1898; Ligon, 1967; Andrews, 1899; Patterson & Kraglievich, 1960). En Cariamidae y *Bathornis* los maxilopalatinos se articulan solo en su porción anterior y el vomer existe, aunque de una manera vestigial. Esta morfología es denominada históricamente como paladar esquizognatho (Beddard, 1898). En Phororhacoidea (e.g. *Psilopterus*, *Hermosiornis*, *Tolmodus*, *Andalgalornis*, *Devincenzia*) los maxilopalatinos se presentan fusionados anteriormente en una gran extensión y luego se separan para volver a unirse en la región anterior a la articulación con los pterigoides y el basiesfenoides, conformando de este modo el denominado “paladar completamente desmognatho” de Patterson & Kraglievich (1960; Alvarenga & Hofling, 2003). Como fuera indicado más arriba, aparentemente la mayor fusión entre los maxilopalatinos y la unión entre el basiesfenoides y pterigoides mediante fuertes procesos se deben posiblemente a una tendencia hacia el fortalecimiento craneano. Más aún, en los Phorusrhacidae *Tolmodus* y *Kelenken* existe una gran complejización del paladar, presentando los maxilopalatinos en su cara ventral una profunda y bien delimitada depresión longitudinal, flanqueada por dos crestas maxilares, y que anteriormente se subdivide para conformar dos agudos surcos premaxilares (Bertelli *et al.* 2007).

6-Cóndilo occipital orientado posteriormente (Ameghino, 1895) (19-1) (Fig. 27). En aves basales como *Archaeopteryx* (Walker, 1985) y los Enantiornithes (Chiappe & Walker, 2003) el cóndilo occipital plesiomórficamente se orienta en sentido posterior, careciendo prácticamente de inflexión ventral (véase Paul, 2002). En la mayoría de los Neornithes, (incluyendo a



Figura 25. Cráneo de *Psilopterus australis* en vista lateral (modificado de Sinclair & Farr, 1932). Escala: 2 cm.

Psophia y *Elaphrocnemus*) esta condición ha sido revertida, estando dicho cóndilo dirigido posteroventralmente, y el foramen magnum saliendo prácticamente en sentido vertical (Paul, 2002). Esta condición existe también en Cariamidae y posiblemente *Bathornis*. Sin embargo, en *Chunga* y *Cariama*, el cóndilo occipital sufre una leve reorientación, y se dirige también en sentido subhorizontal (Cracraft, 1982; Mayr & Mourer Chauviré, 2006). Por otro lado, las aves fororracoideas han modificado esta condi-

ción, y presentan el cóndilo occipital orientado posteriormente y subhorizontal, sin orientación vertical alguna, asemejándose de esta manera a las aves basales anteriormente mencionadas. Esta peculiar morfología se ve obviamente acompañada por la diferente posición del foramen magnum, el cual se reorienta ahora subhorizontalmente. Esta condición existe tanto en Psilopteridae (e.g. *Psilopterus*, *Procarriama*, *Hermosiornis*) como en Phorusrhacidae (e.g. *Devincenzia*, *Tolmodus*, *Andalgalornis*, *Kelenken*).

En la gran mayoría de los Neornithes, debido a la orientación posteroventral del cóndilo occipital el cuello se conecta por debajo del cráneo. La posición del cóndilo occipital, así como la orientación subhorizontal del foramen magnum indican que en las aves fororracoideas el cuello se insertaba al cráneo por detrás, de manera semejante a aves basales como Hesperornithidae, *Ichthyornis* y *Dinornis* (Paul, 2002),

7-Fenestra mandibular anteroposteriormente extensa (30-1). En *Bathornis*, así como en Cariamidae la fenestra mandibular en vista lateral se encuentra prácticamente obliterada. Por otro lado, en los Phororhacoidea la fenestra mandibular se presenta abierta y bien desarrollada, es de contorno elipsoidal y se encuentra bien extendida anteroposteriormente. En *Psilopterus* y *Procarriama* dicha fenestra entra aproximadamente 4 veces en la longi-

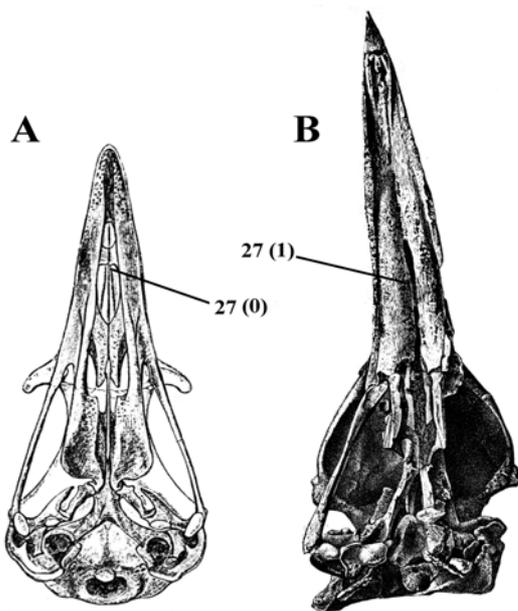


Figura 26. Paladar en vista ventral de: A, *Chunga*; B, *Tolmodus*. (A, tomado de Beddard, 1889; B, tomado de Andrews, 1899). No a escala.

tud total de la mandíbula. En el primer género la fenestra mandibular es anteroposteriormente extensa, pero dorsoventralmente comprimida. Una condición semejante existe en *Hermosiornis* en el cual la fenestra entra 3,5 veces en la longitud total mandibular. A diferencia de *Psilopterus*, en este último taxón la fenestra se presenta bastante más comprimida anteroposteriormente. En los

Phorusrhacidae la fenestra no solo se encuentra anteroposteriormente extendida, sino que es también dorsoventralmente amplia. En *Andrewsornis* la fenestra entra apenas 3 veces en la longitud total de la mandíbula. En *Andalgalornis*, *Tolmodus* y *Phorusrhacos* la fenestra mandibular se encuentra más comprimida antero posteriormente que en los Psilopterinae. En todos ellos dicha fenestra entra más de cinco veces en la longitud total mandibular. En *Paraphysornis* presenta una hipertrofia notable, exhibe un contorno en forma de ojo y entra aproximadamente 3,5 veces en la longitud total de la mandíbula, condición semejante a la existente en los Psilopteridae.

8-Costillas dorsales sin procesos uncinados (Patterson & Kraglievich, 1960) (34-1). La mayor parte de las aves vivientes presentan procesos uncinados en la cara posterodorsal de las costillas torácicas anteriores y medias. La ausencia de procesos uncinados ocurre únicamente en algunos grupos de aves derivadas, como ser Anhimidae, Diatrymatidae y Dromornithidae (Murray & Megirian, 1998). En *Cariama* y *Psophia* los procesos

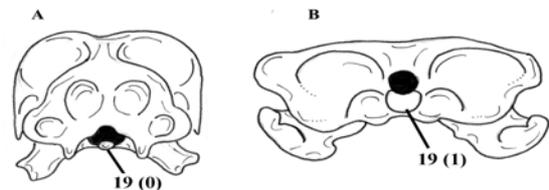


Figura 27. Región craneana occipital en vista posterior de: A, *Chunga*; B, *Devincenzia*. No a escala.

uncinados se presentan bien desarrollados (Beddard, 1898), estando en este último género presentes en las costillas 2-6 (1890); en Cariamidae se produce una reducción en la cantidad de dichos procesos, encontrándose presentes en las costillas 3-5 (Beddard, 1889)

En los Ameghinornithidae lamentablemente no se han preservado costillas lo suficientemente completas como para indicar la presencia o no de dichos procesos.

En los Phororhacoidea en los que se han preservado las costillas (e.g. *Tolmodus*, *Psilopterus*, *Hermosiornis*, *Paraphysornis*), éstas carecen de estructuras que sirvan para la articulación de los procesos uncinados, y en consecuencia se considera aquí a la ausencia de los mismos como carácter diagnóstico de las aves fororracoideas (Alvarenga & Hofling, 2003).

9-Crestas plantares del tarsometatarso fuertemente desarrolladas (Bertelli et al. 2007) (85-1). En *Kelenken* en vista posterior el tarsometatarso exhibe las crestas plantares lateral y medial fuertemente desarrolladas (Bertelli et al. 2007). En efecto, estas crestas forman pronunciados y agudos rebordes óseos que se encuentran especialmente demarcados en el primer tercio proximal de la diáfisis metatarsal y que rodean a un profundo surco flexor.

Distalmente dichas crestas se expanden notablemente, a tal grado, que la diáfisis metatarsal es de apariencia levemente convexa cuando es vista lateral o medialmente (Bertelli et al. 2007). Esta condición, observable en todas las aves fororracoideas (e.g. *Psilopterus*, *Procariama*, *Hermosiornis*, *Tolmodus*), no se registra en los restantes Notogruas (e.g. *Psophia*, *Cariama*), en donde las crestas plantares son apenas evidentes. Estas crestas, se relacionan al desarrollo de los tendones flexores de los dígitos del pie y en general se encuentran muy bien demarcadas en las aves de presa (Jollie, 1976).

En adición a los caracteres citados anteriormente existen otros que podrían ser también considerados como diagnósticos de Phororhacoidea.

1-Postorbital subdividido por una profunda cresta media subvertical (Bertelli et al. 2007) (12-1) (Fig. 25). En Cariamidae, así como en *Psophia* y *Bathornis* el postorbital se encuentra bien proyectado lateroventralmente y presenta un contorno subtriangular. En estos taxones la superficie de dicho proceso es prácticamente lisa. Por otro lado, en *Psilopterus* y *Procariama*, así como en *Devincenzia*, *Andrewsornis*, *Tolmodus* y *Andalgalornis* el postorbital presenta una extensión anteroposterior mayor. Más aún, en *Tolmodus*, *Devincenzia* y *Kelenken* el proceso postorbital es una estructura muy robusta y de extremo distal redondeado. En todos los Phororhacoidea conocidos existe una fuerte cresta subvertical que divide en dos al proceso postorbital. Dicha cresta relaciona en gran medida a la porción posterior del proceso postorbital con el margen anterior de las fosas temporales, aumentando aún más la superficie de inserción para la porción anterior del músculo aductor mandibular externo (véase Zusi & Livezey, 2001).

2-Porción preacetabular del ilion fuertemente comprimida lateralmente (Patterson & Kraglievich, 1960) (50-1) (Fig. 28). En Cariamidae, *Salmila* y *Paracrax* una fuerte compresión ilíaca transversal en la porción media preacetabular de la cadera es bien evidente. Sin embargo, en estas familias la porción más anterior del ilion vuelve a expandirse lateralmente conformando una suerte de ala ósea, por lo cual ambos iliones presentan sus márgenes anteriores divergentes. En los Phororhacoidea (e.g. *Psilopterus*, *Procariama*, *Andalgalornis*, *Tolmodus*) la porción preacetabular de la cadera, al igual que en los Cariamoidea se presenta bien comprimida lateralmente, pero a diferencia de estos últimos, los márgenes ilíacos anteriores son subparalelos y en consecuencia carecen de alas óseas anteriores. *Psilopterus* al igual que *Procariama* exhiben en la porción ilíaca anterior los márgenes laterales con un remanente de divergencia ilíaca. En *Tolmodus* y *Andalgalornis* las trazas de dicha divergencia han desaparecido y los márgenes ilíacos son prácticamente paralelos.

3-Húmero con una fuerte curvatura medial en su sector proximal (Alvarenga & Hofling, 2003) (54-1) (Fig. 29). Esta morfología ha sido indicada primeramente por Alvarenga & Hofling (2003), quienes la propusieron como

una característica derivada de los Phororhacoidea. En Cariamidae, Idiornithidae, Ameghinornithidae y *Bathornis* la diáfisis humeral en vistas lateral o medial es prácticamente recta. En contraposición, en *Psilopterus*, *Procariama* y *Hermosiornis* el húmero presenta una fuerte curvatura diafisiaria medial en su sector proximal. De este modo, la cabeza humeral se orienta en sentido medioventral. Esta misma condición es observada en *Tolmodus* y *Paraphysornis* (Alvarenga, 1982).

En *Titanis* el extremo proximal del húmero se encuentra pobremente preservado; sin embargo, la morfología de la parte conservada sugiere la existencia de un húmero proximalmente recto (Chandler, 1994).

4-Húmero con surco ligamentario pobremente definido y superficial (Agnolín, 2006a) (57-1) (Fig. 29). En las aves Neornithes, la cabeza humeral en vista posterior se encuentra bien delimitada ventralmente por un surco ligamentario de dirección transversal al eje mayor de la

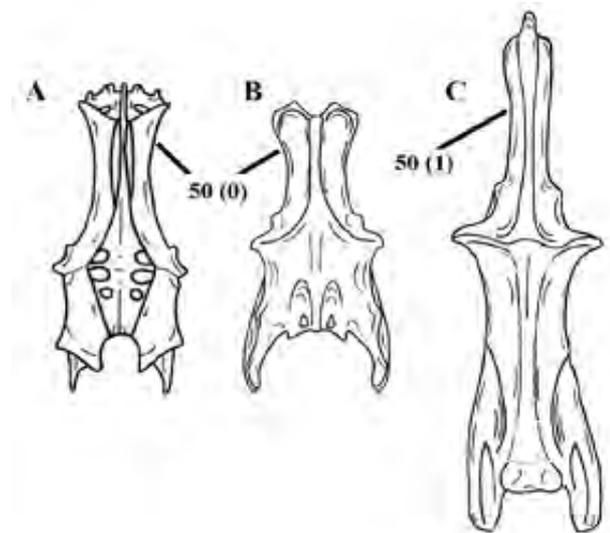


Figura 28. Cinturas pélvicas en vista dorsal de: A, *Porzana* (Rallidae); B, *Cariama*; C, *Tolmodus*. (C, mo-

diáfisis ósea. En Cariamidae e Idiornithidae el surco ligamentario es estrecho pero profundo, encontrándose muy bien delimitado por rebordes óseos. En los Phororhacoidea (e.g. *Psilopterus*, *Procariama*, *Hermosiornis*, *Paraphysornis*) la cabeza humeral se encuentra pobremente delimitada distalmente por un surco ligamentario amplio pero superficial y de pobre definición. Dicha morfología también se presenta en otras aves no voladoras como los Palaeognathae (McGowan, 1982).

5-Proceso flexor del húmero muy extendido distalmente (Livezey, 1998) (59-1) (Fig. 29). El proceso flexor del húmero consiste en una estructura de posición distal muy bien desarrollada, a partir de una prolongación ventral del entepicóndilo. En Ameghinornithidae el proceso flexor no se encuentra bien orientado distalmente y se presenta pobremente desarrollado (Alvarenga & Hofling, 2003; Mayr, 2005b). En los Cariamidae e Idiornithidae el

proceso flexor es evidente y se orienta fuertemente en sentido distal (véase más arriba). Sin embargo, en las aves fororracoideas el proceso flexor presenta una fuerte dirección ventral y un desarrollo aún mayor, exhibiendo una longitud comparable al ancho transverso del cóndilo humeral interno. Este proceso es muy agudo en su extremo distal, mientras que en los Cariamoidea es ancho y trunco (Alvarenga & Hofling, 2003). La existencia de un proceso flexor muy desarrollado y agudo distalmente existe en *Psilopterus*, *Procariama*, *Hermosiornis*, *Phorusrhacos*, *Tolmodus* y *Paraphysornis*, y por lo tanto puede ser considerado como una característica derivada de las aves fororracoideas.

6-Longitud humeral subigual o más corta que la longitud escapular (53-1). Como fuera reconocido por Ameghino (1895) las aves fororracoideas se han caracterizado por una fuerte reducción en los miembros anteriores, relacionada con la pérdida de la capacidad de vuelo (véase Alvarenga & Hofling, 2003). En los fororracoideos basales como *Psilopterus* y *Procariama* el húmero es subigual a la longitud de la escápula, sobrepasándola en solo 1,5 cm. En otras aves fororracoideas el húmero y la escápula se conocen como elementos aislados, no pertenecientes, en ocasiones a un mismo individuo (e.g. *Tolmodus*,

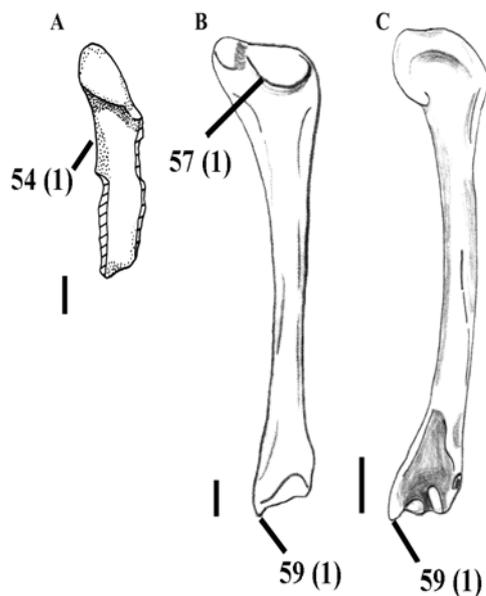


Figura 29. A, húmero de *Psilopterus guaraniticus* en vista lateral; B, húmero de *Paraphysornis brasiliensis* en vista posterior; C, húmero de *Psilopterus australis* en vista anterior; (A, tomado de Agnolín, 2006a; B, modificado de Alvarenga, 1982; C, modificado de Sinclair & Farr, 1932). Escala: 1 cm.

Hermosiornis, *Paraphysornis*). Sin embargo, la relativa cortedad del húmero sugiere que en los Phorusrhacidae este sería aún más corto que en los Psilopterinae. En Cariamidae el húmero supera en 1/3 la longitud de la escápula, condición exhibida también por *Elaphrocnemus* e

Idiornis. En *Bathornis* el húmero se conoce solo incompletamente, pero sus proporciones son coincidentes con aquellas de los Cariamidae.

En conclusión, la existencia de un húmero tan o más corto que la escápula puede ser considerada como una característica diagnóstica de los Phorusrhacidae.

Psilopteridae Dolgopol de Sáez, 1927

Definición: Aves más cercanamente emparentadas a *Psilopterus* que a *Phorusrhacos*.

Contenido: *Psilopterus*, *Procariama* y *Hermosiornis*.

Rango estratigráfico: Eoceno temprano-Plioceno Superior.

Comentarios: Patterson & Kraglievich (1960) citaron una gran cantidad de caracteres para definir a los Psilopteridae y Psilopterinae. Lamentablemente, la mayor parte de estos caracteres pueden ser considerados como plesiomorfías presentes también en Cariamidae y Bathornithidae (e.g. proporciones gráciles del esqueleto, cráneo deprimido y alargado, borde anterior de la fenestra antorbitaria muy oblicuo, etc.). Asimismo, estos autores han definido algunos caracteres derivados aún válidos, los cuales son discutidos a continuación.

Sustento:

1-Fosas temporales anteroposteriormente comprimidas (Patterson & Kraglievich, 1960) (14-1) (Fig. 30). En *Psophia* y la gran mayoría de los Gruiformes las fosas temporales se presentan anteroposteriormente expandidas y los márgenes que las delimitan presentan una pobre definición. En *Elaphrocnemus* las fosas se reducen en tamaño y se ubican anteroventralmente, a semejanza de lo que ocurre en los Rallidae y Gruidae. Por otro lado, en Cariamidae y *Bathornis* los límites de dichas fosas se encuentran marcados por pequeñas rugosidades óseas, mejor delimitadas que en los demás Gruiformes. En estos taxones, así como en *Tolmodus*, *Andalgalornis* y *Devincenzia* las fosas temporales se extienden anteroposteriormente y abarcan gran parte de la longitud de la caja craneana. Por el contrario, en *Psilopterus* y *Procariama* las fosas temporales exhiben una prominente compresión anteroposterior, en especial hacia su porción medial, condición que es compartida también por *Hermosiornis*, aunque en este último las fosas temporales presentan una mayor compresión.

La gran profundidad y compresión antero posterior de las fosas temporales sugieren importantes cambios en la inserción y morfología de la musculatura temporal en relación a los otros Cariamae (*vide infra*).

2-Narinas rodeadas anteriormente por una fosa premaxilar (6-1) (Fig. 31). En Cariamidae, *Psophia*, *Bathornis* y *Elaphrocnemus* las narinas presentan los márgenes óseos paralelos. Por otro lado, en *Psilopterus* el margen óseo anteroventral de la narina presenta una lámina medial muy desarrollada, generando de este modo una amplia fosa premaxilar. Una condición semejante existe en *Procariama* y *Hermosiornis*, pero en estos géneros dicha fosa es de extensión menor. En *Tolmodus*, *Kelenken* y *Andalgalornis* las narinas son de tamaño muy reducido y la fosa premaxilar se encuentra ausente. En consecuencia, la presencia de

una gran fosa por delante de las narinas puede ser considerada como una característica derivada de los Psilopteridae.

3-Mandíbula con fenestra mandibular dividida o

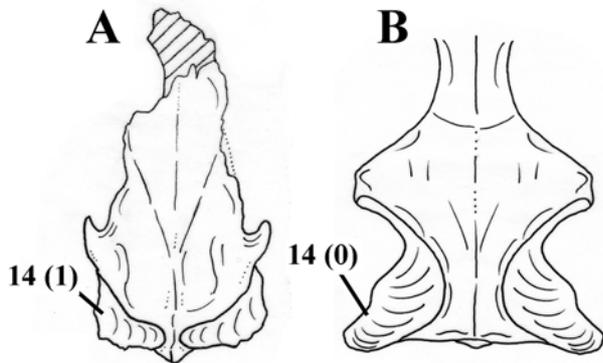


Figura 30. Región posterior del cráneo en vista dorsal de: A, *Procariama*; B, *Tolmodus*. No a escala.

subdividida por una proyección ósea vertical (Patterson & Kraglievich, 1960) (31-1) (Fig. 32). Plesiomórficamente en Neornithes, la fenestra mandibular es simple, como por ejemplo en los Galliformes y Anseriformes. Esta misma condición puede verificarse en la gran mayoría de los Gruiformes, incluyendo a *Psophia* y *Cariamidae*, aunque

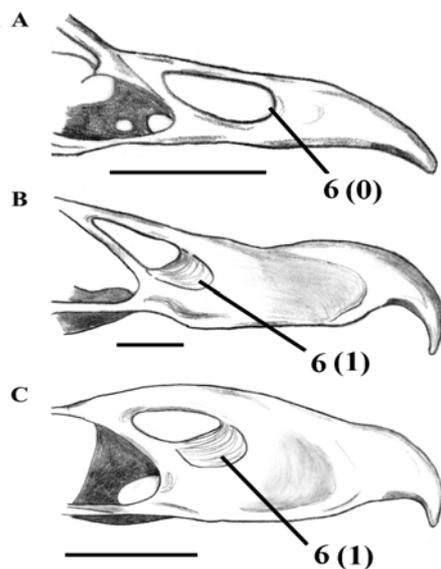


Figura 31. Rostro en vista lateral de: A, *Cariama*; B, *Hermosiornis milneedwardsi*; C, *Psilopterus australis*; (B, modificado de Kraglievich, 1946; C, modificado de Sinclair & Farr, 1932). Escala: 5 cm.

en estos últimos la fenestra mandibular es de tamaño muy pequeño o se encuentra totalmente obliterada. En las aves fororracoideas la fenestra mandibular se encuentra muy

bien desarrollada, en especial en sentido anteroposterior (*vide infra*). En los Phorusrhacidae como *Tolmodus*, *Andalgalornis*, *Paraphysornis* o *Andrewsornis* dicha fenestra es simple, y en este último género presenta un foramen adicional de posición posterior, considerado por Patterson (1941) como una autapomorfía de esta especie. En los Psilopteridae *Psilopterus* y *Procariama* la fenestra mandibular se encuentra subdividida por dos tabiques óseos originados por proyecciones de los márgenes ventral y dorsal de la fenestra. En *Hermosiornis* el tabique ventral no se presenta desarrollado, y el tabique dorsal no alcanza el margen ventral de la fenestra, estando en consecuencia solo subdividida de un modo parcial.

4-Tarsometatarso con procesos posteriores de las trócleas II y IV bien desarrollados (Tonni & Tambussi, 1985) (93-1) (Fig. 33). En *Cariamidae*, *Idiornis* y *Elaphrocnemus* las trócleas metatarsianas IV y II en vista distal se ubican anteriormente y se posicionan a la misma altura que la tróclea III. Del mismo modo, en *Devincenzia*, *Kelenken*, *Tolmodus*, *Phorusrhacos*, *Physornis* y *Paraphysornis* las trócleas laterales se ubican aproxima-

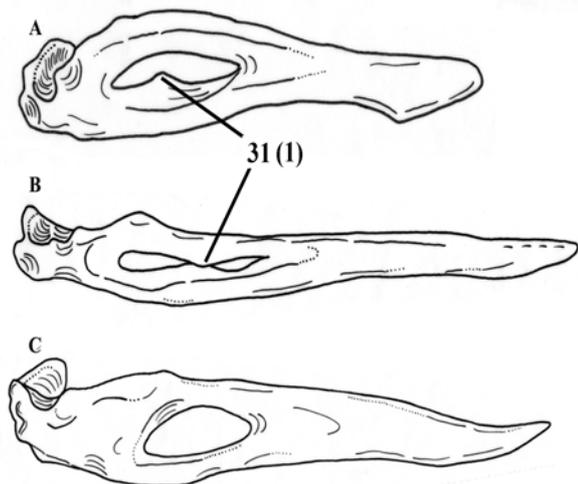


Figura 32. Mandíbula en vista lateral de: A, *Hermosiornis milneedwardsi*; B, *Psilopterus australis*; C, *Paraphysornis brasiliensis*; (A, modificado de Kraglievich, 1946; B, modificado de Sinclair & Farr, 1932; C, modificado de Alvarenga, 1982). No a escala.

damente al nivel de la mitad de la extensión anteroposterior de la tróclea III. Adicionalmente todos estos taxones presentan procesos posteriores en las trócleas II y IV obsoletos. Por otro lado, en *Psilopterus* y *Procariama* el extremo distal del tarsometatarso presenta una fuerte curvatura en forma de “U” invertida, con las trócleas II y IV bien orientadas posteriormente y sobrepasando el margen caudal de la tróclea III. Asimismo, las trócleas II y IV presentan los procesos óseos posteriores fuertemente desarrollados. Del mismo modo *Psilopterus* y *Procariama* poseen el proceso posteromedial de la tróclea II bien dirigido medialmente y bien diferenciado del cuerpo troclear, a se-

mejanza de los Accipitriformes (Tonni & Tambussi, 1988; Acosta Hospitaleche & Tambussi, 2005). En *Hermosiornis* las trócleas II y IV son de pequeño tamaño y se proyectan posteriormente, pero no llegan a sobrepasar el margen posterior de la tróclea III. Asimismo, los procesos posteriores se encuentran relativamente bien desarrollados.

La peculiar morfología del extremo distal del tarsometatarso en forma de "U" invertida, y el bien desarrollado proceso posteromedial de la tróclea II son caracteres que los Psilopterinae comparten con las aves de presa Accipitriformes y Strigiformes, lo que fue interpretado por Tonni & Tambussi (1985) como sugestivo de la captura de presas vivas mediante el vuelo.

Género *Hermosiornis* Rovereto, 1914

Especie tipo: *Hermosiornis milneedwardsi* (Moreno y Mercerat, 1891).

Especies incluidas: *H. milneedwardsi* Moreno y Mercerat, 1891 y *H. incertus* Rovereto, 1914.

Definición: El clado que incluye a *Hermosiornis milneedwardsi*, *H. incertus*, todos sus descendientes y su ancestro común más cercano.

Rango estratigráfico. Mioceno Superior-Plioceno Superior.

Comentarios: La subfamilia Hermosiornithinae

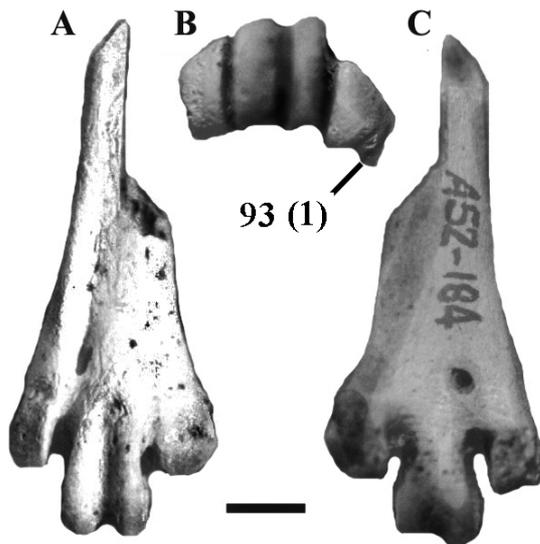


Figura 33. Extremo distal de tarsometatarso derecho de *Psilopterus affinis* en vistas: A, anterior; B, distal; C, posterior. Escala: 2,5 cm.

Rovereto, 1914 (=Mesembriornithinae Kraglievich, 1932; Alvarenga & Hofling, 2003) se encuentra representada únicamente por el género *Hermosiornis*. Este taxón presenta la cintura escapular fusionada (semejante a lo que sucede convergentemente en la familia Rheiidae y otras aves corredoras) posiblemente como una adaptación avanzada para la carrera. En concordancia, Tambussi (1997) indica que los índices de capacidad atlética de *Hermosiornis* (y también *Phorusrhacos*) son comparables a aquellos presentes en las ratites corredoras *Rhea* y *Struthio*.

Alvarenga & Höfling (2003) tratan a todas las

especies de *Hermosiornis* bajo el nombre de *Mesembriornis* Moreno, 1889. Este último epíteto no ha sido utilizado por más de cincuenta años, por lo que se opta en el presente trabajo por mantener el nombre de *Hermosiornis* siguiendo a la mayoría de los autores recientes (ej. Kraglievich, 1946; Patterson & Kraglievich, 1960; Acosta Hospitaleche, 2002). Adicionalmente, tal como lo ha indicado Cabrera (*in* Patterson & Kraglievich, 1960), reconocida autoridad en nomenclatura zoológica, el género *Mesembriornis* no debe ser utilizado debido a que es un *numen dubium* (Moreno, 1889), y a que la especie tipo de *Mesembriornis* es *M. studeri* Moreno y Mercerat, 1891, del Mioceno Medio de Patagonia, actualmente sinónimo de *Phorusrhacos longissimus* (Patterson & Kraglievich, 1960).

Sustento:

1-Coracoides, escápula y fúrcula fusionados (Rovereto, 1914) (39-1) (Fig. 34). En *Hermosiornis*, a diferencia del resto de las aves fororracoideas se presenta una fusión total de la cintura escapular. En este género la fúrcula se encuentra fusionada al proceso acroracicoideo del coracoides y la porción media de la diáfisis se une al acromion de la escápula. Del lado externo, esta fusión de elementos genera un surco rodeado por la fúrcula y el coracoides, que recorre a ambos huesos en la región proximal. Por la porción preservada, la fúrcula sería relativamente robusta. Esta condición es observada en las especies *H. milneedwardsi* y *H. incertus*.

Esta morfología es aún más derivada que aquella presente en numerosas aves no voladoras incluyendo los ratites (Feduccia, 1986) y *Diatryma* (Matthew & Granger, 1917), en los cuales la fusión de la cintura escapular incluye únicamente a la escápula y el coracoides, excluyendo la fúrcula, la cual aún permanece libre.

2-Tarsometatarso extremadamente elongado (índice tarsometatarso/tibiotarso mayor que 0,8) (81-1) (Patterson & Kraglievich, 1960). Tal como fuera indicado por Rovereto (1914) el tarsometatarso de *Hermosiornis* se caracteriza por su notable elongación y gran tamaño, siendo comparable en su altura al tibiotarso. Sin embargo, los primeros autores en cuantificar las proporciones metatarsianas han sido Patterson & Kraglievich (1966) que indicaron para *Hermosiornis milneedwardsi* un índice altura tarsometatarso/altura tibiotarso de 0,88, y para *H. incertus* de 0,89. En el resto de las aves fororracoideas dicho índice no alcanza el valor de 0,8, siendo en *Psilopterus* desde 0,75 (*P. communis*) hasta 0,79 (*P. australis*), y en *Procariama* de 0,77. En el caso de los Phorusrhacidae dicho índice es aún menor, siendo de 0,77 en *Tolmodus* y de 0,57 en *Paraphysornis*, el cual presenta un tarsometatarso extremadamente corto y robusto (*vide infra*).

3-Tróclea metatarsal III casi tan ancha como la diáfisis metatarsiana y anteroposteriormente mucho más extendida que las trócleas II y IV, las cuales presentan la misma extensión distal (Patterson & Kraglievich, 1960; Acosta Hospitaleche, 2002; Alvarenga & Hofling, 2003) (84-1) (Fig. 35). Tal como fuera indicado por Rovereto (1914) el tarsometatarso de *Hermosiornis* se caracteriza por el

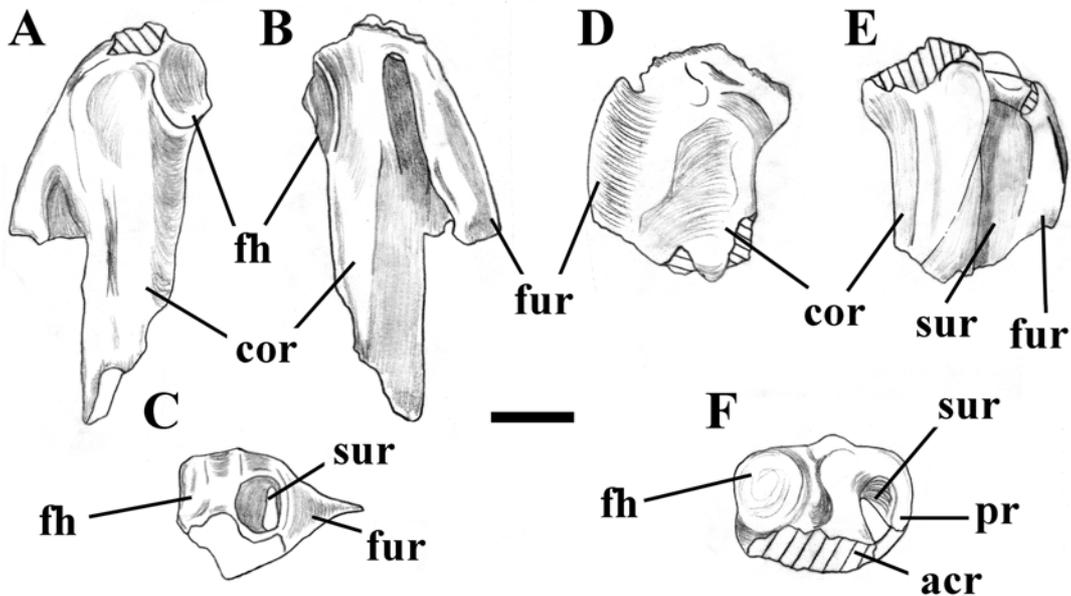


Figura 34. Coracoides de: A-C, *Hermosiornis milneedwardsi*; D-F, *H. incertus*; (modificadas de Rovereto, 1914). acr: proceso acrocoracoidal del coracoides; cor: coracoides; fh: faceta humeral; fur: fúrcula; pr: proceso procoracoidal del coracoides; sur: surco coraco-furcular. Escala: 2 cm.

gran tamaño de la tróclea III y la notable reducción de las trócleas IV y II. En *H. milneedwardsi* y *H. incertus* la tróclea III del tarsometatarso presenta un ancho subigual al diámetro transverso de la diáfisis metatarsiana (Alvarenga & Hofling, 2003). Más aún, dicha tróclea presenta los rebordes trocleares distalmente divergentes, produciendo de este modo un contorno en forma de “V” invertida. Esta última condición también puede observarse en el Phorusrhacidae *Titanis* (Brodkorb, 1963), la cual se contrapone a los rebordes trocleares subparalelos presentes en el resto de los Phorusrhacidae.

Asimismo, como ha sido indicado por Acosta Hospitaleche (2002) en *Hermosiornis* la extensión anteroposterior de la tróclea III es mucho mayor que la de las laterales, duplicándolas en extensión. Más aún, las trócleas II y IV presentan una proyección distal muy pobre y son subiguales en tamaño y morfología. Ambas presentan su cara anterior débilmente excavada (Rovereto, 1914).

En conclusión, al aumento en tamaño de la tróclea III, junto con la disminución del mismo en las trócleas II y IV pueden ser considerados como caracteres derivados de *Hermosiornis* posiblemente como una adaptación a la carrera, puesto que una morfología muy semejante puede ser observada en aves ratites típicamente corredoras de la familia Rheidae (e.g. *Rhea*, *Pterocnemia*, *Heterorhea*; Rovereto, 1914; *obs. pers.*).

4-Tróclea metatarsal III prácticamente lisa anteriormente y fuertemente cóncava y de rebordes trocleares agudos en vista posterior (Acosta Hospitaleche, 2002) (88-1) (Fig. 35). En *Psilopterus* y *Procarriama* la tróclea

metatarsal III en vista anterior presenta los rebordes trocleares agudos y sobresalientes, y en consecuencia, el surco troclear es profundo y bien definido. En vista posterior, el surco troclear es más amplio, y los rebordes trocleares son agudos y levemente convergentes hacia su sector proximal. Una morfología semejante existe en los Phorusrhacidae (e.g. *Tolmodus*, *Phorusrhacos*, *Paraphysornis*). Del mismo modo, en ambas especies de *Hermosiornis* el surco troclear en vista posterior es muy amplio y se encuentra fuertemente excavado, y los rebordes trocleares son agudos y salientes, pero a diferencia del resto de los Psilopteridae, estos convergen fuertemente en su sector proximal. Adicionalmente, en *Hermosiornis* la superficie anterior de la tróclea III presenta el surco troclear débilmente pronunciado y sus rebordes trocleares son más bajos y redondeados que en los demás Psilopteridae (Acosta Hospitaleche, 2002).

Hermosiornis incertus (Rovereto, 1914)

Sinonimia: *Procarriama simplex* (pro parte) Rovereto, 1914; *Prophororhacos incertus* Rovereto, 1914.

Holotipo: MACN 6934, esqueleto incompleto.

Posición geográfica y estratigráfica: Andalgalá; Provincia de Catamarca, Argentina. Formación Andalgalá (Mioceno Superior-Plioceno Inferior).

Comentarios: Acosta Hospitaleche (2000, 2002), describe un extremo distal de tarsometatarso incompleto asignable al género *Hermosiornis* procedente de la Formación Chasicó (Mioceno) del sur de la provincia de Buenos Aires, el cual constituiría el registro más antiguo para la subfamilia. Este material es, sin embargo indistinguible en tamaño y morfología de aquel de *H. incertus*, y por lo

tanto, muy posiblemente pertenezca a esta especie.

Diagnosis: *H. incertus* es la menor especie del género (altura del tarsometatarso 31 cm.) y puede distinguirse de *H. milneedwardsi* por la siguiente autapomorfía:

1-Puente extensor del tibiotarso muy oblicuo (Patterson & Kraglievich, 1960). Tal como fuera indicado por Patterson & Kraglievich (1960) los Psilopteridae se caracterizan por presentar el extremo distal del tibiotarso con el margen inferior del puente extensor prácticamente perpendicular al eje mayor del hueso, lo cual es compartido también por *H. milneedwardsi*. Esta morfología se encuentra presente en aves no-fororracoideas como ser *Idiornis* y Cariamidae. Por otro lado, estos mismos autores caracterizaron a los Phorusrhacidae por la existencia en el extremo distal del tibiotarso, de un puente extensor cuyo margen inferior es fuertemente oblicuo con respecto al eje mayor de la diáfisis ósea. Esta última morfología se presenta también en *H. incertus* y podría ser considerada como una autapomorfía para esta especie, convergentemente adquirida en los Phorusrhacidae.

Hermosiornis milneedwardsi (Moreno y Mercerat, 1891)
Sinonimia: *Mesembriornis milneedwardsi* Moreno, 1889 (*nomen nudum*), *Prophororhacos australis* (Moreno & Mercerat, 1891) Brodkorb, 1967, *Dryornis pampeanus*

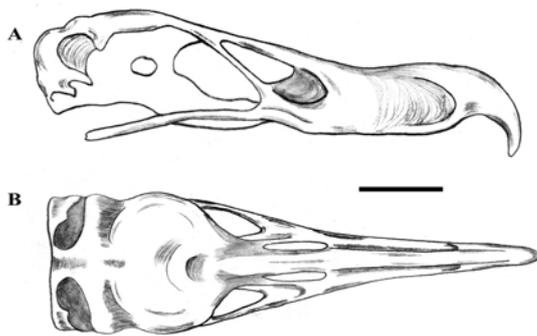


Figura 36. Cráneo de *Hermosiornis milneedwardsi* en vistas: A, lateral; B, dorsal; (modificados de Kraglievich, 1946). Escala: 5 cm.

(Moreno & Mercerat, 1891) (*pro parte*) Patterson & Kraglievich, 1960, *H. rapax* Kraglievich, 1946, *H. australis* Moreno, 1889; Psilopterinae gén. et sp. indet. Tambussi, 1989; Tambussi y Noriega, 1996.

Holotipo: MLP-140-142, vértebra cervical y porción proximal de tibiotarso y fíbula derechos.

Posición geográfica y estratigráfica: Monte Hermoso; Provincia de Buenos Aires, Argentina. Formación Monte Hermoso (Plioceno Superior). Huayquerías de San Carlos, al sur de la provincia de Mendoza. “Huayqueriense” (Plioceno Superior) (Patterson & Kraglievich, 1960).

Comentarios: Bajo la diagnosis específica de *H. milneedwardsi* se incluyen caracteres craneanos y vertebrales (1-4) que no pueden ser corroborados en los materiales pobremente conocidos de *H. incertus*. Probablemente,

con el hallazgo de nuevos especímenes referibles a esta última especie, algunas supuestas autapomorfías de *H. milneedwardsi* puedan ser consideradas como caracteres sinapomórficos del género *Hermosiornis*.

Diagnosis: *H. milneedwardsi* es la mayor especie conocida del género (altura del tarsometatarso 36 cm.) y puede ser diferenciada de *H. incertus* por las siguientes autapomorfías:

1-Rostro muy ganchudo adelante, con una depresión posterior en el margen dorsal (Kraglievich, 1946) (Fig. 36). En *Hermosiornis* el rostro es relativamente bajo (aunque véase Clarke in Alvarenga & Hofling, 2003) y fuertemente comprimido lateralmente, en especial en su porción anterior, diferenciándose en este aspecto de *Tolmodus*. El margen dorsal del rostro es prácticamente recto sobre las narinas externas y se dirige en sentido oblicuo hacia la región anterior, en lugar de ser recto y subhorizontal como en los demás Phororhacoidea (e.g. *Procarriama*, *Tolmodus*, *Andalgalornis*). En la porción anterior del rostro, el margen dorsal se eleva en forma redondeada, y culmina en un ápice agudo, dándole esta elevación un aspecto muy ganchudo a la porción rostral anterior. Esta peculiar morfología es desconocida en el resto de las aves fororracoideas y es considerada aquí como una característica autapomórfica de *H. milneedwardsi*.

2-Fosas temporales anteroposteriormente comprimidas y fuertemente excavadas (Kraglievich, 1946) (Fig. 36). En *Hermosiornis milneedwardsi* las fosas temporales presentan una disposición y morfología muy semejante a aquella de los demás Psilopterinae (e.g. *Procarriama*, *Psilopterus*). Sin embargo, en *H. milneedwardsi* las fosas temporales presentan su porción lateral fuertemente comprimida, siendo de extensión anteroposterior semejante a la porción medial de las fosas. En contraposición, tanto en Psilopterinae como en Phorusrhacidae (e.g. *Tolmodus*, *Devincenzia*) las fosas temporales presentan una gran extensión anteroposterior en su margen lateral. El acortamiento anteroposterior de las fosas temporales trae aparejada, no únicamente una mayor profundidad de las mismas, sino también diversas modificaciones a nivel craneano. Por ejemplo, tal como fuera notado primeramente por Patterson & Kraglievich (1960) las crestas temporales divergen fuertemente, siendo casi subhorizontales cuando el cráneo es visto dorsalmente. Del mismo modo, en concordancia con la pobre extensión de las fosas temporales, los procesos postorbitales se presentan pobremente desarrollados y escasamente prolongados en sentido ventral, a diferencia del resto de los Notogrues y asemejándose superficialmente en este aspecto a otros Gruiformes como *Grus* y Rallidae.

3-Sínfisis mandibular muy corta y robusta (Kraglievich, 1946). Tal como fuera indicado primeramente por Kraglievich (1946; véase también Patterson & Kraglievich, 1960; Alvarenga & Hofling, 2003) la sínfisis mandibular en *H. milneedwardsi* es muy corta, baja y robusta. En Psilopterinae (e.g. *Procarriama*, *Psilopterus*) y *H. milneedwardsi* la sínfisis mandibular entra más de cin-

co veces en la longitud total de la mandíbula, mientras que en los Phorusrhacidae, este índice no supera 3,3 veces (véase más arriba). Sin embargo, la cortedad sinfisiaria de *H. milneedwardsi* es mayor que la existente en *Psilopterus* o *Procariama*, en los cuales la sínfisis se aproxima a valores de 4,8-5 veces. En *H. milneedwardsi* llega a ser de 5,2, el mayor valor registrado para un ave fororracoidea.

En *H. milneedwardsi* la sínfisis mandibular, en vista lateral, presenta el margen superior débilmente cóncavo, y el inferior prácticamente recto, estando separada de las ramas mandibulares por una fuerte concavidad ventral, ausente en las restantes aves fororracoideas. Esta conformación particular, sumada a la extrema cortedad de la sínfisis son características únicas de *H. milneedwardsi* dentro de los Phorusrhacidae.

4-Las dos primeras vértebras dorsales presentan una fuerte lámina prezigodiapofiseal (Kraglievich, 1940). La existencia de una lámina conectando las prezigapófisis con las diapófisis en las dos primeras vértebras dorsales es un carácter compartido por *H. milneedwardsi* y *Psilopterus*. En *H. milneedwardsi*, sin embargo, la lámina prezigodiapofisal se encuentra fuertemente extendida anteroposteriormente y presenta el margen anterior recto, a diferencia de *Psilopterus*, en el cual es levemente cóncavo (Sinclair & Farr, 1932). En consecuencia, la presencia de fuertes láminas prezigodiapofisiarias es un carácter diagnóstico de *H. milneedwardsi*.

5-Fémur muy robusto (Kraglievich, 1946) (Fig. 37). En *H. milneedwardsi* el fémur es levemente convexo anteriormente y cóncavo en su cara posterior. Es más robusto que aquel de *Tolmodus* y *Phorusrhacos*, asemejándose superficialmente al de *Paraphysornis*. Comparado con Phorusrhacidae no Physornithini el fémur es menos rectilíneo en las caras medial y lateral y presenta la línea intermuscular pobremente delimitada, formando apenas una débil cresta extendida desde el trocánter menor al cóndilo interno (Kraglievich, 1940). La cortedad y robustez femoral se evidencian en el ancho medio de la diáfisis, la cual en *H. milneedwardsi* entra 7 veces en la longitud total, mientras que en la mayoría de los Phorusrhacidae entra al menos 9 veces (e.g. *Psilopterus*, *Procariama*, *Tolmodus*, *Phorusrhacos*, *H. incertus*). Por otro lado, en *Paraphysornis*, a pesar de que ninguno de los fémures preservados conservan la parte media de la diáfisis (Alvarenga, 1982), las proporciones de los elementos existentes indican una morfología femoral muy semejante a aquella presente en *H. milneedwardsi*. Esta condición, muy probablemente ha sido adquirida independientemente en ambos taxones. Por lo tanto, la extrema robustez femoral de *H. milneedwardsi* es un carácter de utilidad para distinguirlo de la cercana especie *H. incertus*.

6-Tarsometatarso de sección muy losange y la tróclea metatarsal II muy pequeña y poco proyectada distalmente. Tal como fuera indicado por Tambussi (1989) el tarsometatarso de *H. milneedwardsi* presenta una sección transversal en su sector medio de contorno muy

losange. Esta condición se debe a los profundos surcos metatarsales anterior y posterior. En la mitad proximal diafisiaria, los surcos metatarsales anterior y posterior se encuentran fuertemente excavados, y se presentan delimitados tanto lateral como medialmente por fuertes crestas óseas. En el surco metatarsal anterior, el reborde óseo interno se presenta más desarrollado que el externo, mientras que en el surco metatarsal posterior el reborde externo es el que presenta mayor desarrollo. En *H. incertus* los surcos metatarsales y los rebordes óseos se encuentran menos desarrollados que en *H. milneedwardsi*, y los surcos metatarsales son más estrechos, a semejanza de los que ocurre en los Psilopterinae (e.g. *Procariama*, *Psilopterus*), careciendo de la peculiar sección losange del metatarso presente en *H. milneedwardsi*.

En *H. milneedwardsi* la tróclea metatarsal II se encuentra fuertemente reducida dorsoventralmente y se posiciona muy proximalmente con respecto a la tróclea

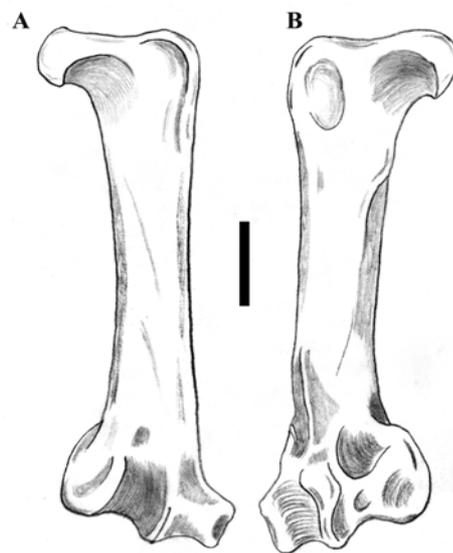


Figura 37. Fémur de *H. milneedwardsi* en vistas: A, anterior; B, posterior; (modificados de Kraglievich, 1946). Escala: 5 cm.

metatarsal III. Adicionalmente, la tróclea metatarsal II carece de excavación anterior, a semejanza de lo que ocurre en *H. incertus* y los Phorusrhacidae (e.g. *Tolmodus*, *Phorusrhacos*). En *H. milneedwardsi*, la extrema reducción de la tróclea II (la cual entra aproximadamente 2 veces en la extensión dorsoventral de la tróclea III) lo distingue claramente de *H. incertus*, en el cual la tróclea II presenta un mayor desarrollo (entra menos de 2 veces en la tróclea III), y sugiere una mayor adaptación para la carrera (véase más arriba).

Psilopterinae Patterson y Kraglievich, 1960

Definición: Aves más cercanamente emparentadas a *Psilopterus* que a *Hermosornis*.

Contenido: *Psilopterus* Moreno y Mercerat, 1891; *Procariama* Rovereto, 1914 y *Ciconiopsis* Ameghino, 1899.

Rango estratigráfico: Eoceno Inferior-Plioceno Superior.

Comentarios: Los Psilopterinae constituyen los Phororhacoidea de menor tamaño conocido, y los que presentan mayores similitudes plesiomórficas con los Cariamidae, lo que condujo a algunos autores a considerarlos como pertenecientes a los Cariamoidea (Brodkorb, 1967). Dentro de los Psilopterinae, junto con *Procariama* y *Psilopterus* han sido incluidos algunos géneros que actualmente no corresponden a dicha agrupación (véase Brodkorb, 1967; Alvarenga, 1985). Entre ellos pueden indicarse *Riacama*, *Smiliornis* (actualmente incluidos dentro de los Cariamoidea; Agnolín, 2004; *vide supra*), *Lophiornis* (un Ciconiiformes; *vide infra*) y *Paleopsilopterus* (un Cariamoidea Idiornithidae; *vide supra*). En consecuencia, los Psilopterinae se encuentran representados en la actualidad únicamente por los géneros *Psilopterus* (con cinco especies), *Procariama* (con una especie), y *Ciconiopsis* (una especie).

Sustento:

1-Cresta media occipital contactando al foramen magno con la cresta nucal (18-1) (Fig. 38). En Cariamidae, así como en *Elaphrocnemus* la cresta media occipital es relativamente corta en sentido dorsoventral y se encuentra pobremente delimitada (Mayr & Mourer Chauviré, 2006). En los Phororhacoidea (e.g. *Psilopterus*, *Procariama*, *Tolmodus*, *Andalgalornis*) la cresta media se presenta muy bien desarrollada. Sin embargo, en el caso de *Tolmodus* y *Andalgalornis* dicha cresta surge de las cercanías del foramen magno pero no alcanza a la cresta nucal, una morfología semejante a la existente también en *Hermosiornis milneedwardsi*. Por otro lado, tanto *Procariama* como *Psilopterus* no solo presentan una cresta media occipital muy bien delimitada, sino que el desarrollo dorsoventral de la misma abarca desde el margen superior del foramen magno y alcanza la cresta nucal, siendo esta característica una morfología única compartida por estos dos géneros.

2-Tibiotarso con cóndilos distales bien comprimidos lateromedialmente (Tonni & Tambussi, 1986) (77-1) (Fig. 39). En Cariamidae, *Idiornis* y *Elaphrocnemus* los cóndilos distales del tibiotarso presentan una altura comparable al ancho transversal de los mismos. La misma condición es observada en *Tolmodus*, *Phorusrhacos*, *Devincenzia pozzii*, *Paraphysornis*, *Hermosiornis*. Por otro lado, en *Psilopterus* y *Procariama* el ancho de los cóndilos distales es muy inferior a la altura de los mismos, lo que determina cóndilos muy comprimidos lateromedialmente. Adicionalmente, acompañando la compresión lateromedial de los cóndilos el surco intercondilar es muy estrecho.

El género *Paleopsilopterus* (incluido en los Idiornithidae en este trabajo) presenta los cóndilos distales del tibiotarso anchos y relativamente bajos, asemejándose a la condición primitiva de los fororracoideos, lo que se asocia a un surco intercondilar ancho y poco profundo (Alvarenga, 1985).

3-Extremo distal del tibiotarso con el cóndilo medial anteroposteriormente expandido (Tonni & Tambussi, 1986) (78-1) (Fig. 39). En Cariamidae, *Strigogyys*, *Salmila* e

Idiornithidae el cóndilo medial del tibiotarso presenta una débil extensión anteroposterior, siendo su porción anterior anteroposteriormente acortada. En *Tolmodus*,

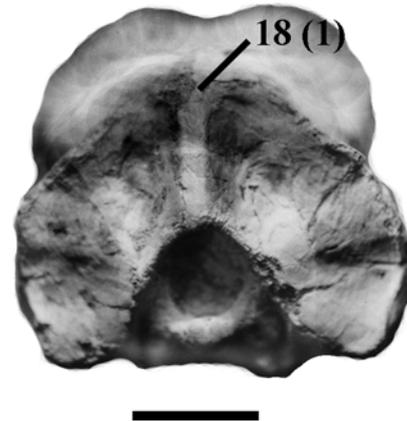


Figura 38. Cráneo de *Procariama* en vista posterior. Escala: 5 cm.

Phorusrhacos, *Hermosiornis*, *Paraphysornis* y *Devincenzia pozzii* el cóndilo medial del tibiotarso se presenta anteroposteriormente comprimido, siendo solo levemente más extenso que el ancho anteroposterior de la diáfisis tibiotarsal. En *Psilopterus* el cóndilo medial se presenta anteroposteriormente extendido, en especial su porción posterior. La misma condición existe en *Procariama*. En ambos géneros, la extensión anteroposterior de dicho cóndilo supera holgadamente el ancho diafisiario del tibiotarso.

Por otro lado, en *Paleopsilopterus* el cóndilo medial del tibiotarso carece de una gran extensión anteroposterior, y su proyección posterior se presenta pobremente desarrollada, asemejándose en este aspecto a la condición plesiomórfica para las aves fororracoideas (véase Alvarenga, 1985).

4-Tarsometatarso con las trócleas II y IV fuertemente dirigidas posteriormente, por lo que el extremo distal del tarsometatarso en vista distal tiene forma de “U” invertida (Tonni & Tambussi, 1985) (92-1) (Fig. 39). (Este carácter ha sido discutido más arriba bajo el carácter número 4 de Psilopteridae).

5-Tarsometatarso con tróclea II con un fuerte proceso posteromedial bien diferenciado de la diáfisis troclear (Tonni & Tambussi, 1985) (90-1) (Fig. 39). (Este carácter ha sido discutido más arriba bajo el carácter número 4 de Psilopteridae).

Procariama simplex Rovereto, 1914

Holotipo: MACN-8225, esqueleto incompleto (véase Patterson & Kraglievich, 1960).

Posición geográfica y estratigráfica: Puerta de Corral Quemado, Departamento de Santa María, Provincia de Catamarca, Argentina. Formación Andalhualá (Mioceno Superior).

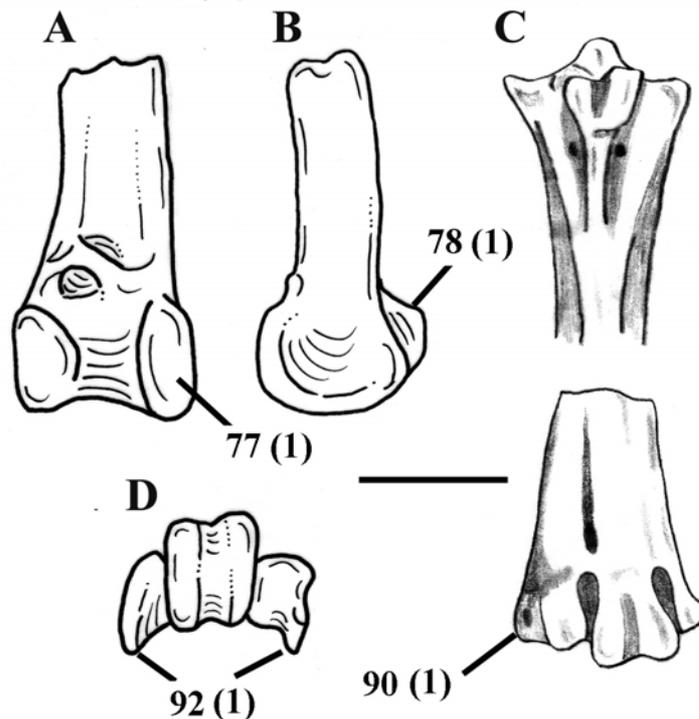


Figura 39. A-B, tibiotarso izquierdo de *Procariama* en vistas anterior y medial, respectivamente; C, extremo proximal de tarsometatarso en vista posterior y extremo distal en vista anterior de *Procariama*; D, extremo distal de tarsometatarso derecho de *Procariama* en vista distal. Escala: 2,5 cm.

Comentarios: Adicionalmente a los caracteres citados más abajo, *Procariama* es distinguible de *Psilopterus* por diferentes proporciones en los miembros. Tal como fuera apuntado por Alvarenga & Hofling (2003) *Procariama* se caracteriza por su mayor tamaño, huesos más robustos, fémur proporcionalmente más corto y huesos alares de menor tamaño; caracteres que pueden relacionarse a una mayor tendencia hacia la pérdida del vuelo.

Diagnosis: Psilopterinae muy semejante a *Psilopterus*, del que se distingue por las siguientes autapomorfías:

1-Crestas hipotarsales del tarsometatarso fuertemente dirigidas proximalmente (Alvarenga & Hofling, 2003) (Fig. 39c). Tal como fuera indicado primeramente por Alvarenga & Hofling (2003) el hipotarso de *Procariama* es claramente distinguible de aquel de otras aves fororracoideas. En *Procariama* existen un par de expansiones relativamente agudas y bien desarrolladas que se prolongan proximalmente, alcanzando prácticamente el margen dorsal del tubérculo intercotilar proximal. Ambas expansiones se encuentran delimitadas por un surco pobremente definido. En *Psilopterus* el hipotarso al igual que en el resto de las aves fororracoideas carece de dichas expansiones, y solo se encuentra débilmente dirigido en sentido proximal.

2-Tarsometatarso con tróclea III proximalmente angostada (Fig. 39). En *Procariama*, la tróclea III presenta los márgenes trocleares lateral y medial fuertemente convergentes hacia el extremo proximal, generando de este modo una tróclea de contorno subtriangular. Una condición semejante ocurre en el Phorusrhacidae *Titanis*, pero en este último, los márgenes lateral y medial de la tróclea III presentan una fuerte divergencia en su sector distal (Brodkorb, 1963). Por otro lado, en *Hermosiornis* o *Psilopterus* esta divergencia es mucho menor, siendo los márgenes trocleares subparalelos a lo largo de casi todo su recorrido, con excepción de una leve tendencia a converger en su sector más proximal. En estos últimos taxones la tróclea presenta un contorno subrectangular.

3-Falange pedal 1-III proximalmente alta. La falange 1-III de *Procariama* presenta numerosos detalles que la distinguen de aquella de *Psilopterus*. Por ejemplo, la superficie articular proximal presenta la carena media más extendida proximalmente, la diáfisis de la falange es más grácil y los pozos flexores distales son subcirculares (elípticos en *Psilopterus*) (Tonni & Tambussi, 1988). Sin embargo, una notable diferencia es la mayor altura de la falange pedal 1-III en *Procariama*. En este taxón la porción articular proximal de dicha falange presenta una altura subigual al ancho transversal, y su margen proximal forma una suerte de reborde posterior en forma de un débil labio. En *Psilopterus* la altura de la falange es bastante

menor que su ancho transversal, y carece del labio óseo proximal.

Psilopterus Moreno y Mercerat, 1891

Especie tipo: *Psilopterus communis* Moreno & Mercerat, 1891.

Especies incluidas: *P. communis* Moreno & Mercerat, 1891, *P. australis* Moreno & Mercerat, 1891, *P. affinis* (Ameghino, 1899), *P. guaraniticus* (Ameghino, 1899), *P. colzecus* Tonni & Tambussi, 1988.

Rango estratigráfico: Oligoceno Medio-Mioceno Superior. Definición: Aves más cercanamente emparentadas a *Psilopterus communis* que a *Procarriama simplex*.

Comentarios: Alvarenga & Höfling (2003) han considerado como especies válidas de este género a *P. bachmanni* (= *P. communis*) y *P. lemoinei* (= *P. australis*), ambas acuñadas por Moreno & Mercerat (1891). Sin embargo, estos nombres no han sido utilizados por más de cincuenta años, por lo tanto se considera aquí que estas dos especies deben seguir siendo denominadas como *P. communis* y *P. australis* respectivamente, tal como fuera sugerido por autores previos (e.g. Brodkorb, 1967).

Psilopterus presenta numerosos caracteres particulares (también presentes en *Procarriama*) indicativos de sus hábitos rapaces; el tarsometatarso presenta la tróclea IV más extendida distalmente con respecto a la tróclea II, por lo tanto este último dedo se encuentra más elevado que el cuarto, lo que indicaría una mayor adaptación para la carrera. La falange ungueal II es muy curvada y la tróclea metatarsal II presenta una gran superficie anterior con un surco prolongado posteriormente, a semejanza de los Accipitriformes. *Psilopterus* presentaba un tamaño alar comparable al de los Cariamidae actuales, pero con el doble de tamaño y masa corporal. Sin embargo, la profunda impresión del *m. brachialis* tanto en la ulna como el húmero, así como las papilas ulnares bien desarrolladas, son sugerentes de la retención de la capacidad del vuelo. Todas estas características permitieron sugerir a Tonni & Tambussi (1988) que estas aves posiblemente fueran cazadoras a la carrera, ayudadas por cortos vuelos para capturar las presas. Más recientemente Acosta Hospitaleche & Tambussi (2005) incluyeron como similitudes entre aves de presa (específicamente Falconidae) y los Psilopteridae el arreglo anisodáctilo de los dedos y la fuerte base plantar de las falanges ungueales.

Sinclair & Farr (1932) indican la siguiente fórmula vertebral para *Psilopterus*: 15 vértebras cervicales (dos más que *Cariama* y *Andalgalornis*, y una menos que *Psophia*; Miranda Ribeiro, 1937), 4 dorsales (al igual que en *Cariama*), 15 vértebras sinsacrales (al igual que *Tolmodus*), 6 caudales libres y el pigostilo. Debido al desconocimiento exacto de la fórmula vertebral en los demás Phororhacoidea, es posible que dicha fórmula sea solapable a todos los Psilopteridae, debido a las similitudes existentes en la columna vertebral de *Psilopterus* con los segmentos que se conocen en *Hermosiornis*. En los Phorusrhacidae *Andalgalornis* y *Paraphysornis* han sido indicadas sólo 13 vértebras cervicales (2 menos que en Psilopteridae) (Patterson & Kraglievich, 1960; Alvarenga, 1982), asemejándose en esta característica a la fórmula

vertebral plesiomórfica presente en Cariamidae.

En *Psilopterus* el pigostilo es muy grande y fuerte, siendo mucho mayor y más desarrollado dorsoventralmente que aquel de los Cariamidae y Sagittariidae lo que indica la existencia de un gran desarrollo de las plumas timoneras (Sinclair & Farr, 1932).

A pesar del gran conocimiento que se posee sobre el género *Psilopterus*, cuyas especies son en algunos casos conocidas por numerosos esqueletos y cráneos bien preservados, en este trabajo únicamente se han reconocido dos sinapomorfías utilizables para caracterizar a este género:

1-Pico bien convexo por sobre las narinas externas (4-1) (Fig. 40). En *Psilopterus* todos los especímenes conocidos con material craneano bien preservado (véase Sinclair & Farr, 1932) presentan narinas externas anteroposteriormente extensas que se encuentran delimitadas dorsalmente por los procesos posteriores de los premaxilares (que incluirían en parte a los nasales; Jollie, 1957). Estos procesos, tanto en *P. australis*, como en *P. communis* se presentan fuertemente convexos, sobrepasando en gran medida del nivel del margen dorsal de la tabla craneana. Una condición semejante ha sido adquirida paralelamente por *Tolmodus*, en quien los procesos posteriores de los premaxilares son también notablemente convexos (Alvarenga & Hofling, 2003). Por otro lado, tanto en *Procarriama*, *Hermosiornis*, así como en otras aves fororracoideas, los procesos premaxilares son prácticamente rectos.

2-Borde lateral de la tróclea metatarsal IV dirigido posterolateralmente (Tonni & Tambussi, 1988) (94-1). Tal como fuera indicado por Tonni & Tambussi (1988) *Psilopterus* difiere de *Procarriama* en presentar el borde lateral de la tróclea metatarsal IV dirigido postero lateralmente, mientras que en *Procarriama* este margen se dirige solo posteriormente. La presencia de un borde lateral del tarsometatarso que se dirige posterolateralmente puede

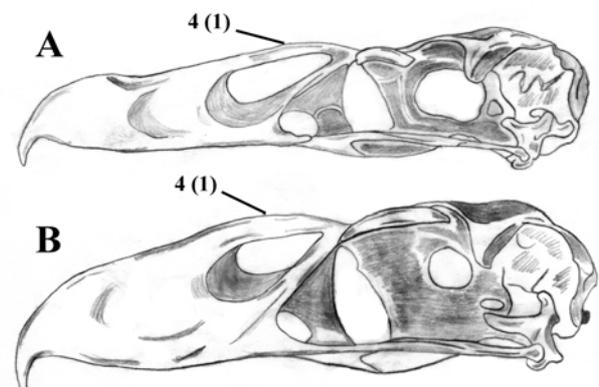


Figura 40. Cráneos en vista lateral de: A, *Psilopterus communis*; B, *P. australis*; (modificado de Sinclair & Farr, 1932). Escala: 3 cm.

ser observado en *P. communis*, *P. australis*, *P. affinis* y *P. colzecus*.

Psilopterus communis Moreno & Mercerat, 1891

Sinonimia: *Psilopterus intermedius* Moreno & Mercerat, 1891, *Patagornis bachmanni* Moreno & Mercerat, 1891, *Phororhacos delicatus* Ameghino, 1891 *Psilopterus minutus* (Ameghino, 1895), *Pelecyrnis pueyrredonensis* Sinclair & Farr, 1932.

Holotipo: MLP-168, porción proximal de tarsometatarso izquierdo.

Posición geográfica y estratigráfica: Monte Observación, Lago Pueyrredón, La Cueva, Río Sehuén; Provincia de Santa Cruz. Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior); (Tonni, 1980).

Diagnosis: La menor especie del género *Psilopterus* (longitud total del tarsometatarso 15,4 cm. promedio), distinguible del resto de las especies en base a las siguientes autapomorfías:

1-Rostro muy bajo y largo, con una extensión anterior y oblicua de la fenestra antorbitaria (Sinclair & Farr, 1932; Alvarenga & Hofling, 2003) (Fig. 40). Tal como fuera indicado por Sinclair & Farr (1932) el rostro de *P. communis* se caracteriza por ser muy bajo y elongado, siendo de aproximadamente la mitad de la altura que aquel de *P. australis*. Adicionalmente, el margen dorsal del rostro presenta una profunda concavidad por detrás del extremo anterior del pico, una característica única de esta especie y reminiscente de *Hermosiornis milneedwardsi*. En *P. australis* el margen dorsal del rostro es prácticamente convexo, con solo una débil concavidad ubicada por detrás del extremo anterior, mientras que en *Procarriama* dicho margen es totalmente recto.

En *P. communis*, a semejanza de *Procarriama* y *P. australis* el margen anterior de la fenestra antorbitaria es bastante oblicuo. Sin embargo, en *P. communis*, la fenestra antorbitaria presenta una oblicuidad aún mayor y se prolonga en gran medida por debajo de las narinas externas, constituyendo una autapomorfía de esta especie (Alvarenga & Hofling, 2003).

2-Narinas muy amplias, con el proceso posterior de los premaxilares muy delgado (Sinclair & Farr, 1932) (Fig. 40). Como fuera indicado por Sinclair & Farr (1932) *P. communis* presenta, a diferencia de otros Phororhacoidea las narinas de gran extensión anteroposterior. De este modo, en *P. communis* la longitud de la porción perforada de las narinas externas (i.e. excluyendo la fosa premaxilar) es comparable a la longitud anteroposterior de las órbitas. En el caso de *Procarriama* y *P. australis*, dicha longitud es siempre menor, no superando nunca 3/4 de la misma. Debido posiblemente a la gran expansión en el tamaño de las narinas externas, en *P. communis* se produjo un notable adelgazamiento en los procesos posteriores de los premaxilares, los cuales constituyen una delgada barra ósea, en contraposición con los robustos procesos observables en otras aves forrracoideas, incluyendo a *P. australis* y *Procarriama simplex*.

3-Cuadrado con el proceso postorbital corto y con los cóndilos distales dirigidos anteriormente (Fig. 40). En *P. communis* el cuadrado presenta su eje mayor dorsoventral dirigido oblicuamente con su porción inferior orientada anteriormente, lo que determina la dirección anterior de los cóndilos del cuadrado. En *P. australis* y *Procarriama*, por el contrario, el cuadrado se dispone verticalmente, y por lo tanto, su sector distal presenta los cóndilos articulares sin orientación anterior ni posterior. Más aún, en *P. communis* el proceso postorbital del cuadrado es extremadamente corto, siendo subigual en su longitud a la proyección posterior del proceso ótico. Por otro lado, en *Tolmodus*, *Andalgalornis*, *Procarriama* y *P. australis*, el proceso postorbitario presenta una gran longitud anteroposterior, y supera holgadamente la extensión de la proyección posterior del proceso ótico.

Psilopterus australis Moreno & Mercerat, 1891

Sinonimia: *Psilopterus lemoinei*, Moreno & Mercerat, 1891, *Pelecyrnis tubulatus* Ameghino, 1895, *Phororhacos modicus* Ameghino, 1895, *Staphylornis gallardo* Mercerat, 1896, *Staphylornis erithacus* Mercerat, 1896, *Pelecyrnis tenuirostris* Sinclair & Farr, 1932, *Pseudolarus eocaenus* Ameghino, 1895.

Holotipo: MLP-162, porción distal de tibiotarso derecho.

Posición geográfica y estratigráfica: Killil Aike, Monte León, Monte Observación, Take Harvey, Corriguen Kaik, Yegua Quemada, La Cueva, Karaiken; Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior); (Tonni, 1980; Tauber, 1997; 1999).

Diagnosis: *P. australis* es una especie de mediano tamaño dentro del género *Psilopterus* (longitud total del tarsometatarso 17,9 cm. promedio), y es distinguible del resto de las especies sobre la base de la siguiente autapomorfía:

1-Extremo distal del tarsometatarso con el anillo lateral de la tróclea III fuertemente dirigido posteriormente. En *Psilopterus australis* el extremo distal del tarsometatarso presenta numerosas diferencias sutiles cuando es comparado con el de otras especies del género (i.e., *P. communis*, *P. affinis*, *P. colzecus*). En *P. australis*, el anillo lateral de la tróclea III se encuentra mucho más dirigido posteriormente que el interno, generando de este modo una tróclea distalmente irregular y asimétrica. Esta condición difiere de aquella presente en *P. communis* y *P. affinis*, en los cuales la extensión posterior de dichos anillos es subigual. En *P. colzecus* existe una cierta irregularidad, pero es menos pronunciada que en *P. australis* (véase Tonni & Tambussi, 1988).

Del mismo modo, en *P. australis* el proceso posteromedial de la tróclea II se presenta mucho más desarrollado y más orientado internamente que en *P. communis*, *P. colzecus* y *P. affinis*. Más aún, la superficie articular anterior de la tróclea II se encuentra más desarrollada anteroposteriormente y más extendida dorsoventralmente que en el resto de las especies del género (Tonni & Tambussi, 1988). Esta serie de detalles morfológicos principalmente relacionados a una mayor

asimetría distal del tarsometatarso y a una mayor amplitud de superficies articulares distinguen a *P. australis* del resto de las especies del género *Psilopterus* y revelan una mayor especialización hacia la captura de presas.

Psilopterus colzecus Tonni & Tambussi, 1988

Holotipo: MLP-76-VI-12-2, esqueleto incompleto (véase Tonni & Tambussi, 1988).

Posición geográfica y estratigráfica: Arroyo Chasicó; Provincia de Buenos Aires, Argentina. Formación Chasicó, Miembro Vivero (Mioceno superior).

Comentarios: El tarsometatarso izquierdo que formaba parte del holotipo se ha extraviado (Tambussi, *com. pers.* 2003). Tal como fuera indicado para *P. affinis* lo incompleto del material conocido para *P. colzecus* no permite su inclusión en la matriz filogenética. Sin embargo, su asignación a los Phororhacoidea, Psilopteridae, y *Psilopterus* se encuentra bien sustentada debido a numerosos caracteres (véase comentarios y caracteres bajo *P. affinis*).

Diagnosis: Especie de tamaño y proporciones semejantes a *P. australis*, siendo distinguible del resto de las especies del género en base a las siguientes autapomorfías:

1-Tarsometatarso con tróclea III muy convexa anteriormente y bien extendida anteroposteriormente (Tonni & Tambussi, 1988). Tonni & Tambussi (1988) consideraron la existencia de una cara anterior de la tróclea metatarsal III fuertemente convexa como una posible autapomorfía de *P. colzecus*, debido a que en la especie cercanas *P. communis* y *P. australis* la convexidad anterior es mucho menos pronunciada. Del mismo modo, la convexidad anterior de la tróclea III es menos pronunciada en *P. affinis* y *Procariama*, en los cuales esta superficie es casi recta. De acuerdo a Tonni & Tambussi (1988) se considera en este trabajo la presencia de una fuerte convexidad en la cara anterior de la tróclea III del tarsometatarso como una autapomorfía de *P. colzecus*. Más aún, esta fuerte convexidad se correlaciona a una marcada extensión anteroposterior de la tróclea III, mucho mayor que aquella observada en otras especies de *Psilopterus* y *Procariama*.

2-Diáfisis humeral recta (Tonni & Tambussi, 1988). El húmero en *P. colzecus* se encuentra bien preservado, conservado su extremo distal completo y gran parte de la diáfisis humeral, careciendo, sin embargo de su extremo proximal. En *P. colzecus*, tal como fuera mencionado por Tonni & Tambussi (1988) la curvatura sigmoidea del húmero se encuentra pobremente desarrollada, presentando la diáfisis prácticamente recta. En *P. communis*, *P. australis* y *Procariama* la diáfisis humeral presenta una fuerte curvatura sigmoidea, tal como ha sido descrito por Ameghino (1895) como característico para el género *Psilopterus*. En consecuencia, se considera aquí la existencia de una diáfisis humeral prácticamente recta como una característica derivada única de *P. colzecus*.

Psilopterus affinis (Ameghino, 1899)

Sinonimia: *Phororhacos affinis* Ameghino, 1899, *Andrewsornis abbotti* (*pro parte*) Patterson, 1941.

Holotipo: MACN 52-194/12194, extremos distal y proximal de tarsometatarso derecho.

Posición geográfica y estratigráfica: Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Deseado (Oligoceno Inferior).

Comentarios: Tanto *P. affinis* como *P. colzecus*, no han sido incluidos en el análisis filogenético debido a su naturaleza fragmentaria, sin embargo ambos pueden ser claramente incluidos dentro de la subfamilia Psilopterinae y el género *Psilopterus* por las características del tarsometatarso (véase diagnosis genérica).

Ameghino (1899) describió a *P. affinis* como una especie pequeña dentro del género *Phorusrhacos*. Posteriormente, este taxón fue incluido en la familia Psilopteridae y dentro de ésta fue considerado como una especie válida del género *Psilopterus* (Tonni, 1980; Alvarenga & Hofling, 2003). *Psilopterus affinis* es aquí referido a los Psilopteridae por presentar el tarsometatarso de proporciones gráciles, las trócleas metatarsales en vista distal dispuestas en forma de una "U" invertida y la tróclea II con el proceso pósteromedial bien desarrollado (véase más arriba). Dentro de la familia Psilopteridae puede ser referido a *Psilopterus* por presentar la siguiente combinación de caracteres: 1) el hipotarso dirigido caudalmente (orientado proximalmente en *Procariama*; Alvarenga, 1985; Alvarenga & Hofling, 2003), 2) el proceso pósteromedial de la tróclea II débilmente orientado posteromedialmente (torsión posterior muy pronunciada en *Procariama*), 3) tróclea III con anillos trocleaseas subparalelos (convergentes proximalmente en *Procariama*), 4) tróclea IV con margen lateral dirigido pósterolateralmente (Agnolín, 2006a).

Patterson (1941) asigna a *P. affinis* los materiales figurados por Loomis (1914) (figs. 155-158) como *Loxornis clivus* Ameghino, 1895 (Anseriformes). Sin embargo, los materiales figurados por Loomis (1914) difieren de aquellos de *P. affinis* en el pequeño tamaño del tubérculo intercotilar del tarsometatarso, la mayor asimetría de las trócleas distales, la posición más distal del foramen metatarsal distal externo y las superficies articulares anteriores de las trócleas II y IV fuertemente excavadas. En consecuencia, se considera aquí a *P. affinis* como únicamente representado por el material holotípico, y se refieren los materiales ilustrados por Loomis (1914) como a *Aves incertae sedis*.

Diagnosis: muy semejante en tamaño y proporciones a *P. communis*, difiere de todas las especies incluidas en el género por los siguientes caracteres únicos:

1-Tarsometatarso con hipotarso separado proximalmente de la porción cotilar por la existencia de un surco estrecho y profundo (Alvarenga & Hofling, 2003). En *Procariama*, así como en *P. australis* y *P. communis* el extremo proximal del tarsometatarso se caracteriza por presentar la región hipotarsal en vista proximal muy bien separada de la porción cotilar por la existencia de una amplia superficie lisa o débilmente cóncava. Sin embargo, en

Psilopterus affinis la separación entre ambas regiones es aún más brusca, debido a la existencia de un surco transversal profundo, estrecho y bien definido. Esta característica única es considerada aquí como una autapomorfía de *P. affinis*, de acuerdo a autores previos (Alvarenga & Hofling, 2003; Agnolín, 2006a).

2-Trócleas II y III expandidas transversalmente en vista distal (Agnolín, 2006a). En *P. affinis* la tróclea metatarsal III se presenta anteroposteriormente comprimida y transversalmente extendida. De este modo, el ancho transversal de la tróclea metatarsal IV entra más de dos veces en el ancho de la tróclea III en vista distal. Asimismo, la tróclea metatarsal II presenta un notable ensanchamiento transversal, en especial en su sector anterior, generando de este modo una muy amplia superficie articular, en contraposición con el resto de las especies del género *Psilopterus*, en las cuales esta superficie es relativamente estrecha.

Adicionalmente, en *P. affinis*, la tróclea metatarsal IV se presenta pobremente dirigida posteriormente, otra característica que podría distinguir a esta especie de los otros *Psilopterinae*.

Psilopterus guaraniticus Ameghino, 1899

Holotipo: MACN 52-190/12190, extremo proximal de húmero derecho incompleto.

Posición geográfica y estratigráfica: Localidad indeterminada de la Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Deseado (Oligoceno Inferior).

Comentarios: Ameghino (1891) erigió el género *Pseudolarus* basándose en la especie *P. eocaenus* (fundada sobre la base de un extremo proximal humeral sin la región del tubérculo ventral) del Mioceno Inferior de la provincia de Santa Cruz (localidad no especificada), Patagonia, Argentina (Tonni, 1980). Ameghino (1891; 1899) distinguió a *Pseudolarus* del género *Psilopterus* únicamente por presentar la cabeza humeral dispuesta transversal al eje mayor de la diáfisis humeral (Ameghino, 1895). Posteriormente *Pseudolarus* fue ubicado dentro de la sinonimia de *Psilopterus* y la especie tipo *P. eocaenus* fue sinonimizada con *Psilopterus australis* (Agnolín, 2006a). Asimismo, la otra especie incluida anteriormente dentro de *Pseudolarus*: *P. guaraniticus* Ameghino, 1899, es ahora ubicada dentro de *Psilopterus* (Agnolín, 2006).

Psilopterus guaraniticus es asignable a la Superfamilia Phororhacoidea por presentar el sector proximal de la diáfisis humeral fuertemente orientado en sentido medial (Alvarenga & Hofling, 2003). Dentro de los psiloptéridos, se asemeja a *Psilopterus*, y difiere de *Procaria* por presentar la cabeza humeral dorsoventralmente más baja y menos proyectada caudalmente (Agnolín, 2006a).

Debido a que *P. guaraniticus* procede de los mismos niveles estratigráficos que *P. affinis*, y ambas especies han sido basadas en materiales no solapables, la distinción entre estos dos taxones resulta dudosa. Sin embargo *P. guaraniticus* representa un ave de tamaño mucho mayor a *P. affinis*, y por lo tanto se considera a ambas especies provisoriamente como taxones diferentes. Lamentablemente, *P. guaraniticus* es solo conocida por el mate-

rial holotípico, el cual es fragmentario y se presenta pobremente preservado, y por lo tanto, su distinción de otras especies del género *Psilopterus* es extremadamente dudosa. Sin embargo, *P. guaraniticus* presenta la cresta deltopectoral muy proyectada distalmente, sobrepasando en gran medida el nivel del tubérculo ventral, una característica que podría ser considerada diagnóstica de esta especie (Agnolín, 2006a). En consecuencia, en este trabajo se considera provisoriamente a esta especie como válida, hasta el hallazgo de nuevos materiales que corroboren, o no, la presente hipótesis.

Ciconiopsis antarctica Ameghino, 1899

Holotipo: MACN-A 11666, carpometacarpo derecho incompleto.

Posición geográfica y estratigráfica: Localidad indeterminada de la Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Deseado (Oligoceno Inferior).

Comentarios: *Ciconiopsis antarctica* ha sido recientemente excluida de la familia Ciconiidae en donde fue ubicada por Ameghino (1899) y posicionada dentro de los *Psilopteridae* (Agnolín, 2004). El fragmento se corresponde en proporciones y morfología con el de *Psilopterus*, sin embargo en *Ciconiopsis* el metacarpal I se orienta perpendicular al eje mayor del metacarpal II. Esta característica podría ser considerada como un carácter válido para separar a *Ciconiopsis* de *Psilopterus* y por lo tanto se considera en este trabajo a *Ciconiopsis* como un género válido.

Adicionalmente, el tamaño de *C. antarctica* es coincidente con el de *Psilopterus affinis*, procedente de la misma unidad estratigráfica, lo que sugiere la posible coespecificidad entre ambos taxones, hipótesis que podrá ser corroborada o rechazada mediante el hallazgo de nuevos materiales referibles a estas especies.

Género y especie indeterminados 1

Material referido. MLP 75-II-3-22, extremo distal de tibiotarso izquierdo (Fig. 41).

Posición geográfica y estratigráfica. Cañadón Vaca, provincia de Chubut, Argentina. "Casamayorensis" (Eoceno temprano).

Comentarios: El presente espécimen ha sido citado y brevemente descrito con anterioridad por Tonni & Tambussi (1986) quienes los refieren a la subfamilia *Psilopterinae* y lo consideran como el registro más antiguo de un ave fororracoidea para la Argentina. MLP 75-II-3-22 presenta dos caracteres derivados que diagnostican a los *Psilopterinae*: 1) tibiotarso con cóndilos distales bien comprimidos transversalmente, 2) extremo distal con el cóndilo medial anteroposteriormente expandido (Tonni & Tambussi, 1986; *vide supra*). Si su identificación es correcta, MLP 75-II-3-22 representaría el registro más antiguo de un ave fororracoidea conocido en Sudamérica; su naturaleza fragmentaria impide una identificación por debajo de *Psilopterinae* indet.

Género y especie indeterminados 2

Material referido. MLP sin número, extremo distal de tarsometatarso derecho.

Posición geográfica y estratigráfica. Isla Seymour, Antártida. Alomiembro Submeseta (Eoceno)(Tambussi &

Acosta Hospitaleche, 2007).

Comentarios: El presente espécimen ha sido citado por Case et al. (2006) y figurado por Tambussi & Acosta Hospitaleche (2007). El ejemplar presenta las trócleas metatarsales en vista distal dispuestas en forma de una "U" invertida y la tróclea II con el proceso pósteromedial bien desarrollado, una combinación de caracteres que permite incluirlo dentro de los Psilopteridae Psilopterinae. Dentro de los psilopterinos, el espécimen antártico se asemeja a *Psilopterus* por exhibir la tróclea III con anillos trocleares subparalelos. Lamentablemente, la escasa información disponible sobre dicho ejemplar no permite aseverar una posición sistemática más precisa, más aún, un reciente reestudio del material arroja serias dudas acerca de su inclusión en los phororhacoidea (M. Cenizo.

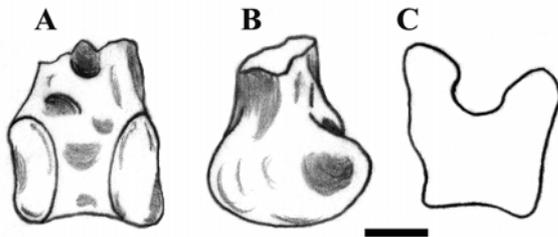


Figura 41. A-C, extremo distal de tibiotarso izquierdo de un Psilopterinae indeterminado, en vistas: A, anterior; B, medial; C, distal. Escala: 1 cm.

Com.Pers.).

Vale la pena remarcar que el presente espécimen constituiría la única mención de un Phororhacoidea fuera del continente americano.

Phorusrhacidae Ameghino, 1895

Definición: Aves más cercanamente emparentadas a *Phorusrhacos* que a *Hermosiornis* y *Psilopterus*.

Contenido: Incluye a *Andrewsornis*, *Tolmodus*, *Andalgalornis* y Phorusrhacinae.

Rango estratigráfico. Oligoceno Inferior-Pleistoceno Inferior/Medio.

Comentarios: Tonni (1977) y Tambussi & Hoffman (1998) han indicado, sobre la base de mecánica mandibular y otras evidencias esqueléticas, una importante diferenciación en la dieta de los Phorusrhacidae, y han sugerido que los taxones de menor tamaño como *Andalgalornis* debieron ser predadores activos, mientras que los más robustos como *Devincenzia* pudieron alimentarse principalmente de carroña.

Sustento:

1-Sínfisis mandibular elongada y robusta (Alvarenga & Hofling, 2003) (32-1) (Fig. 42-C). En *Cariama*, *Chunga* y Psilopteridae (e.g. *Psilopterus*, *Hermosiornis*) la sínfisis mandibular entra más de cinco veces en la longitud total de la mandíbula. En *Tolmodus* entra 3,3 veces, un radio semejante al que existe en *Andalgalornis* y *Paraphysornis* (Alvarenga, 1982; Alvarenga & Hofling, 2003), mientras que en *Phorusrhacos* solo entra 3 veces.

En *Physornis* y *Devincenzia pozzii* solo se conocen mandíbulas incompletas, sin embargo, estas son muy fuertes, elongadas y robustas, lo que sugiere una condición semejante al resto de los Phorusrhacidae. Más aún, la estimación de la longitud de la mandíbula en *Physornis*, efectuada por Alvarenga & Hofling (2003) indica una sínfisis mandibular extremadamente larga.

En consecuencia, la gran elongación y solidez de la sínfisis mandibular son caracteres diagnósticos de los Phorusrhacidae.

Más aún, existen numerosos caracteres que podrían incluirse como diagnósticos de Phorusrhacidae y son discutidos a continuación.

1-Tabla frontoparietal plana (Chiappe & Bertelli, 2006) (22-1) (Fig. 42-A). En Cariamidae, *Bathornis*, *Elaphrocnemus* y Psilopteridae la porción craneana frontoparietal es notablemente convexa, en especial en su porción parietal. Por otro lado, en *Devincenzia*, *Paraphysornis*, *Kelenken*, *Tolmodus* y *Andalgalornis* la región frontoparietal es totalmente plana, y se desarrolla a modo de una tabla hasta el margen posterior craneano, estando delimitada por una alta y robusta cresta nugal. Esta morfología posiblemente se encuentre relacionada a la horizontalización del cóndilo occipital y del foramen magno (*vide supra*), lo que trajo aparejada una notable especialización en la región temporal craneana y en la musculatura asociada a la misma. De este modo, el cráneo en vista posterior es de contorno subcuadrangular, y el margen dorsal es de mayor diámetro transversal que el margen ventral, lo que distingue a los Phorusrhacidae del resto de los Gruiformes (Chiappe & Bertelli, 2006).

2-Frontales acortados anteroposteriormente y anteriormente estrechados (Patterson & Kraglievich, 1960) (16-1) (Fig. 42-B). Tal como fuera apuntado más arriba, en los Phororhacoidea la longitud total craneana disminuye, cuando es comparada con el largo rostral. En los Phorusrhacidae (e.g. *Andalgalornis*, *Tolmodus*, *Kelenken*, *Devincenzia*) tal acortamiento es aún mayor, puesto que los frontales carecen de una porción preorbitaria extensa donde se articula el supraorbitario. Por otro lado en Psilopteridae, Cariamidae y *Elaphrocnemus* los frontales son anteroposteriormente extensos y presentan una amplia porción preorbitaria para la articulación de los supraorbitarios. Esta morfología se encuentra correlacionada a la existencia de una fuerte convergencia en los márgenes laterales de ambos frontales, los cuales, en los Psilopteridae y Cariamidae son subparalelos (Mayr & Mourer Chauviré, 2006).

3-Vértebras cervicales anteriores a la séptima tan o más anchas que largas (Patterson & Kraglievich, 1960) (35-1). Plesiomórficamente en *Grus*, así como en Cariamidae y *Bathornis* las vértebras cervicales anteriores a la séptima presentan la longitud total del cuerpo mucho mayor al ancho máximo de la vértebra a través de las pleurapófisis. Una condición semejante a la antedicha existe en *Psilopterus*, *Procarriama* y *Hermosiornis*, siendo las vértebras cervicales anteriores en los dos primeros géneros

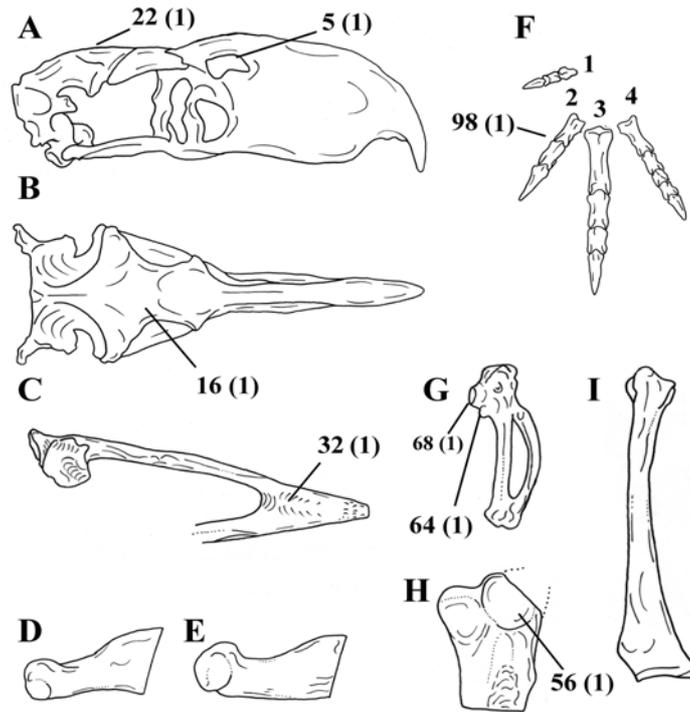


Figura 42. A-B, cráneo de *Tolmodus* en vistas: A, lateral; B, dorsal. C, mandíbula de *Paraphysornis* en vista dorsal. D-E, cuadradoyugal derecho en vista lateral de: D, *Physornis*; E, *Paraphysornis*. F, pie derecho de *Tolmodus* en vista dorsal; G, carpometacarpo izquierdo en vista lateral de *Tolmodus*; H, extremo proximal de húmero izquierdo incompleto en vista medial de *Titanis*; I, coracoides derecho de *Tolmodus* en vista medial; (A,B,G, modificados de Andrews, 1899; C,D,E, modificados de Alvarenga, 1982; F, modificado de Ameghino, 1895; H, modificado de Chandler, 1994). No a escala.

extremadamente elongadas (Patterson & Kraglievich, 1960). Por otro lado, en *Andalgalornis* las vértebras cervicales anteriores a la séptima son mucho más robustas que en los géneros anteriores, y presentan la peculiaridad de ser mucho más anchas que largas, a semejanza de lo que ocurre en *Tolmodus* (Patterson & Kraglievich, 1960). En *Phorusrhacos* y *Paraphysornis* esta tendencia se ve aún más pronunciada debido a la gran proyección lateral que exhiben las pleurapófisis. El mayor ensanchamiento y robustez de las vértebras cervicales anteriores, a través de la filogenia de los fororracoideos, posiblemente sea indicativo de una tendencia hacia la mayor extensión de la musculatura cervical y al ensanchamiento del cuello, probablemente relacionados al aumento en el tamaño del cráneo.

4-Húmero con surco bicipital ancho, profundo y muy bien definido (Chandler, 1994) (56-1) (Fig. 42-H). Chandler (1994) ha indicado para *Titanis* un húmero robusto y de diáfisis craneocaudalmente comprimida, con una superficie bicipital muy bien definida y consecuentemente, un surco bicipital amplio y profundo. Esta peculiar morfología humeral es indistinguible de aquella existente en *Paraphysornis* y *Tolmodus* (Andrews, 1899; Alvarenga, 1982). En los Psilopteridae *Hermosiornis* y *Psilopterus* el húmero presenta una conformación muy semejante a aque-

lla de los Phorusrhacidae, sin embargo, ambos taxones exhiben un surco bicipital plesiomórficamente estrecho y pobremente definido, a semejanza de lo que ocurre en *Cariama*, *Chunga* y otros Notogrues basales como *Psophia* y *Elaphrocnemus*.

5-Carpometacarpo con metacarpal I grande, redondeado y protuyente (Chandler, 1994) & 6- Con el proceso extensor distalmente truncado (Chandler, 1994) (64-1; 68-1) (Fig. 42-G). Tal como fuera indicado primeramente por Andrews (1899) el carpometacarpo de *Tolmodus* se caracteriza por presentar la faceta articular del metacarpiano I protuyente y redondeada, siendo de tamaño proporcionalmente grande, a diferencia de proceso reducido y débilmente convexo presente en *Psilopterus* y *Cariamidae* (Chandler, 1994). Una morfología semejante es observada en *Titanis*, y esta condición peculiar indujo a Chandler (1994) a proponer que una amplia faceta metacarpal I fuertemente convexa y en forma de pelota le habría permitido a *Titanis* y a los demás Phorusrhacidae poseer un pollex muy móvil armado posiblemente de una poderosa falange ungueal apta para la manipulación de presas. En *Paraphysornis* la faceta del metacarpal I, a pesar de presentarse bien desarrollada, se encuentra fuertemente fusionada al proceso extensor, y la diminuta carilla articular

es indicativa, según este autor de una falange manual muy pequeña (Alvarenga, 1982). Por otro lado, Ameghino (1895) describe, aunque sin ilustrar, la falange ungueal I de *Tolmodus*, la cual sería según este autor "... bastante larga, casi cilíndrica en su extremidad proximal, pero que se hace fuertemente comprimida en la otra extremidad." (pp. 249). Consecuentemente, la existencia de una fuerte y recurvada falange ungueal 2-I en la mano de *Titanis* y los Phorusrhacidae no parece sustentarse sobre la base de la evidencia disponible.

Aparentemente, asociado al gran desarrollo de la superficie articular del metacarpal I, el proceso extensor del carpometacarpo en *Tolmodus*, *Titanis* y *Paraphysornis* es dorsoventralmente extenso y presenta la porción distal bruscamente truncada, a diferencia del resto de los Gruiformes conocidos, en los cuales este proceso se orienta dorsalmente, es estrecho y presenta su extremo distal agudo.

6-Puente supratendinoso distal del tibiotarso con el margen distal muy oblícuo con respecto al eje mayor del hueso (Patterson & Kraglievich, 1960) (75-1). En *Cariama*, *Chunga* y *Psophia* el extremo distal del tarsometatarso exhibe un puente supratendinoso prácticamente subhorizontal, con una pobre inclinación proximal. En la mayor parte de los Psilopteridae (e.g. *Psilopterus*, *Procariama*, *Hermosiornis milneedwardsi*) este puente presenta una mayor inclinación, estando su margen inferior desviado unos 30° con respecto al eje mayor del hueso. En contraposición, en los Phorusrhacidae (e.g. *Tolmodus Phorusrhacos*, *Devincenzia*) dicho puente presenta en su margen distal una inclinación mayor a los 45°, una característica aparentemente derivada. Curiosamente, una condición muy semejante a aquella de los Phorusrhacidae se encuentra también en el Psilopteridae *Hermosiornis incertus*, lo cual es considerado aquí como una característica convergente entre ambos taxones.

7-Pie con falanges preungueales de los dedos II y III cortas y robustas (98-1) (Fig. 42-F). En *Cariama*, las falanges preungueales de los dedos II y III son muy elongadas, siendo la longitud de cada una de ellas mayor a la longitud de la falange ungueal. En *Bathornis*, a pesar de desconocerse la falange ungueal del dedo II y las preungueales 2-III y 3-III, las falanges preservadas son muy elongadas y presentan proporciones semejantes a aquellas de *Cariama*. En *Psilopterus* y *Procariama* las proporciones del dedo II se mantienen de manera semejante a la de los taxones antedichos, pero aquellas del dedo III sufren un gran acortamiento, en especial las 2-III y 3-III; sin embargo, continúan igualmente siendo más largas que la falange ungueal. En *Tolmodus* y *Phorusrhacos* las falanges preungueales adquieren gran robustez y cortedad, siendo las preungueales 2-II y 3-III notablemente más cortas que las ungueales respectivas. Una condición semejante puede observarse en las falanges de los pies de *Physornis* y *Paraphysornis*. Probablemente, el acortamiento anteroposterior de las falanges y su consecuente robustez puedan correlacionarse al mayor peso del animal, a semejanza de lo que ocurre en otros grupos avianos (véase Vickers Rich, 1992).

Andrewsornis abbotti Patterson, 1941

Sinonimia: *Psilopterus affinis* Ameghino, 1892 *sensu* Patterson, 1941.

Holotipo: FM-P13417, cráneo incompleto, mandíbula, extremidad proximal de coracoides y dos falanges del dedo II.

Posición geográfica y estratigráfica: Cabeza Blanca; Provincia de Chubut, Argentina. Formación Deseado (Oligoceno inferior).

Comentarios: *Andrewsornis* fue incluido dentro de la subfamilia Tolmodinae, por Patterson (1941) en la descripción original del género, criterio seguido por la mayor parte de los autores que le sucedieron (ej. Patterson & Kraglievich, 1960; Alvarenga & Höfling, 2003). La monofilia de dicha subfamilia no ha encontrado sustento en este trabajo, puesto que ha sido diagnosticada por Patterson & Kraglievich (1960) bajo los siguientes términos: 1) fororracos de tamaño mediano, 2) región craneana del esqueleto céfalico relativamente estrecha, 3) altura del occipucio menor que la mitad del ancho, 4) borde anterior de la vacuidad antorbitaria deviniendo casi vertical, 5) huesos de las patas todavía gráciles. Como puede observarse la totalidad de caracteres citados por estos autores son en realidad plesiomorfías compartidas por *Cariamae* en general (e.g. *Cariama*, *Psilopterus*, *Hermosiornis*) y no pueden ser consideradas como caracteres derivados. Más recientemente Alvarenga & Höfling (2003) redefinieron a dicha subfamilia sobre la base de las siguientes características: 1) más pequeños y elongados que los Phorusrhacinae, con un tarsometatarso largo y elongado, abarcando el 70% de la longitud total del tibiotarso, y 2) sínfisis mandibular larga y estrecha. Estos caracteres, tal como ha sido indicado por Alvarenga & Höfling (2003) se encuentran también presentes en los Psilopteridae (y *Cariamoidea*) y por lo tanto no pueden ser considerados como diagnósticos de los Tolmodinae. En consecuencia, no existen sinapomorfías que puedan ser utilizadas para diagnosticar Tolmodinae y por lo tanto, en el presente trabajo no se sustenta la monofilia de esta agrupación. Más aún, la vacuidad antorbitaria es muy oblícuo en *Andrewsornis*, lo que sugiere una posición más bien basal dentro de los Phorusrhacidae para este taxón, el cual no se relacionaría en un grupo monofilético con *Tolmodus* y *Andalgalornis*.

Diagnosis: distinguible del resto de los Phorusrhacidae por la siguiente autapomorfía:

1-Fenestra mandibular muy amplia y ovoidal (Patterson, 1941) (Fig. 43). Tal como fuera indicado más arriba, las aves fororracoideas se caracterizan por la existencia de una gran fenestra mandibular que entra menos de cinco veces en la longitud total mandibular. Mientras que en la mayoría de los Phorusrhacidae dicha fenestra entra aproximadamente 5 veces (e.g. *Andalgalornis*, *Tolmodus* y *Phorusrhacos*) en *Andrewsornis* entra solo 3 veces, constituyendo esta una característica derivada única. Más aún, en *Andrewsornis* la fenestra presenta una notable expansión dorsoventral y un pronunciado contorno ovoidal. En contraposición, tanto en *Andalgalornis* como *Tolmodus* así como en los Psilopteridae la fenestra

mandibular se encuentra muy comprimida dorsoventralmente, y su contorno es elipsoidal. En el caso de *Paraphysornis* la fenestra mandibular es también muy amplia (entra 3,5 veces en la longitud mandibular total) y dorsoventralmente extensa, pero presenta un contorno ojival (Alvarenga, 1982).

Nodo 3

Contenido: Phorusrhacidae excluyendo *Andrewsornis*.

Comentarios: Tal como fuera indicado más arriba, la monofilia de la subfamilia Tolmodinae (I.E. *Andrewsornis*, *Tolmodus*, *Andalgalornis*) no se ha corroborado en el presente trabajo, y se considera a *Andrewsornis* como un taxón basal dentro de los Phorusrhacidae.

Sustento:

1-Borde anterior de la fenestra antorbitaria recto (modificado de Patterson & Kraglievich, 1960) (8-1). En Cariamidae el borde anterior de la fenestra antorbitaria es fuertemente oblicuo y se extiende anteriormente por debajo de las narinas. En *Elaphrocnemus*, por otro lado, el margen anterior de dicha fenestra es solo levemente oblicuo, y apenas alcanza el margen posterior de las narinas (Mayr & Mourer Chauviré, 2006). En *Hermosiornis*, *Procarriama*

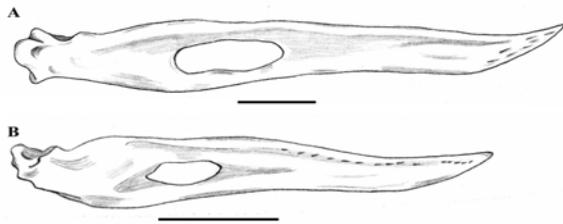


Figura 43. Mandíbula en vista lateral de: A, *Andrewsornis*; B, *Tolmodus*; (A, modificado de Patterson, 1941). Escala 5 cm.

y *Psilopterus australis* existe una morfología semejante a aquella presente en Cariamidae, pero la extensión anterior de la fenestra antorbitaria abarca gran parte de la longitud de las narinas, condición aún más pronunciada en *Psilopterus communis*, en donde esta fenestra es aguda y se comprime dorsoventralmente (Alvarenga & Hofling, 2003). En *Andrewsornis* la fenestra antorbitaria también presenta el margen anterior bien oblicuo, sobrepasando en gran medida el nivel posterior de las narinas, avanzando hasta la mitad de la longitud de las mismas. Por otro lado, *Tolmodus* presenta el margen anterior de dicha fenestra prácticamente recto, alcanzando únicamente el margen más posterior del nivel de las narinas (Ameghino, 1895). En *Andalgalornis* y *Kelenken* esta condición se ve aún más pronunciada, siendo el margen anterior de la fenestra antorbitaria recto (Patterson & Kraglievich, 1960; Bertelli et al. 2007). En *Devincenzia* la región anterior del rostro y de la fenestra antorbitaria no se han preservado.

Sin embargo, la porción conservada del cuadradoyugal indica el límite anterior de la fenestra antorbitaria, sugiriendo de este modo un margen anterior prácticamente recto, que muy probablemente no alcanzaba el margen posterior de las narinas (Cabrera, 1929). Finalmente, las medidas brindadas por Ameghino (1895), así como su reconstrucción del cráneo de *Phorusrhacos* indican una morfología semejante a aquella de *Tolmodus*. En consecuencia, la existencia del margen anterior de la fenestra antorbitaria prácticamente recto puede ser considerado como un rasgo derivado compartido por todos los Phorusrhacidae, con la exclusión de *Andrewsornis*.

Tolmodus inflatus Ameghino 1891

Sinonimia: *Palaeociconia cristata* Moreno & Mercerat, 1891, *Patagornis marshi* Moreno & Mercerat, 1891, *Patagornis lemoinei* Moreno & Mercerat, 1891, *Phororhacos inflatus* Ameghino, 1891, *P. inflatus* Andrews, 1899, *Tolmodus inflatus* Patterson & Kraglievich, 1960.

Holotipo: MLP-143, sínfisis mandibular.

Posición geográfica y estratigráfica: Monte León, Yegua Quemada, Monte Observación, La Cueva; Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior; Tonni, 1980).

Comentarios: Alvarenga y Höfling (2003) mencionan a esta especie bajo el nombre *Patagornis marshi* Moreno y Mercerat, 1891, debido a que tiene prioridad sobre *Tolmodus inflatus* Ameghino, 1891. Sin embargo, el primero de los nombres no ha sido utilizado por más de cien años, por lo cual no es empleado en este trabajo.

En las aves forrracoideas la fúrcula se encuentra pobremente conocida. En *Hermosiornis* la fúrcula aparentemente era robusta, pero se encontraba fuertemente modificada y fusionada a la escápula y el coracoides, y por lo tanto su real morfología es desconocida. En el resto de las aves forrracoideas con cintura escapular no fusionada se desconoce dicho elemento, estando representado únicamente por algunos fragmentos diafisarios en *Tolmodus* Ameghino (1895) indica estos fragmentos como de tamaño proporcionalmente muy pequeño y relativamente frágiles. Dicha morfología es sugerente de una fúrcula reducida, a semejanza de lo que ocurre en las aves ratites. Sin embargo, su pobre preservación y desconocimiento en el resto de los Phorusrhacidae, impide reconocer si esta reducción se encontraba en otras aves de esta misma familia.

Un reciente análisis efectuado por Blanco & Jones (2005) indica que *Tolmodus inflatus* presentaba un alto índice de velocidad máxima, lo que no solo se debe posiblemente a las gráciles proporciones de su esqueleto, sino también a la fortaleza de los huesos de sus miembros. Esta fortaleza, según dichos autores estaría también correlacionada a la utilización de los miembros posteriores en la captura de las presas, una hipótesis que es consistente con la anatomía de las falanges ungueales y el comportamiento de caza que se observa en los Cariamae actuales (Blanco & Jones, 2005).

Diagnosis: distinguible del resto de los Tolmodinae en base a las siguientes autapomorfías:

1-Margen dorsal de los procesos posteriores de los premaxilares fuertemente convexos (Alvarenga & Hofling, 2003) (Fig. 42, A). En *Tolmodus* los procesos posteriores de los premaxilares son cortos y robustos y se presentan fuertemente convexos por sobre las narinas, sobresaliendo, de este modo, del plano dorsal del rostro. En los restantes Phororhacoidea (e.g. *Hermosiornis*, *Procariama*, *Andalgalornis*) los procesos premaxilares son prácticamente rectos, y no sobresalen del margen dorsal del rostro. Tal como fuera indicado más arriba, una condición semejante, adquirida convergentemente, existe en el género *Psilopterus*.

2-Septo interorbitario completo (Sinclair & Farr, 1932) (Fig. 42, A). Andrews (1899) indica que en *Tolmodus* las órbitas eran muy grandes, y se encontraban separadas entre si por un septo interorbital completo, en donde solo existe una pequeña vacuidad por delante del foramen óptico. Por otro lado, tal como fuera indicado por Sinclair & Farr (1932) esta condición difiere fundamentalmente de la existente en *Psilopterus* en el cual el septo interorbitario se encuentra perforado por numerosas vacuidades. Una condición semejante ocurre en *Cariama* y *Chunga* en los cuales numerosos forámenes se encuentran presentes. Del mismo modo, en *Andalgalornis* y *Devincenzia* existen amplias vacuidades en la parte anterior del septo interorbitario.

3-Extremo distal del coracoides con un fuerte escalón para la articulación con el esternón, y con un fuerte tubérculo medio (Andrews, 1899) (Fig. 42-I). En *Tolmodus* la superficie para la articulación con el esternón se presenta a modo de un surco muy profundo y bien definido, extendiéndose tanto en la cara externa del hueso como en la interna. Dicho surco se encuentra delimitado proximalmente por un fuerte escalón óseo. Este surco presenta en su parte media un tubérculo muy bien definido asociado a una pequeña cresta ósea, que indican en conjunto una firme articulación esternal. Adicionalmente el proceso coracoideo lateral se encuentra fuertemente reducido, estando representado por una débil convexidad ósea. Esta peculiar morfología del extremo distal coracoidal es desconocida en el resto de los Phororhacoidea (e.g. *Paraphysornis*, *Psiopterus*) y constituye una autapomorfía de *Tolmodus*.

4-Cresta ilio-neural muy alta, formando una proyección en la porción anterior de la cadera (Alvarenga & Hofling, 2003) (Fig. 44). Tal como fuera apuntado por Alvarenga & Hofling (2003) en *Andalgalornis* la mayor altura de la cresta ilio-neural se presenta en la porción media de la pelvis, a nivel del acetábulo. Esta condición también puede ser observada en *Psilopterus* y *Procariama*. Por otro lado, en *Tolmodus* la cresta ilio-neural presenta una fuerte proyección laminar dorsal en su margen anterior, y en consecuencia, la mayor altura de dicha cresta existe bien por delante del nivel del acetábulo (Alvarenga & Hofling, 2003), constituyendo, de este modo, una característica autapomórfica de este género.

Phorusrhacinae Kraglievich, 1932

Definición: *Phorusrhacos longissimus*, *Devincenzia pozzii*, todos sus descendientes y su ancestro común más cercano.

Contenido: Contiene a *Phorusrhacos longissimus*, *Andalgalornis ferox*, *Devincenzia pozzii*, *Titanis walleri*, *Kelenken guillermoi* y *Physornithini*.

Rango estratigráfico: Oligoceno Inferior-Pleistoceno Inferior/Medio.

Comentarios: Tal como fuera indicado más arriba, el género *Andalgalornis* era anteriormente incluido dentro de la subfamilia Tolmodinae. En el presente trabajo, este género es considerado como un Phorusrhacinae. De acuerdo con esta propuesta *Andalgalornis* exhibe algunos caracteres compartidos con los Phorusrhacinae, pero ausentes en *Andrewsornis* y *Tolmodus*, como ser la mayor proyección ventral de los procesos paraoccipitales, la mayor verticalización del margen anterior de la fenestra anteorbitaria, y la mayor robustez de las vértebras cervicales posteriores (C11-13) (Patterson & Kraglievich, 1960). Lamentablemente estos caracteres son de difícil cuantificación, y por lo tanto, no se los incluye como posibles sinapomorfías en el presente análisis.

Esta subfamilia, definida originalmente por Kraglievich (1932) y revisada por Patterson & Kraglievich

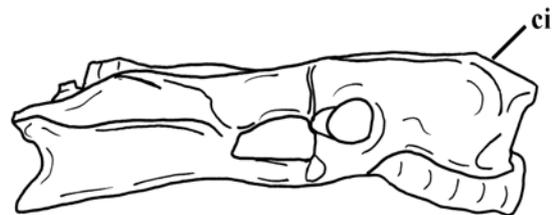


Figura 44. Cadera de *Tolmodus* en vista lateral derecha; (modificado de Andrews, 1899). ci: cresta ilio-neural.

(1960) fue caracterizada principalmente por su gran tamaño y robustez de los miembros, así como por algunos caracteres craneanos, fundamentados únicamente en *Devincenzia*. Patterson & Kraglievich (1960) incluyeron dentro de los Phorusrhacinae a los géneros *Devincenzia* (= *Onactornis*) y *Phorusrhacos*, criterio seguido por autores posteriores (Tonni, 1980; Tonni & Tambussi, 1986; Alvarenga & Hofling, 2003). En este trabajo se adicionan a esta agrupación taxonómica los géneros *Physornis* y *Paraphysornis*, tradicionalmente considerados como Brontornithidae (véase más abajo).

Sustento:

1-Proceso postorbital del cuadrado alto y robusto (26-1) (Fig. 45). En *Tolmodus* el proceso postorbital del cuadrado es largo y elongado, estando caracterizado por presentar sus márgenes dorsal y ventral subparalelos entre si (Andrews, 1899). Esta condición se observa también

en *Psilopterus* en el cual el proceso postorbital del cuadrado presenta una morfología muy semejante a aquella de *Tolmodus*. Por otro lado, el proceso postorbitario del cuadrado en *Andalgalornis* y *Devincenzia* es muy extenso y extremadamente robusto, estando muy bien extendido en sentido dorsoventral. Adicionalmente, en ambos géneros este proceso presenta los márgenes dorsal y ventral levemente divergentes distalmente. En *Paraphysornis* y *Kelenken* el proceso postorbital del cuadrado se encuentra pobremente preservado, sin embargo, la porción conservada también sugiere una gran extensión dorsoventral (véase Alvarenga, 1982; Bertelli *et al.* 2007).

En consecuencia, la existencia de un proceso postorbitario de gran tamaño y bien extendido dorsoventralmente puede ser considerado como diagnóstico del nodo *Andalgalornis* + *Phorusrhacinae*.

2-Tibiotarso con cresta cnemial cranial hipertrofiada y fuertemente dirigida proximalmente (73-1). En *Paraphysornis* la cresta cnemial cranial es una estructura gruesa, bien dirigida anterodorsalmente y levemente orientada en sentido lateral (Alvarenga, 1982). Una morfología semejante existe en *Titanis* y *Phorusrhacos*, en los cuales la cresta cnemial cranial se encuentra muy alejada de los cóndilos femorales proximales del tibiotarso (Andrews, 1899; *obs. pers.*). Por otro lado, en *Psilopterus*, *Procariama* y *Hermosiornis*, así como en *Tolmodus* la cresta cnemial cranial se presenta comparativamente poco desarrollada y apenas se eleva por sobre el nivel de los cóndilos femorales (Ameghino, 1895). Más aún, en *Paraphysornis* el extremo proximal del tibiotarso presenta en la cresta cnemial cranial un fuerte reborde óseo en su margen lateral que se prolonga ventralmente y le confiere a esta cresta un contorno en forma de hacha. En conse-

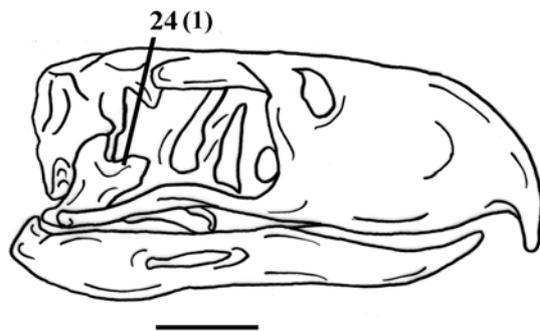


Figura 45. Cráneo y mandíbulas de *Andalgalornis* en vista lateral. Escala: 5 cm.

cuencia, el gran desarrollo y orientación dorsal de la cresta cnemial puede ser considerado como una característica derivada exhibida por los *Phorusrhacinae*.

En adición a los caracteres citados más arriba, otros rasgos anatómicos parecen ser diagnósticos de los *Phorusrhacinae*. Dichos rasgos son también discutidos a continuación.

1-Fenestra anteorbitaria de contorno subrectangular (7-1). Tal como fuera indicado más arriba los *Phorusrhacinae* derivados se caracterizan por presen-

tar el margen de la fenestra anteorbitaria recto. En *Kelenken*, así como en *Devincenzia* la fenestra anteorbitaria no solo presenta el margen anterior recto, sino que también es dorsoventralmente baja. Más aún, en ambos géneros esta fenestra se prolonga hasta casi alcanzar el margen posterior de las narinas (Bertelli *et al.* 2007). Esta suma de características le brinda a la fenestra anteorbitaria un contorno subrectangular que no es observado en las restantes aves fororracoideas.

2-Barra yugal muy robusta y fuertemente convexa en su margen dorsal (25-1) (Fig. 46). Cabrera (1939) en su descripción original de *Onactornis* (= *Devincenzia*) indica que el yugal se caracteriza por una gran robustez y altura dorsoventral mayor a aquella de *Tolmodus* y *Psilopterus*. Adicionalmente, la barra yugal en *Devincenzia* se caracteriza por una notable curvatura sigmoidea en vista lateral, ausente en los restantes *Phorusrhacinae*. En *Kelenken* el yugal es también dorsoventralmente muy extenso a semejanza de *Devincenzia*, pero a diferencia de este último es aún más alto, comprimido transversalmente (entra aproximadamente cuatro veces el ancho transversal en la altura dorsoventral) y externamente plano (Bertelli *et al.* 2007), careciendo aparentemente de la concavidad posterior existente en el margen dorsal del hueso presente en *Devincenzia*, *Physornis* y *Paraphysornis*.

Phorusrhacos longissimus Ameghino, 1887

Sinonimia: *Stereornis rollieri* Moreno & Mercerat, 1891, *Stereornis gaudryi* Moreno & Mercerat, 1891, *Mesembriornis studeri* Moreno & Mercerat, 1891, *Mesembriornis quatrefragesi* Moreno & Mercerat, 1891, *Darwinornis copei* Moreno & Mercerat, 1891, *Darwinornis zittelli* Moreno & Mercerat, 1891, *Darwinornis socialis* Moreno & Mercerat, 1891, *Owenornis affinis* Moreno & Mercerat, 1891, *Owenornis lydekkeri* Moreno & Mercerat, 1891, *Phorusrhacos sehuensis* Ameghino, 1891, *Phorusrhacos platygnathus* Ameghino, 1891, *Callornis giganteus* Ameghino, 1895, *Eucallornis giganteus* Ameghino, 1901.

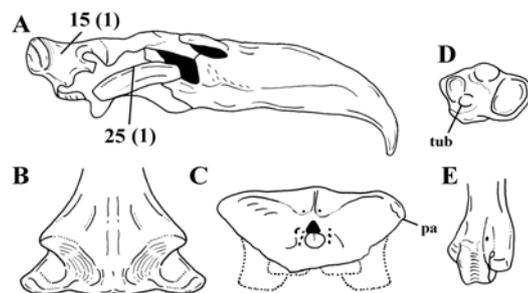


Figura 46. *Kelenken guillermoi*: A, cráneo en vista lateral; B, región occipital restaurada en vista dorsal; C, región occipital en vista posterior; D, tarsometatarso izquierdo en vista proximal; E, extremo distal de tarsometatarso izquierdo; (modificados de Bertelli *et al.* 2007). Escala: 10 cm. pa: proyecciones alariformes de la tabla craneana; tub: tubérculo.

Holotipo. MLP 118, mandíbula incompleta, incluyendo gran parte de la sínfisis.

Posición geográfica y estratigráfica: Yegua Quemada, Monte Observación, La Cueva, Río Sehuén, Lago Viedma; Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) (Tonni, 1980; Tauber, 1997; 1999).

Comentarios: En adición a los caracteres citados más abajo en la diagnosis, *Phorusrhacos longissimus* difiere de otros Phorusrhacinae por presentar el cráneo proporcionalmente más alto (véase medidas en Ameghino, 1895; Patterson & Kraglievich, 1960).

Diagnosis: este género es distinguible del resto de los Phorusrhacinae por presentar la siguiente autapomorfía:

1-Proceso retroarticular en forma de hacha (Fig. 47). En *Phorusrhacos* el margen ventral del proceso retroarticular presenta una pronunciada concavidad posterior. Posteriormente a esta concavidad el margen inferior de la mandíbula se dirige ventralmente, conformando una suerte de proceso óseo. Esta peculiar conformación, sumada al margen dorsal del proceso retroarticular recto, le confieren a la región retroarticular un contorno en forma de hacha en vista lateral. Una morfología semejante puede observarse en *Psilopterus* y *Andalgalornis* pero en estos géneros la porción dorsal del proceso retroarticular es más aguda y el proceso ventral se expresa a modo de una rugosidad poco desarrollada dispuesta anteroposteriormente. En contraposición, en *Paraphysornis* el proceso retroarticular presenta una conformación muy peculiar. En este género dicho proceso se encuentra fuertemente desarrollado y el margen ventral es convexo, difiriendo ampliamente de la morfología presente en *Phorusrhacos*. En consecuencia, se considera que el proceso retroarticular

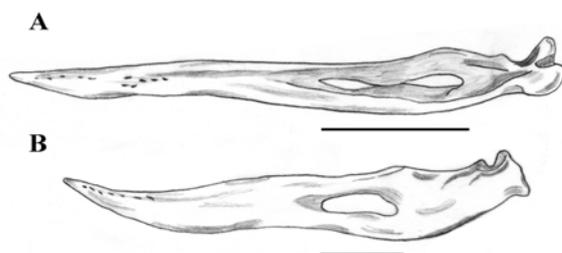


Figura 47. A, vista lateral de mandíbula de *Psilopterus australis*; B, vista lateral de mandíbula de *Phorusrhacos*; (A, modificado de Sinclair & Farr, 1932; B, tomado de Ameghino, 1895). Escala: A, 5 cm; B, 10 cm.

en forma de hacha representa una característica autapomórfica de *Phorusrhacos*.

Andalgalornis ferox Patterson & Kraglievich, 1960

Holotipo: FM-P14357, esqueleto incompleto incluyendo cráneo y mandíbulas, vértebras presacras, sinsacro y pelvis (Patterson & Kraglievich, 1960).

Posición geográfica y estratigráfica: Chiquimil, Departamento de Santa María, Provincia de Catamarca, Argentina; Formación Andahualá (Mioceno Superior).

Comentarios: *A. ferox* es la única especie que puede ser incluida con seguridad en el género *Andalgalornis* (*vide infra*).

Diagnosis: distinguible del resto de los Tolmodinae por presentar las siguientes autapomorfías:

1-Margen dorsal del cráneo recto en vista lateral (Patterson & Kraglievich, 1960) (Fig. 45). En la gran mayoría de los Phorusrhacoidea conocidos el margen dorsal del rostro por delante del borde anterior de la fenestra antorbitaria presenta un declive oblicuo más o menos pronunciado hacia la región premaxilar anterior. En *Andalgalornis* el rostro se encuentra muy extendido dorsoventralmente, y el margen dorsal del mismo no sufre el declive anteroposterior existente en otras aves fororracoideas, siendo en este caso prácticamente recto. En consecuencia, el rostro desciende abruptamente en su porción más anterior. Esta peculiar morfología le confiere al cráneo de *Andalgalornis* un contorno subrectangular único entre las aves fororracoideas.

2-Vacuidad lateral de la mandíbula dorsoventralmente comprimida (Patterson & Kraglievich, 1960) (Fig. 45). Tal como fuera indicado más arriba, en los Phorusrhacoidea la fenestra mandibular es muy amplia y anteroposteriormente extensa. En *Andalgalornis* dicha fenestra se encuentra fuertemente comprimida dorsoventralmente, pero sin embargo conserva una gran extensión anteroposterior (Patterson & Kraglievich, 1960). Esta morfología recuerda superficialmente a aquella de los Psilopteridae, en los cuales la fenestra mandibular exhibe una compresión dorsoventral, pero en estas aves dicha compresión se produce por la existencia de los procesos dorsal y ventral que subdividen la fenestra. En *Tolmodus*, *Andalgalornis*, *Phorusrhacos* y *Paraphysornis* la fenestra mandibular difiere de aquella de *Andalgalornis* en ser dorsoventralmente más extensa y de contorno general suboval.

Nodo 4

Contenido: Contiene a *Devincenzia pozzii*, *Kelenken guillermoi* y *Physornithini*.

Comentarios. En este grupo se incluye a los Phorusrhacidae de mayor tamaño y robustez conocidos.

Sustento:

1-Tabla occipital muy ancha, representando una altura total menor a 39% del ancho transversal máximo (Cabrera, 1939) (20-1) (Fig. 46, C). Tal como fuera indicado por Cabrera en la descripción original (1939), el cráneo de *Devincenzia* se caracteriza por su notable ensanchamiento en vista posterior. En *Devincenzia* la altura del occipital, tomada desde el margen ventral del cóndilo occipital hasta el margen dorsal de la cresta nugal equivale al 39% del ancho transversal total del cráneo. En *Kelenken*, dicha proporción se aproxima al 37% (Bertelli *et al.* 2007). Esta medida es mucho menor que aquella presente en el resto de las aves fororracoideas, siendo en Psilopteridae aproximadamente un 50 %, en *Tolmodus* un 52% y en *Phorusrhacos* un 47% (Cabrera, 1939). En *Paraphysornis*

y *Physornis* no se conocen materiales basicraneanos, y por lo tanto las proporciones de la región occipital son aún inciertas. Sin embargo, las ramas mandibulares extremadamente divergentes en ambos géneros permiten inferir un gran ensanchamiento en la norma occipital del cráneo, de manera semejante a lo que ocurre en *Kelenken* y *Devincenzia*.

Esta peculiar morfología craneana, en la cual se produce una compresión dorsoventral del cráneo se encuentra acompañada de una reducción en el tamaño relativo del lacrimonasal, una fosa temporal baja y un cráneo cónico anteriormente en vista dorsal (véase Patterson & Kraglievich, 1960). Algunos autores han sugerido que la peculiar morfología craneana de *Devincenzia* podría deberse a una compresión artificial del fósil, más que a una peculiaridad biológica de la especie (Tambussi, 1989; Alvarenga & Hofling, 2003). Esta hipótesis ha sido recientemente rechazada por Chiappe & Bertelli (2006) sobre la base del hallazgo de un cráneo completo del nuevo Phorusrhacinae *Kelenken* (*vide infra*).

2-Fosa subtemporal amplia, profunda y delimitada posteriormente por la cresta nugal (Bertelli *et al.* 2007) (15-1) (Fig. 46). En *Kelenken*, tal como fuera indicado por Bertelli *et al.* (2007) el proceso zigomático, al igual que en los restantes Notogruas es robusto y se encuentra fuertemente prolongado anteriormente. En *Kelenken*, por detrás de dicho proceso existe una amplia y excavada superficie que se extiende posteriormente hasta limitar con la cresta nugal transversal. Esta superficie corresponde a la zona de inserción del músculo depresor mandibular, cuya principal función es el cierre efectivo de la mandíbula (Vanden Berge & Zweers, 1993). En *Devincenzia* existe una condición muy semejante a la exhibida por *Kelenken*. Lamentablemente, en los restantes Phorusrhacinae la morfología de la fosa subtemporal es desconocida.

3-Cuadradoyugal robusto y dorsoventralmente alto (Patterson & Kraglievich, 1960) (23-1) (Fig. 42, D-E). En Cariamidae, al igual que en *Bathornis* el cuadradoyugal se encuentra representado por una delgada barra ósea de sección subcircular o suboval. Una condición semejante existe en *Psilopterus*, *Procariama* y *Hermosiornis*, pero en estos géneros dicha barra es levemente más robusta. En *Andrewsornis* la barra yugal es más robusta que en los taxones anteriormente mencionados, y presenta una mayor extensión dorsoventral, lo que determina una sección subovooidal muy alta y comprimida, condición semejante a la de *Tolmodus* y *Andalgalornis*. Del mismo modo, en *Devincenzia*, *Physornis* y *Paraphysornis* se observa una mayor altura en la barra cuadradoyugal, la cual aumenta bruscamente de tamaño por delante de la articulación con el cuadrado.

En consecuencia, la existencia de una barra cuadradoyugal muy alta y de sección subovooidal comprimida puede ser considerada como una característica derivada única de los Phorusrhacidae incluidos dentro del Nodo 4.

4-Falanges pedales proximales con la carilla articular proximal más alta que ancha (Patterson & Kraglievich, 1960) (95-1) (Fig. 50). En *Andrewsornis*, *Tolmodus* y

Phorusrhacos las primeras falanges pedales presentan su superficie articular proximal más ancha que alta, una característica también presente en *Procariama*, *Psilopterus* y *Hermosiornis*. Esta misma condición existe en “*Andalgalornis steulleti*” y “*Aucornis solidus*” (Kraglievich, 1931). En *Titanis*, la carilla articular proximal presenta una altura y ancho subiguales.

Por otro lado, en *Physornis* las falanges proximales presentan la carilla articular proximal mucho más alta que ancha (Patterson & Kraglievich, 1960). Una condición semejante puede inferirse en *Paraphysornis*, del que únicamente se conoce la falange proximal I-IV, la cual a pesar de encontrarse incompleta indica que la carilla articular sería más alta que ancha (Alvarenga, 1982). En las falanges proximales III-1 y II.1 de *Devincenzia pozzii* puede observarse también una morfología semejante (Cabrer, 1939; Patterson & Kraglievich, 1960).

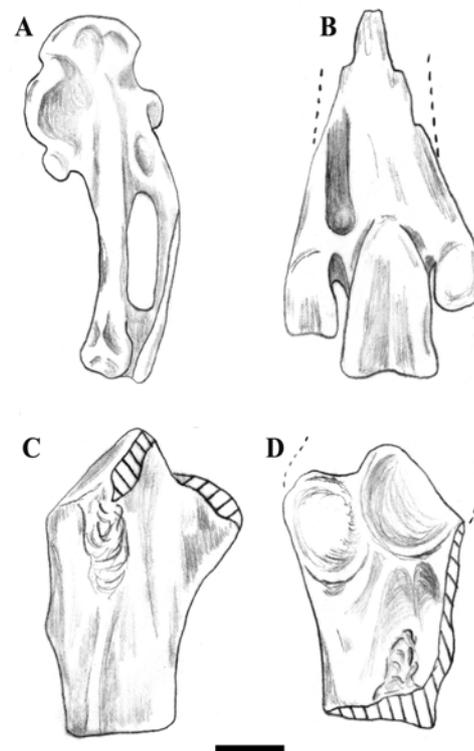


Figura 48. *Titanis walleri*: A, carpometacarpo derecho en vista medial; B, extremo distal de tarsometatarso derecho en vista anterior; C, húmero derecho incompleto en vista medial; D, húmero derecho incompleto en vista lateral; (A, C, D, modificados de Chandler, 1994; B, modificado de Brodkorb, 1963). Escala: 2 cm.

En adición a los caracteres indicados más arriba los taxones que componen el Nodo 4 comparten también la siguiente posible característica derivada.

1- Proyecciones dorsolaterales alariformes en el occipital (Bertelli *et al.* 2007) (21-1). Como fuera indicado más arriba, los Phorusrhacinae exhiben una tabla occipital transversalmente extensa. Tanto en *Devincenzia* como en *Kelenken* dicha tabla presenta una suerte de extensiones

alariformes en las esquinas dorsolaterales que confieren mayor superficie transversal a la tabla occipital. Esta condición es única entre los Notogruas y es posiblemente diagnóstica de los Phorusrhacinae incluidos dentro del Nodo 4.

Kelenken guillermoi Bertelli, Chiappe y Tambussi, 2007 Holotipo. BAR 3877-11; esqueleto incompleto incluyendo cráneo, tarsometatarso izquierdo y falange pedal proximal. Posición geográfica y estratigráfica. Cañadón Comallo, provincia de Río Negro, Argentina. “Friasense” (Mioceno Medio).

Comentarios: Recientemente Bertelli *et al.* (2007; véase también Chiappe & Bertelli, 2006) han descrito el nuevo género y especie de Phorusrhacinae *Kelenken guillermoi*, el cual, tal como fuera indicado por sus autores, presenta notables similitudes con *Devincenzia depressus*. De acuerdo con estos autores, en el presente trabajo, *Kelenken* es incluido dentro de los Phorusrhacinae y se encontraría posiblemente relacionado a *Devincenzia*, sobre el sustento principal de caracteres craneanos. La-

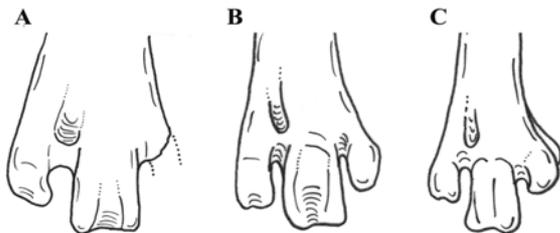


Figura 49. Extremo distal de tarsometatarso izquierdo en vista anterior de: A, *Devincenzia pozzii*; B, *Tolmodus*; C, *Psilopterus australis*; (A, modificado de Kraglievich, 1932). No a escala.

mentablemente, el cráneo se desconoce en los Phorusrhacinae Physornithini (i.e. *Physornis*, *Paraphysornis*) o en *Phorusrhacos* y por lo tanto, la posición sistemática de *Kelenken* dentro de los Phorusrhacinae es aún incierta.

Según Chiappe & Bertelli (2006) este espécimen constituiría el ave Phorusrhacidae de mayor tamaño conocida hasta la fecha, con una longitud craneana de unos 71,6 cm.

Diagnos: Los caracteres autapomórficos de *Kelenken* han sido detallados e ilustrados con claridad por Bertelli *et al.* (2007) y por lo tanto son discutidos aquí solo de manera breve y sumaria:

1-Rostro notablemente elongado (Fig. 46-A). Tal como fuera indicado por Bertelli *et al.* (2007) el rostro de *Kelenken* supera la mitad de la longitud craneana. De este modo, la distancia entre las narinas externas y el extremo posterior del cráneo (el radio rostro/cráneo) es de unos de 0.56, el mayor conocido para un ave fororracoidea. Esta notable elongación rostral trae aparejada consigo un notable alargamiento de las órbitas, las cuales son de contorno rectangular, siendo mucho más largas que altas, un

carácter que recuerda la morfología presente en *Devincenzia*.

Curiosamente, Mercerat (1893) en su descripción de “*Titanornis mirabilis*” indica una morfología rostral extremadamente baja y elongada, comparable de este modo a la existente en *Kelenken*. Sin embargo, la escueta descripción brindada por este autor, sumada a la pérdida del material holotípico de “*Titanornis*” impiden reconocer si verdaderamente se trata de una característica derivada que podría ser compartida por ambos taxones.

2-Procesos supraorbitarios insertados en una muesca ubicada en el proceso postorbital (Fig. 46-A). *Kelenken* posee una característica única derivada ausente en el resto de las aves fororracoideas. En este género el proceso supraorbitario se encastra en una profunda muesca ubicada en la porción anterior del proceso postorbital del los frontales, mientras que en los restantes Cariamae (e.g. *Chunga*, *Psilopterus*, *Tolmodus*) dicha conexión es inexistente.

3-Foramen magnum de contorno subtriangular (Fig. 46-C). A diferencia de otros Phorusrhacidae (e.g. *Tolmodus*, *Andalgalornis*, *Onnactornis*), en los cuales el foramen magno es subcircular, en *Kelenken* dicha estructura es de contorno subtriangular.

4-Tubérculo adicional redondeado ubicado en la esquina posteromedial del cótilo lateral del tarsometatarso (46-D). En *Kelenken* existe un peculiar tubérculo adicional

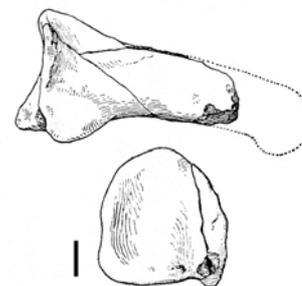


Figura 50. *Devincenzia pozzii*: falange pedal 1-III derecha en vistas lateral derecha (arriba) y proximal (abajo); (tomados de Cabrera, 1939). Escala: 2 cm.

en la porción proximal del tarsometatarso. Dicha estructura se ubica pósteromedialmente al cótilo lateral del tarsometatarso y constituye una clara autapomorfía de *Kelenken*.

Nodo 5

Contenido: Incluye a los géneros *Devincenzia*, *Physornis* y *Paraphysornis*.

Comentarios: Se incluyen aquí a los taxones anteriormente abarcados dentro de los Brontornithinae (Moreno & Mercerat, 1891), con excepción de *Brontornis* el cual ha sido recientemente excluido de los Phorusrhacoidea e incluido en los Anseriformes (Agnolín, 2007). Los Physornithini se caracterizan por su gran tamaño y la cordedad y robustez de sus miembros, constituyendo las aves

fororracoideas de mayor tamaño conocidas (Alvarenga & Hofling, 2003).

Sustento:

1-Trócleas distales del tarsometatarso divergentes (Tonni, 1977) (86-1) (Fig. 49). En Psilopteridae las trócleas del tarsometatarso en vista anterior son subparalelas entre sí y presentan surcos intertrocleares de márgenes rectos. Una morfología semejante existe en los Phorusrhacidae no-Physornithini, incluyendo a *Tolmodus*, *Titanis*, *Kelenken* y *Phorusrhacos* (Fig. 49-B). En contraposición, en *Paraphysornis*, *Physornis* (in Patterson & Kraglievich, 1960) y *Devincenzia* las trócleas externas se encuentran expandidas lateralmente, generando de este modo, surcos intertrocleares bien amplios que se extienden distalmente (Fig. 49-A). La mayor expansión y divergencia de las trócleas metatarsales, así como la amplitud de los surcos intertrocleares son considerados como caracteres típicos de aves graviportales (Tonni, 1977).

Devincenzia pozzii (Kraglievich 1932)

Sinonimia: *Phororhacos pozzii* Kraglievich, 1932, *Phororhacos aff. platygnathus* Kraglievich, 1931; *Onactornis depressus* Cabrera, 1939; *Onactornis pozzii* Patterson & Kraglievich, 1960, *Devincenzia gallinali* Kraglievich, 1932; *Devincenzia pozzii* Alvarenga & Hofling, 2003.

Holotipo: MACN 6554/6681, extremo distal de tarsometatarso derecho y falange ungueal del dedo II.

Material referido: MACN 13243, extremo distal de tibiotarso izquierdo (Agnolín, 2006a); MACN 6813, fragmento sinfisiario mandibular (Patterson & Kraglievich, 1960; Agnolín, 2006a); MHN-M 189, tarsometatarso derecho sin el hipotarso, holotipo de *Devincenzia gallinali* (Kraglievich, 1932); MLP 37-II-7-8, cráneo incompleto y falanges proximales de los dedos II y III, holotipo de *Onactornis depressus* (Cabrera, 1959).

Posición geográfica y estratigráfica: Ciudad de Paraná, Provincia de Entre Ríos, Argentina. Formación Ituzaingó (Mioceno superior) (Kraglievich, 1931; Patterson & Kraglievich, 1960); ?Arroyo Román, Uruguay; Unidad sedimentaria desconocida (Kraglievich, 1931); Puerto Arazatí, Uruguay; Formación Raigón (Plioceno-Pleistoceno Inferior) (Tambussi *et al.* 1999). Lago Epecuén; Provincia de Buenos Aires, Argentina. Formación Epecuén (Plioceno inferior).

Diagnos: *D. pozzii* puede ser diagnosticado sobre la base de las siguientes autapomorfías:

1-Fosas parabasales delimitadas dorsalmente por un fuerte anillo óseo (Bertelli *et al.* 2007) (Fig. 51). En los Phorusrhacidae (e.g. *Tolmodus*, *Andalgalornis*) la fosa parabaasal está representada por una concavidad muy amplia, profunda y de bordes bien definidos, conteniendo en su interior las aperturas para las arterias carótida y oftálmica. En *Devincenzia* las fosas antedichas presentan una gran amplitud y profundidad y a diferencia de otros Phorusrhacidae (incluyendo a *Kelenken*) se encuentran delimitadas dorsalmente por un agudo y sobresaliente anillo óseo (Bertelli *et al.* 2007).

2-Tibiotarso con cóndilo medial dorso ventralmente bajo y prolongado anteriormente (Agnolín, 2006a). Tal como fuera indicado con anterioridad, el cóndilo interno del tibiotarso en *D. pozzii* se distingue claramente de aquel de *Phorusrhacos* y *Paraphysornis* en presentarse fuertemente dirigido anteriormente, prácticamente sin poseer orientación proximal, y en encontrarse dorsoventralmente comprimido, duplicando de este modo la longitud anteroposterior a la altura dorsoventral. Adicionalmente, la depresión condilar medial del cóndilo interno se encuentra menos definida y es menos profunda que en *Phorusrhacos* y *Paraphysornis*.

Más aún, *D. pozzii* difiere de *Phorusrhacos* en presentar el tibiotarso con el surco extensor amplio y profundo, el puente supratendinoso de posición medial y el tarsometatarso con la diáfisis muy estrechada por sobre las trócleas distales, el surco extensor externo pobremente desarrollado y la tróclea IV del tarsometatarso transversalmente expandida, abarcando 3/4 del ancho máximo de la tróclea III (Brodkorb, 1963; Tambussi *et al.* 1999; Agnolín, 2006a).

Comentarios: La asignación del tibiotarso descrito por Tambussi *et al.* (1999) (MNHN 1563) a *D. pozzii* se sustenta sobre la base de la concordancia en tamaño y morfología de los cóndilos distales con la porción cotilar proximal del tarsometatarso holotípico.

Alvarenga & Höfling (2003) han considerado a *Devincenzia pozzii* y *Onactornis depressus*, como sinónimos, criterio que es también seguido en el presente trabajo.

Recientemente Noriega & Agnolín (2006; 2008) han citado nuevos materiales de un Phorusrhacinae de gran tamaño posiblemente relacionados a *D. pozzii*, procedentes de la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior) de Paraná, provincia de Entre Ríos.

Physornithini (Agnolín, 2007)

Definición: El clado que incluye a *Physornis*, *Paraphysornis* y todos sus descendientes.

Contenido: incluye a los géneros *Physornis* y *Paraphysornis*.

Rango estratigráfico: Oligoceno Inferior-Medio.

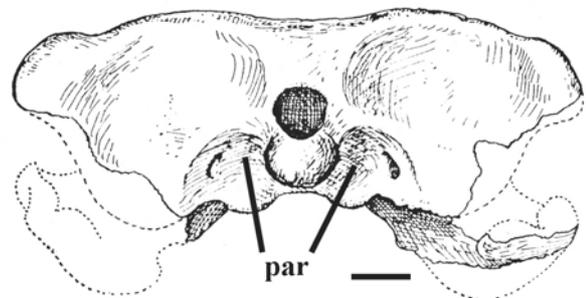


Figura 51. *Devincenzia pozzii*: región occipital del cráneo en vista posterior; (tomado de Cabrera, 1939). Par: fosas parabasales. Escala: 5 cm.

Comentarios: La cercanía filogenética entre *Physornis* y *Paraphysornis* ha sido indicada primeramente por Alvarenga (1982), quien correctamente distinguió a ambos géneros sobre la base de detalles de la sínfisis mandibular y la porción proximal del tarsometatarso (Alvarenga, 1993; véase también Alvarenga & Hofling, 2003). Más aún, Alvarenga (1993) y Alvarenga & Hofling (2003) indicaron que ambos géneros se asemejan por las robustas proporciones de sus miembros posteriores y por la notable robustez y amplitud de la sínfisis mandibular.

Sustento:

1-Tarsometatarso anteroposteriormente comprimido (Alvarenga & Hofling, 2003) (82-1). En *Physornis* y *Paraphysornis* el tarsometatarso es extremadamente robusto, presentando los extremos proximal y distal bien expandidos transversalmente. Esta morfología se contrapone con la gran compresión anteroposterior existente en la diáfisis metatarsiana, por debajo del hipotarso. En los restantes Phorusrhacidae el tarsometatarso presenta una extensión diafisaria transversal subigual a la anteroposterior, y la brusca compresión por debajo del hipotarso presente en *Physornis* y *Paraphysornis* no existe o se encuentra apenas evidenciada.

2-Cótilo lateral del tarsometatarso de contorno subrectangular (Alvarenga, 1993) (83-1) (Fig. 52 E-F). Tal como fuera indicado primeramente por Alvarenga (1993) el cótilo lateral del tarsometatarso de *Physornis* se caracteriza por su contorno fuertemente rectangular, mucho más extenso anteroposteriormente que transversalmente. Esta condición, también exhibida por *Paraphysornis* es muy distinta de aquella presente en los restantes Phorusrhacidae (e.g. *Tolmodus*, *Phorusrhacos*, *Kelenken*), en los cuales el cótilo lateral es más extenso anteroposteriormente que en sentido transversal.

Paraphysornis brasiliensis (Alvarenga, 1980)

Sinonimia: *Physornis brasiliensis* Alvarenga, 1980.

Holotipo: DGM 1418-R, esqueleto casi completo, sin la mayor parte del cráneo.

Posición geográfica y estratigráfica: Bacia de Taubaté; Brasil. Formación Tremembé (Oligoceno-Mioceno).

Comentarios: Alvarenga (1982) ha descrito detalladamente la columna vertebral de *Paraphysornis*, indicando las siguientes características: las primeras vértebras cervicales se articulan generando una pronunciada curvatura anterior, más marcada aún al nivel de C3-4, mientras que el segmento subsiguiente entre C5-8 es prácticamente recto. Finalmente las vértebras C8-12 presentan una pronunciada curvatura posterior que luego se continuará en las vértebras torácicas. Esta serie vertebral indica que el cuello de *Paraphysornis* conforma una "S" muy comprimida anteroposteriormente y la cabeza se dirigiría prácticamente en un ángulo perpendicular al eje mayor del cuello. Por la morfología y posición de la columna, *Paraphysornis* tendría una postura corporal bastante más erecta que *Psilopterus*, *Hermosionis* o *Cariamidae*.

Diagnosis: distinguible del resto de las especies incluidas en los Phorusrhacinae por presentar las siguientes autapomorfías:

1-Fenestra mandibular anteroposteriormente elongada (Alvarenga, 1982) (Fig. 52, A). Tal como fuera indicado bajo la discusión de *Andrewsornis abbotti* la fenestra mandibular de *Paraphysornis brasiliensis* difiere de aquella de la mayoría de las aves fororracoideas por su notable extensión anteroposterior, entrando aproximadamente 3,5 veces en la longitud total mandibular.

2-Húmero con fosa olecraneana reducida (Alvarenga, 1982). Tal como fuera indicado por Alvarenga (1982) el extremo distal del húmero de *Paraphysornis* se caracteriza por la presencia de una fosa olecraneana poco profunda y débilmente delimitada, evidenciándose apenas por una débil concavidad.

3-Longitud dorsoventral de la ulna y el radio entra más de dos veces en la longitud total humeral (Fig. 52, D). En *Paraphysornis* los miembros anteriores sufren una drástica reducción de tamaño. De este modo, la longitud dorsoventral de la ulna y el radio entra 2,5 veces en la longitud humeral total. Adicionalmente, la totalidad de la longitud del antebrazo entra una vez en la longitud humeral. En contraposición en *Psilopterus* y *Procariama* los valores longitud humeral/longitud ulna-radio no superan 1,5. En *Tolmodus*, lamentablemente no se conoce un húmero completo, pero las porciones conservadas indican que dicho índice sería bien inferior a 2,5 (véase reconstrucción en Andrews, 1899). Lamentablemente no se han preservado elementos del miembro anterior en los restantes Phorusrhacinae. En consecuencia, la extrema reducción del antebrazo (en especial ulna y radio) presente en *Paraphysornis* es considerada provisoriamente como una característica derivada única de este género.

4-Ulna sin impresiones para las remiges secundarias (Alvarenga, 1982) (Fig. 52, B). En las ulnas de *Cariama*, *Psilopterus* y *Tolmodus* los tubérculos anconales que representan las inserciones de las plumas remeras secundarias se encuentran presentes y bien evidenciados, lo que sugiere la existencia de alas con plumas bien desarrolladas (Andrews, 1899; Tonni & Tambussi, 1988). En contraposición, en *Paraphysornis* no existen rastros de dichos tubérculos ni de ninguna otra estructura que sirviera para sostener las plumas remeras secundarias, lo que sugiere una marcada reducción en la superficie alar.

5-Metacarpal III recto, de menor tamaño que el metacarpal II y con la superficie articular distal para la falange 1-III separada de aquella del metacarpal II (Alvarenga, 1982) (Fig. 52, C). El carpometacarpo de *Paraphysornis* presenta numerosas peculiaridades que podrían ser interpretadas como caracteres únicos derivados de dicho género. Tal como fuera indicado por Alvarenga (1982) el extremo proximal presenta una gran extensión proximodistal, y presentar un contorno subcircular. Sin embargo, uno de los caracteres más nota-

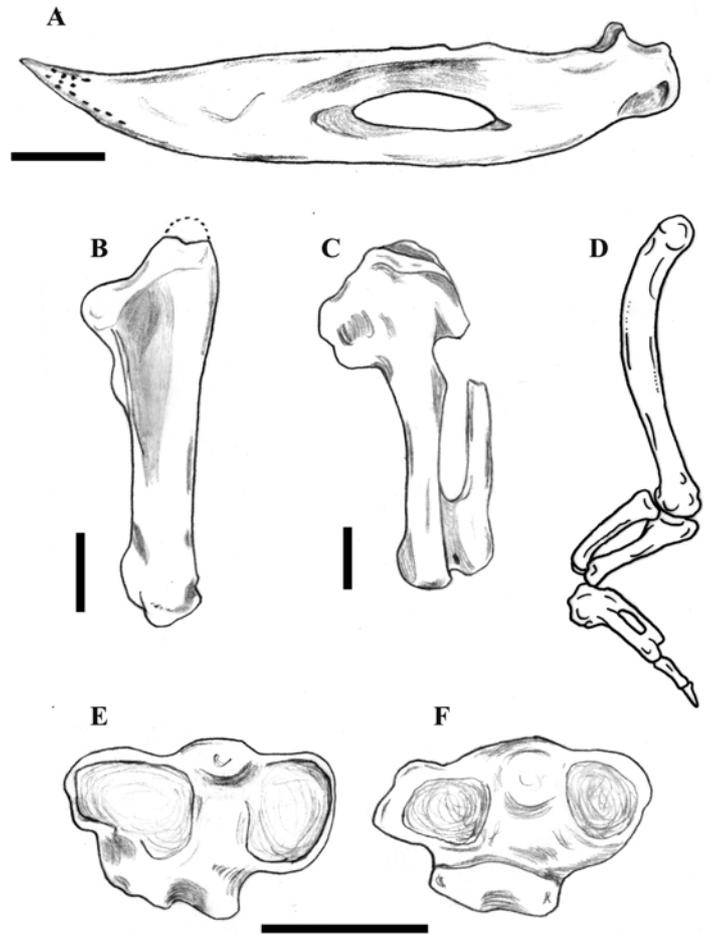


Figura 52. A-E, *Paraphysornis*; A, mandíbula en vista lateral; B, ulna izquierda en vista lateral; C, carpometacarpo izquierdo en vista lateral; D, ala izquierda en vista lateral; E, tarsometatarso izquierdo en vista proximal. f, tarsometatarso izquierdo en vista proximal de *Physornis*; (A, F, modificados de Alvarenga, 1982). Escala: A, D, 10 cm; B-C, 2 cm; E-F, 5 cm.

bles es la morfología del metacarpal III. A diferencia del resto de los Notogrues el metacarpal III de *Paraphysornis* carece de la fuerte curvatura externa característica de dicha agrupación taxonómica (véase más arriba). Más aún, en dicho género el metacarpal III es de menor extensión dorsoventral que el metacarpal II y, consecuentemente presenta la superficie articular distal para la falange 1-III ubicada muy proximalmente con respecto al nivel distal de la articulación del metacarpal II para la falange 1-II. Por otro lado, en *Tolmodus* y *Psilopterus* la articulación distal del metacarpal III se encuentra ubicada prácticamente a la misma altura que la del metacarpal II. Más aún, el extremo distal de ambos metacarpales en *Paraphysornis* es de contorno subcilíndrico (Alvarenga, 1982), y ambos se encuentran fusionados por una débil sínfisis distal. Por el contrario, en *Tolmodus* y *Psilopterus* los extremos distales de los metacarpales son de contorno ovoidal a elipsoidal y presentan una extensa y fuerte sínfisis metacarpal distal (Andrews, 1899; Sinclair & Farr, 1932).

Posiblemente, las notables modificaciones que pueden observarse en el carpometacarpo de *Paraphysornis* se encuentren relacionadas a la pronun-

ciada reducción que exhibe la totalidad el miembro anterior en este género.

6-Extensión dorsoventral del tarsometatarso entra 1,77 veces en la del tibiotarso (Alvarenga, 1982). Tal como fuera indicado más arriba, *Paraphysornis* se caracteriza por presentar un notable acortamiento en la longitud del tarsometatarso. Esta morfología es indicativa de hábitos graviportales, tal como fuera indicado por Alvarenga & Hofling (2003).

7-Tarsometatarso con la cresta medial del hipotarso muy saliente y dirigida posteriormente (Alvarenga, 1993) (Fig. 52, E). En *Paraphysornis* el tarsometatarso presenta una cresta hipotarsal medial muy bien desarrollada, lo cual se observa especialmente en vista proximal (Alvarenga, 1993). Esta morfología lo distingue del resto de las aves fororracoideas (e.g. *Tolmodus*, *Psilopterus*, *Phorusrhacos*, *Hermosiornis*), en las cuales el hipotarso es subcuadrangular y carece de crestas hipotarsales bien desarrolladas (véase más arriba).

Comentarios: A pesar de la escueta descripción original, Mercerat (1893) indica que *Titanornis mirabilis* representaría el Phororhacoidea más grande conocido hasta ese entonces, presentando la longitud de la porción rostral conservada unos 52 cm. de longitud y 24 cm. de altura en la base, indicando, según este autor un ave de tamaño un tercio mayor que *Phorusrhacos longissimus*. Adicionalmente, estas medidas indican la existencia de un rostro muy bajo y elongado, semejante al de un tucán, tal como fuera indicado por Mercerat (1893), característica esta que lo asemeja a *Kelenken* (Chiappe & Bertelli, 2006; Bertelli et al. 2007). Consecuentemente es posible, sobre la base de los datos brindados por Mercerat (1893) considerar a *Titanornis mirabilis* como un Phorusrhacidae Phorusrhacinae, en especial por su gran tamaño y conformación rostral. Más aún Mercerat (1897) indica como característico de *T. mirabilis* la elongación del tarsometatarso, en especial en su extremidad distal, lo que lo distinguiría claramente de *Phorusrhacos longissimus* y recuerda nuevamente a *Kelenken*.

T. mirabilis ha sido considerado por Ameghino (1895) como sinónimo de *Phorusrhacos longissimus*, criterio seguido por autores posteriores (*contra* Brodkorb, 1967; Alvarenga & Höfling, 2003). Sin embargo, la breve descripción de Mercerat (1893; 1897) sugiere su posible diferenciación genérica. En consecuencia, hasta que no se reubique el material holotípico de *Titanornis mirabilis* las hipótesis sobre su validez o sinonimia con *P. longissimus* no pueden ser debidamente corroboradas, y por lo tanto se considera aquí a *T. mirabilis* como un *nomen dubium*.

“*Onactornis mendocinus*” (Kraglievich, 1931)

Sinonimia. *Phorusrhacos longissimus mendocinus* Kraglievich, 1931.

Holotipo. MACN Pv 6830, extremo proximal de fémur derecho sin la cabeza (Fig. 53 H-I).

Posición geográfica y estratigráfica. “Huayquerías” del departamento de San Carlos (localidad exacta no especificada por Kraglievich en la descripción original), provincia de Mendoza, Argentina. Formación Huayquerías (Mio-Plioceno) (Cione & Tonni, 1995).

Comentarios: Se trata de un fragmento proximal de fémur extremadamente incompleto que puede ser referido a los Phorusrhacinae principalmente por su gran tamaño. Este material fue originalmente descrito por Kraglievich (1931) bajo el nombre *Phorusrhacos longissimus mendocinus*, quien lo distinguió subespecíficamente de los demás ejemplares de esta especie por su mayor tamaño. La edad Mio-Pliocena de los sedimentos que contenían el fragmento, sumado a su gran tamaño, sugirieron a Patterson & Kraglievich (1960) su inclusión tentativa dentro de *Onactornis* (= *Devincenzia* en este trabajo), bajo la denominación de *O. mendocinus*, criterio seguido por autores posteriores (e.g. Brodkorb, 1967; Tonni, 1980). Recientemente, Alvarenga & Hofling (2003) incluyeron a *O. mendocinus* en la sinonimia de *Devincenzia pozzii*. Sin embargo, debido a la ausencia de caracteres informativos y a la naturaleza fragmentaria del holotipo de *O. mendocinus*, se considera a esta especie aquí como un *nomen dubium* (Agnolín, 2006a).

Género y especie indeterminados

Material referido: Universidad Federal de Acre, Brasil, sin número. Falanges pedales.

Posición geográfica y estratigráfica: Cercanías de Serra do Divisor, Acre, Brasil. Formación Solimoes (Mioceno Superior-Plioceno; Bocquentin y da Silva, 1998).

Comentarios: Estos materiales han sido considerados por Bocquentin & Da Silva (1998) como Phorusrhacidae indeterminados. Sin embargo, a pesar de su naturaleza incompleta pueden ser referidos a la subfamilia Phorusrhacinae por su gran tamaño y por presentar la carilla articular proximal más alta que ancha, carácter este último, compartido con los géneros *Devincenzia*, *Paraphysornis* y *Physornis* (véase más arriba).

Phorusrhacidae incertae sedis

“*Aucornis solidus*” Ameghino, 1899

Holotipo. MACN A 11052, mitad proximal de falange pedal 1 del dedo II izquierdo (Fig. 53, G).

Posición geográfica y estratigráfica. Localidad indeterminada de la provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Deseado (Oligoceno Inferior) (Tonni, 1980).

Comentarios: *A. solidus* fue considerado por Ameghino en su descripción original (1899) como afín al Brontornithidae *Aucornis euryrhynchus* (= *Physornis fortis*; Alvarenga & Hofling, 2003), pero distinguible por su menor tamaño. Alvarenga & Hofling (2003) sugieren la conespecificidad de *A. solidus* con *Andrewsornis abbotti* (de la misma unidad geológica; Patterson, 1941). Más recientemente, Agnolín (2006a) sobre la base de la morfología y tamaño del espécimen sugiere su inclusión dentro de los “Tolmodinae”. pero debido a lo incompleto del material sobre el cual está basado *A. solidus*, se considera a esta especie aquí como un Phorusrhacidae *nomen dubium* (Alvarenga & Hofling, 2003).

“*Andalgalornis steulleti*” (Kraglievich, 1931)

Sinonimia: *Phorusrhacos steulleti* Kraglievich, 1931; *Andalgalornis steulleti*, Patterson & Kraglievich, 1960.

Holotipo: MACN 4244, falange 1 del dedo IV izquierdo.

Posición geográfica y estratigráfica: Ciudad de Paraná, Provincia de Entre Ríos, Argentina. Formación Ituzaingó (Mioceno Tardío).

“*Andalgalornis deautieri*” (Kraglievich, 1931)

Sinonimia: *Phorusrhacos deautieri* Kraglievich, 1931, *Andalgalornis steulleti* Brodkorb, 1967, *Andalgalornis deautieri*, Patterson & Kraglievich, 1960; *Andalgalornis deautieri* (sic.) Brodkorb, 1967.

Holotipo: MACN 6932, extremo distal de fémur derecho (53-A).

Posición geográfica y estratigráfica: Paraná, Provincia de Entre Ríos, Argentina. Formación Ituzaingó (Mioceno Tardío).

Comentarios: Tanto “*Andalgalornis deautieri*” como “*A. steulleti*” fueron originalmente descritas dentro del género *Phorusrhacos* por Kraglievich (1931). Posteriormente fueron incorporadas con dudas dentro de *Andalgalornis* por Patterson & Kraglievich (1960) por concordancias en tamaño y en edad geológica con la especie genotípica *A. ferox*. La disparidad en tamaño de los

materiales disponibles de ambas especies (tal como fuera apuntado por Patterson & Kraglievich, 1960) y aquellos de *A. ferox*, sumado a los pobres materiales que se poseen de “*A. steulleti*” y “*A. deautieri*” no permiten asegurar la posible sinonimia específica entre estas especies, propuesta por Brodkorb (1967) y Alvarenga & Höfling (2003). En consecuencia, en este trabajo se trata a “*A. deautieri*”, “*A. steulleti*” y *A. ferox* como taxones diferentes.

Tal como fuera indicado más arriba, la asignación al género *Andalgalornis* de “*A. deautieri*” y “*A. steulleti*” no puede ser corroborada, siendo también posible que pertenezcan a un taxón aún desconocido. Debido a lo poco informativo del material en el que se ha basado a estas dos especies (extremo distal de fémur desgastado y falange pedal, respectivamente), ambos taxones deben ser considerados *nomen dubium*.

Recientemente Noriega (2000) y Noriega & Agnolín (2006; 2008) han mencionado la existencia de nuevos materiales referibles a “*Tolmodinae*” indeterminados en el “*Mesopotamiense*” de la provincia de Entre Ríos que posiblemente se relacionen a alguna de las dos especies arriba citadas.

Género y especie indeterminados 1

Material referido: MACN Pv 8592, fragmento distal de tibiotarso izquierdo sin el cóndilo medial (Fig. 53 B-D).

Posición geográfica y estratigráfica: a 550 km. de San Antonio; Provincia de Río Negro, Argentina. “*Friasense*” (Mioceno Superior; véase Patterson & Kraglievich, 1960).

Comentarios: Por su gran tamaño y la notable profundidad del surco extensor anterior es posible referir este fragmento a los *Phorusrhacinae*. Sin embargo MACN Pv 8592 difiere de *P. longissimus* en poseer el cóndilo medial mucho más expandido transversalmente y de contorno redondeado. Debido a esta importante diferencia y a la ausencia de caracteres claros que lo acerquen a *Phorusrhacos*, este material es excluido de dicho género y subfamilia donde fuera originalmente ubicado por Patterson & Kraglievich (1960).

Género y especie indeterminados 2

Material referido. MLP 73-VII-2-10, numerosas falanges pedales en mal estado de conservación.

Posición geográfica y estratigráfica. Subcuenca Tres Cruces, Provincia de Salta, Argentina. Formación La Lumbre (Eoceno).

Comentarios: Pascual *et al.* (1981) indicaron al presente material como perteneciente a un *Phororhacoidea* indeterminado. Este espécimen es referible a los *Phorusrhacidae* por la robustez de las falanges preungueales de los dedos II y III y por su gran tamaño. Por lo pronto, y debido a su naturaleza fragmentaria, el material de “*La Lumbre*” debe ser considerado como *Phorusrhacidae* indeterminado.

Género y especie indeterminados 3

Material referido. MLP VII-1-8, falange pedal ?1-IV (Fig. 53, E-F).

Posición geográfica y estratigráfica. Quebrada Fiera, Malargüe, provincia de Mendoza, Argentina. “Complejo Vulcano-Sedimentario” (Oligoceno).

Comentarios: Pascual & De La Fuente (1993) citan a este material bajo la determinación de cf. *Andrewsornis*. Sin embargo, el presente espécimen es extremadamente fragmentario, impidiendo de este modo una asignación precisa por debajo de la familiar.

Adicionalmente, Pascual & De La Fuente (1993) citan la presencia de ?*Psilopteridae* indet. para los mismos estratos y localidad. Lamentablemente, el material indicado por estos autores no ha podido ser ubicado en las colecciones del MLP y por lo tanto su posición sistemática no puede ser reevaluada.

Género y especie indeterminados 4

Material referido. MACN Pv 18602, extremo distal de tarsometatarso derecho (Fig. 54).

Posición geográfica y estratigráfica. Cerro Aisol, provincia de Mendoza, Argentina. Formación Aisol (Mioceno).

Comentarios: Soria (1983) refirió este material con dudas a los *Psilopteridae*, indicando semejanzas en tamaño con *Hermosiornis milneedwardsi*. Sin embargo, MACN Pv 18602 carece de las sinapomorfías presentes en los tarsometatarsos de *Psilopteridae* (e.g. procesos posteriores de las trócleas II y IV bien desarrollados) y *Hermosiornis* (e.g. tarsometatarso elongado, tróclea metatarsiana III tan ancha como la diáfisis metatarsal y anteroposteriormente extendida y con la superficie articular anterior práctica-

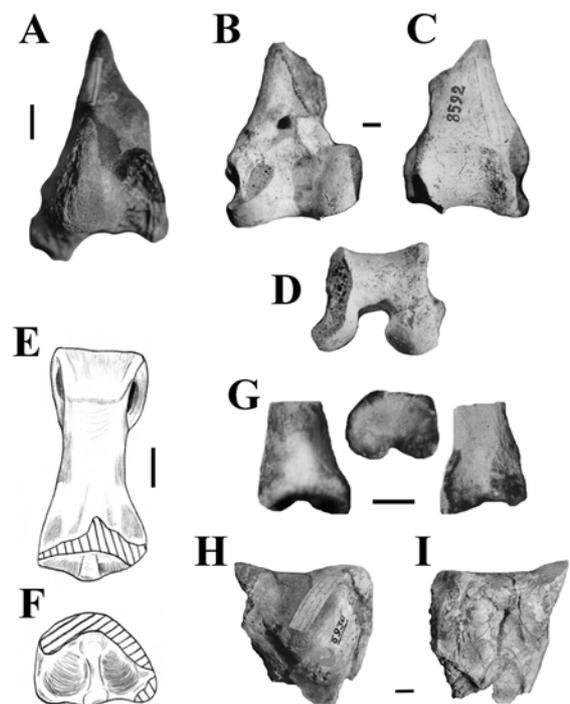


Figura 53. A, “*Andalgalornis deautieri*” extremo distal de fémur derecho en vista anterior; B-D, *Phorusrhacidae* indeterminado (MACN Pv 8592), extremo distal de tibiotarso izquierdo en vistas: B, anterior; C, posterior; D, distal; E-F, *Phorusrhacidae* indeterminado, falange pedal ?1-IV en vistas: E, dorsal; F, proximal. G, “*Aucornis solidus*” falange pedal 1-II en vistas dorsal, proximal y ventral. H-I, “*Onactornis mendocinus*” extremo proximal de fémur derecho incompleto en vistas H, anterior; I, posterior. Escala: 1 cm. (G-I, tomados de Agnolín, 2006a).

mente lisa, trócleas metatarsales II y IV muy reducidas). Más aún, y tal como fuera señalado por Soria (1983) la robustez notable de la diáfisis metatarsiana sugiere su inclusión dentro de los Phorusrhacidae. En consecuencia, se considera a MACN Pv 18602 como Phorusrhacidae indeterminado.

Género y especie indeterminados 5

Material referido. MUSM s/n°, falange ungueal pedal.

Posición geográfica y estratigráfica. Cerro Pan de Azúcar, Perú. Formación Moquegua (Oligoceno-Mioceno).

Comentarios: El material ha sido citado y brevemente descrito por Shockey *et al.* (2006), quienes indican la pertenencia de este elemento a los Phorusrhacidae sobre la base de su pronunciada curvatura y gran tamaño.

Género y especie indeterminados 6

Material referido. MPEF 1050, falange ungueal incompleta posiblemente del dedo II.

Posición geográfica y estratigráfica. Gran Hondonada, provincia de Chubut, Argentina. Formación Musters (Eoceno Inferior-Medio).

Comentarios: Este ejemplar fue incluido dentro de la familia Accipitridae (Falconiformes) por Agnolín (2006b). Sin embargo, el presente espécimen, a pesar de su naturaleza fragmentaria, puede incluirse dentro de los Phorusrhacidae (y a su vez ser excluido de los Accipitridae) por presentar la siguiente combinación de caracteres: gran tamaño, margen ventral redondeado, surcos vasculares laterales muy evidentes y profundos y tubérculo flexor uniéndose al cuerpo falangeal suavemente (Acosta Hospitaleche & Tambussi, 2005; *obs. pers.*).

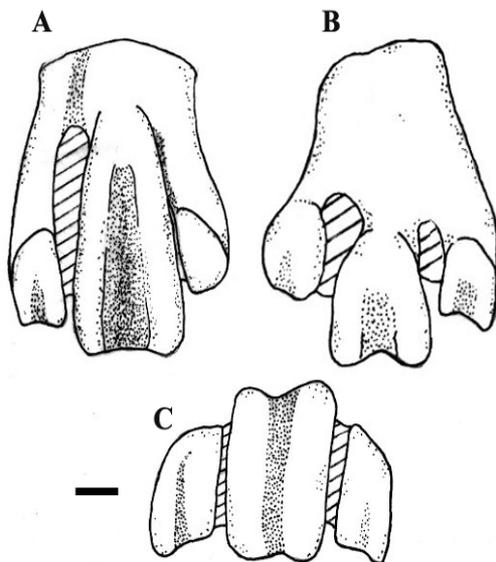


Figura 54. A-C, extremo distal de tarsometatarso derecho de Phorusrhacidae indeterminado en vistas: A, anterior; B, posterior; C, distal. Escala: 1 cm.

Aves alguna vez incluidas dentro de Phororhacoidea

1-*Paleopsilopterus itaboraiensis* Alvarenga, 1985

2-*Riacama caliginea* Ameghino, 1899

3-*Smiliornis penetrans* Ameghino, 1899

Comentarios: Como fuera indicado más arriba, estos géneros no deben ser incluidos dentro de las aves fororracoideas y pueden ser referidos a la familia Idiornithidae.

4-*Lophiornis obliquus* Ameghino, 1891

Comentarios. El género y especie *Lophiornis obliquus* han sido basados sobre un extremo distal de tibiotarso izquierdo de un ave cercanamente emparentada con *Psilopterus* (Ameghino, 1891) y consecuentemente referida a los Psilopterinae (Brodkorb, 1967; Tonni, 1890; Alvarenga, 1983; Tonni & Tambussi, 1986). El material holotípico procede de la localidad de Monte Observación, provincia de Santa Cruz (Argentina) de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior). *Lophiornis* fue posteriormente excluido de los Phororhacoidea por Alvarenga & Hofling (2003) quienes indicaron que el material holotípico (BMNH, actualmente extraviado) no preserva rasgos que permitan incluirlo en dicha agrupación taxonómica. Más aún, *Lophiornis* difiere de los Phororhacoidea y Psilopteridae y se asemeja a Ciconiidae (e.g. *Mycteria*, *Euxenura*) en la presencia de un surco extensor muy estrecho, profundo y distalmente rodeado por fuertes rebordes óseos, puente supratendinoso dorsoventralmente extenso, papila para el *m. tibialis antiquus* prominente, cóndilos distales muy comprimidos transversalmente, dorsoventralmente muy altos, con sus márgenes laterales subparalelos y bien proyectados posteriormente, surco intercondilar posterior con una fuerte concavidad proximal (Gilbert *et al.* 1981; Rasmussen, 1997; Boles, 2005; *obs. pers.*). Adicionalmente, *Lophiornis* es distinguible de *Jabiru* en la ausencia de una incisión en el margen próximomedial del cóndilo externo, y de *Ciconia* en exhibir los cóndilos distales dorsoventralmente más altos y comprimidos lateralmente. En consecuencia, *L. obliquus* puede ser considerado provisoriamente como un género válido de los Ciconiidae, y debe ser excluido definitivamente de los Phororhacoidea.

5-*Cunampaia simplex* Rusconi, 1946

Comentarios: La familia monotípica Cunampaiidae fue erigida por Rusconi (1946a) para incluir al peculiar género y especie *Cunampaia simplex*, basado sobre un esqueleto extremadamente incompleto de la Formación Divisadero Largo (Oligoceno) de la provincia de Mendoza (Argentina). Rusconi (1946a,b) incluyó a *Cunampaia* dentro de los Phororhacoidea principalmente sobre la base de su tamaño y reducida capacidad de vuelo. Posteriormente, numerosos autores consideraron como incierta a la posición de los Cunampaiidae dentro de las aves fororracoideas y aún dentro de los Gruiformes (Patterson & Kraglievich, 1960; Tonni, 1980; Alvarenga & Hofling, 2003). Más recientemente Agnolín & Pais (2006) revisaron el material holotípico e incluyeron a *C. simplex* entre los Crocodylia, sugiriendo posibles afinidades con cocodrilos terrestres de la familia Peirosauridae. En consecuencia, *Cunampaia simplex* y la familia Cunampaiidae son excluidos de las

Physornis fortis Ameghino, 1895

Sinonimia: *Aucornis euryrhynchus*, Ameghino, 1899 ; *Aucornis solidus*, Ameghino, 1899.

Holotipo: BMNH-A 583, fragmento mandibular incompleto. Posición geográfica y estratigráfica: Puerto Deseado, Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Deseado (Oligoceno Inferior).

Comentarios: Debido a la naturaleza fragmentaria del material holotípico de *Physornis fortis*, esta especie fue considerada como muy dudosa por diversos autores, e inclusive Patterson (1941) concluyó que muy probablemente se tratara más de una porción de cadera de un mamífero Notoungulata que de una sínfisis mandibular de un Phorusrhacidae. Sin embargo, más recientemente Alvarenga (1993; véase también Alvarenga & Hofling, 2003), luego de examinar el holotipo concluyó definitivamente que se trataba de una rama mandibular de un Phorusrhacidae, revalidando así la postura original de Ameghino (1895).

Diagnosis: distinguible del resto de los Physornithini por presentar la siguiente autapomorfía:

1-Sínfisis mandibular con una superficie ventral plana en su porción subterminal (Alvarenga, 1993). Tanto *Paraphysornis* como *Physornis* se caracterizan por sínfisis mandibulares notablemente robustas y anchas, siendo los Phororhacoidea con sínfisis más sólidas conocidos hasta el momento (Alvarenga & Hofling, 2003). Sin embargo, a pesar de sus grandes similitudes, la morfología sinfisiaria es claramente distinguible en ambos géneros. En *Paraphysornis* la sínfisis mandibular, al igual que en el resto de los Phorusrhacidae es anteriormente aguda y presenta su margen ventral fuertemente convexo en todas direcciones (Alvarenga, 1993). Por otro lado, *Physornis* presenta una sínfisis mandibular muy peculiar caracterizable por un truncamiento anterior y una zona ventral totalmente plana, que lo distingue del resto de las aves fororracoideas (Alvarenga, 1993).

Phorusrhacinae incertae sedis

Titanis walleri Brodkorb, 1963

Holotipo. UF 4108-4109, extremo distal de tarsometatarso derecho y falange I-III asociados.

Posición geográfica y estratigráfica. Santa Fe River, Florida, Estados Unidos. "Blanquense" (Plioceno); Nueces River, Texas, Estados Unidos; Formación Beaumont (Plioceno Superior) (Brodkorb, 1963; Chandler, 1994; 1997; Baskin, 1995; MacFadden et al. 2007).

Comentarios. Debido a su naturaleza fragmentaria, *Titanis* no ha sido incluido en el análisis filogenético del presente trabajo. Sin embargo, el tibiotarso con la cresta cnemial cranial hipertrofiada y fuertemente dirigida proximalmente permite incluir a este género dentro de los Phorusrhacinae con alguna certeza.

Titanis constituye el único representante Norteamericano conocido de las aves fororracoideas (Alvarenga & Hofling, 2003).

Diagnosis. *Titanis* puede ser diferenciado del resto de los Phorusrhacidae sobre la base de las siguientes autapomorfías:

1-Tarsometatarso con tróclea III expandida distalmente (Brodkorb, 1963) (Fig. 48-B). Tal como fuera indicado por Brodkorb (1963) *Titanis* presenta algunas peculiaridades en la tróclea III del tarsometatarso que permiten distinguirlo de los géneros cercanos *Phorusrhacos* y *Devincenzia*. Entre estos rasgos se destacan la ausencia de inclinación medial de dicha tróclea y especialmente la expansión distal del cuerpo troclear. Ciertamente, el extremo distal de la tróclea III presenta los rebordes trocleares con expansiones lateral y medial que determinan un contorno subtriangular del cuerpo troclear. En contraposición, en *Devincenzia*, *Phorusrhacos* y *Paraphysornis* la tróclea III presenta los rebordes trocleares subparalelos y es de contorno subrectangular.

2-Carpometacarpo con tubérculo metacarpal III muy desarrollado y posicionado proximalmente (Fig. 48-A). Tal como fuera indicado más arriba, los Notogrues se caracterizan por presentar una cresta ósea que se prolonga desde el proceso pisiforme a través del metacarpal III para culminar en un pequeño tubérculo. Este tubérculo se encuentra en *Cariama*, *Psilopterus* y *Tolmodus* ubicado en la línea distal del tercio proximal del metacarpal III, y siempre por debajo del nivel del metacarpal I (Mayr, 2000; 2002a). Por otro lado, en *Titanis* dicho tubérculo no solo se encuentra fuertemente desarrollado formando un gran promontorio óseo, sino que se ubica muy proximalmente, sobrepasando el nivel del proceso metacarpal I.

3-Húmero con el surco bicipital muy amplio, profundo y distalmente redondeado (Chandler, 1994) (Fig. 48-C). En *Titanis* únicamente se conoce un fragmento proximal de húmero. Dicho elemento se caracteriza por ser muy grande y robusto, y presentarse fuertemente aplanado anteroposteriormente, en especial en el sector diafisario. La diáfisis no es hueca, pero posee una muy reducida red de hueso neumático extendiéndose distalmente a la cabeza humeral hasta penetrar en la cresta deltoidea. El resto de la diáfisis se compone de hueso compacto (Chandler, 1994). Lamentablemente, la mayor parte del extremo proximal del hueso se encuentra ausente, sin embargo se preserva la porción más distal del surco bicipital. La porción conservada del surco bicipital es extremadamente expandida y profunda, conformando una amplia concavidad subcircular, desconocida en el resto de las aves fororracoideas. Por otro lado, en *Paraphysornis*, así como en Psilopteridae (e.g. *Psilopterus*, *Procariama*, *Hermosiornis*), el surco bicipital es también relativamente amplio y profundo, pero carece de la gran expansión y contorno subcircular presentes en *Titanis* (Chandler, 1994).

"*Titanornis mirabilis*" Mercerat, 1893

Sinonimia: *Titanornis mirabilis* Mercerat, 1893, *Phorusrhacos longissimus* Brodkorb, 1967.

Holotipo: MLP extraviado, gran parte del esqueleto, incluyendo el rostro relativamente completo, extremo distal del tibiotarso y tarsometatarso completo (Mercerat, 1897).

Posición geográfica y estratigráfica. Provincia de Santa Cruz, Argentina. Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior).

aves fororracoideas e incluidos dentro de los Crocodyliformes.

6-*Brontornis burmeisteri* Moreno & Mercerat, 1891

Comentarios: Desde su descripción original, la especie *Brontornis burmeisteri* fue considerada como cercanamente relacionada a la familia Phorusrhacidae, como el miembro más robusto de dicha agrupación taxonómica (Moreno & Mercerat, 1891; Ameghino, 1895). El género *Brontornis* es conocido únicamente por escasos restos postcraneos, fragmentos mandibulares y un hueso cuadrado, todos provenientes del Mioceno Inferior de la provincia de Santa Cruz, Argentina (Tonni, 1980). Sin embargo, hasta la fecha, no existían caracteres concretos que permitieran asignar a *Brontornis* a las aves fororracoideas, considerándose solamente la existencia de una robusta sínfisis mandibular, sólida y transversalmente ancha y un tarsometatarso con un hipotarso simple como rasgos que permitían su inclusión en Phororhacoidea (Alvarenga & Hofling, 2003). Un reciente reanálisis de los materiales conocidos para *Brontornis burmeisteri*, sugiere, por el contrario su ubicación entre las aves Anseriformes como un

taxón basal, sin relación aparente con otros anseriformes gigantes extintos como *Diatryma* y Dromornithidae (Agnolín, 2007). Entre los caracteres utilizados para incluir a *Brontornis* entre los Anseriformes pueden citarse la existencia de un hueso cuadrado con sólo dos cóndilos articulares, tibiotarso con el cóndilo interno fuertemente orientado medialmente, la morfología general de las trócleas metatarsales y la conformación de las falanges ungueales (Agnolín, 2007).

La Familia Brontornithidae fue establecida por Moreno & Mercerat (1891) para incluir únicamente a *Brontornis burmeisteri*. Posteriormente, los brontornítidos fueron considerados como una subfamilia de los Phorusrhacidae (Brodkorb, 1967; Alvarenga & Hofling, 2003), y en esta agrupación, junto a *Brontornis*, fueron incluidos los géneros *Physornis* y *Paraphysornis* (Alvarenga, 1993; Alvarenga & Hofling, 2003). En consecuencia, debido a la exclusión de *Brontornis* (genotipo de Brontornithinae) de los Phorusrhacidae, la agrupación que abarca a los géneros *Physornis* y *Paraphysornis*, ha sido nombrada como Physornithinae (Agnolín, 2007; Physornithini en el presente trabajo).

DISCUSIÓN

Pérdida del vuelo

Las aves fororracoideas son usualmente caracterizadas como aves Cariamae que sufrieron una pérdida en su capacidad de vuelo (Olson, 1985). En el presente análisis se considera que la tendencia hacia la pérdida del vuelo es recurrente entre los Notogrues. De hecho, a pesar de la capacidad de un vuelo sostenido en los Notogrues vivos (i.e. *Psophia*, Cariamidae) estos presentan un plumaje poco capacitado para el vuelo, siendo muy suave y laxo, compuesto por plumas poco consistentes y filamentosas (Cracraft, 1982). Entre los fósiles pueden citarse numerosos Notogrues, como ser Ameghinornithidae, *Idiornis*, *Bathornis* y numerosas aves fororracoideas que presentan algunos caracteres, especialmente en la cintura pectoral (i.e. reducción de numerosos procesos coracoidales, conformación humeral, proporciones esqueléticas) que sugieren la carencia de un vuelo sostenido. Del mismo modo, dentro de los Phorusrhacoidea se observan caracteres relacionados a la pérdida de la capacidad de vuelo en linajes no emparentados cercanamente. En todos los Phorusrhacidae conocidos, así como en el Psilopteridae *Hermosiornis* puede observarse una notable reducción de los miembros anteriores. Este último género se encuentra relacionado a Psilopteridae más pequeños y primitivos como ser *Procarriama* y *Psilopterus* los cuales presentan sus extremidades anteriores fuertemente desarrolladas, lo que sugiere que estos últimos retendrían la capacidad de desarrollar vuelos cortos (Tonni & Tambussi, 1988; Acosta Hospitaleche & Tambussi, 2005; pero véase Alvarenga & Hofling, 2003). Más aún, las especies de *Hermosiornis* presentan la cintura escapular fuertemente modificada y fusionada, asemejándose de este modo a las aves corredoras Ratitae (McGowan, 1981). Adicionalmente, tanto en *Hermosiornis* como en los Phorusrhacidae se observa una mayor robustez y tamaño corporales que en sus sucesivos grupos hermanos Psilopterinae y *Bathornis*; una tendencia que culmina en los gigantes y robustos Physornithini (Alvarenga & Hofling, 2003; Fig. 1). Esta relación entre la pérdida de vuelo y el aumento del tamaño y masa corporales se evidencia en numerosos clados de aves no emparentadas (e.g. Columbiformes, Psittaciformes, Anseriformes; Feduccia, 1993). La incapacidad de volar, sumada al aumento del tamaño corporal, y la existencia un profundo dimorfismo sexual en tamaño han sido considerados como característicos de aves insulares (véase Livezey, 1989) (la existencia de dimorfismo sexual pronunciado en las aves fororracoideas ha sido fundamentado por Alvarenga & Hofling, 2003), caracteres que sugieren que la pérdida del vuelo en los Phorusrhacoidea posiblemente ha sido debida a un aislamiento geográfico de tipo insular.

En conclusión, la pérdida de la capacidad de vuelo acompañada por el aumento del tamaño corporal así como de su masa total ha ocurrido al menos paralelamente dos veces dentro de las aves fororracoideas (i.e. *Hermosiornis*, Phorusrhacidae), y ha también sucedido

convergentemente al menos en cinco linajes diferentes de Notogrues (i.e. *Elaphrocnemus*, Idiornithidae, Ameghinornithidae, *Bathornis*) incluyendo a las aves fororracoideas.

Carnivoría

Tal como fuera indicado más arriba, los Notogrues se caracterizan por su tendencia a la carnivoría. Todos los Notogrues, incluyendo *Psophia* presentan el culmen ventralmente convexo, el premaxilar culminando en un rostro fuertemente curvado ventralmente y el extremo de la sínfisis mandibular fuerte, agudo y bien dirigido dorsalmente, caracteres usualmente considerados como adaptaciones hacia la captura de presas (véase más arriba). *Psophia*, el género más basal de los Notogrues se alimenta principalmente de invertebrados blandos y de algunos frutos (Lozano, 1978). Dentro de los Cariamae, los Cariamidae presentan un rostro más largo, fuerte y recurvado que los Psophiidae y la falange ungueal del dedo II fuertemente desarrollada y adaptada para la retención de las presas vivas en el suelo cuando estas son capturadas (Miranda Ribeiro, 1937). Los Cariamidae son aves exclusivamente carnívoras, alimentándose de grandes insectos y pequeños vertebrados, a los cuales capturan con su pico y golpean contra el suelo hasta matarlos y poder así tragar a su presa entera (Marshall, 1978; 1994). La tendencia hacia la carnivoría se ve mayormente evidenciada en *Bathornis* y los Phorusrhacoidea, los cuales comparten un rostro aún más largo y fuertemente fusionado ventralmente y una fuerte unión entre pterigoides y procesos basipterigoides, lo que le confería una gran resistencia al cráneo, relacionada posiblemente a los hábitos carnívoros de estas aves. Finalmente, las aves fororracoideas pueden ser consideradas como el punto cúlmine de la carnivoría en los Notogrues. Esta aves se caracterizaron por un rostro muy curvado anteriormente, con un agudo y bien convexo culmen, acompañando un rostro notablemente fuerte y alto, caracteres claramente relacionados con la captura de presas (Witmer & Rose, 1991; Degrange et al. 2008). Esta morfología ha sido acompañada por un paladar de tipo desmognatho, cuyos huesos se presentaban fuertemente fusionados y recorridos externamente por numerosas crestas óseas (Bertelli et al. 2007). Más aún, la presencia de un postorbital dividido por una fuerte cresta, la existencia de profundas fosas temporales y de fuertes crestas nucales y occipitales, así como una orientación subhorizontal del cóndilo occipital son sugerentes de la existencia de una fuerte musculatura craneana relacionada al abrir y cerrar de las mandíbulas (véase más arriba; Witmer & Rose, 1991; Bertelli et al. 2007). Del mismo modo, la sínfisis mandibular es extensa y robusta y las ramas mandibulares son fuertemente elípticas en sección, caracteres indicativos de una fuerte resistencia a los movimientos mediolaterales durante la masticación (Bock & Kummer, 1968). Más aún, dentro de las aves fororracoideas, los Phorusrhacidae presentan el rostro muy curvo, cuya cara ventral exhibe una notable complejización en el sistema de crestas y surcos palatales, un culmen fuertemente con-

vexo, una amplia tabla frontoparietal y la sínfisis mandibular muy larga, caracteres correlacionables a un aumento de la musculatura mandibular y a la captura de presas, respectivamente (Witmer & Rose, 1991; Bertelli *et al.* 2007). En los Phorusrhacinae (e.g. *Devincenzia*, *Kelenken*) dicha tendencia se ve incrementada aún más por la mayor extensión medial de las fosas temporales (debido a la invasión de la musculatura mandibular) y por la gran extensión y profundidad de las fosas subtemporales (Bertelli *et al.* 2007). Adicionalmente, dentro de los Phororhacoidea se observa un progresivo aumento en el tamaño y altura del rostro y la sínfisis mandibular, comenzando en el grácil *Psilopterus*, para culminar en el robusto *Devincenzia*. En consecuencia, se observa en los Notogruas un aumento en la carnivoría a través del linaje, comenzando por el omnívoro *Psophia* y pasando por los netamente carnívoros Cariamoidea, Bathornithidae y Psilopteridae, para concluir en los gigantes depredadores Phorusrhacidae.

Probables causas de la extinción de las aves fororracoideas

Los Phororhacoidea fueron los carnívoros dominantes durante el Terciario tardío sudamericano, alcanzando su apogeo en el Santacrucense (Mioceno Inferior; Tonni, 1980); durante el Mio-Plioceno (Montehermosense-Chapadmalense) decrecen abruptamente en variedad y cantidad (Tambussi, 1989). Marshall & Ciffelli (1990) y Marshall (1994) proponen que la completa extinción de los fororracoideos se debe al ingreso en Sudamérica (a través del puente Panameño) de carnívoros placentarios que lograron desplazar de su nicho a las “aves del terror”. Sin embargo estas aves ya se encontraban en decrecimiento numérico (del mismo modo que numerosos grupos de mamíferos nativos; Bond *et al.* 2001) en el Chapadmalense (Mioceno Superior) antes de la apertura del istmo de Panamá. Adicionalmente, los fororracoideos no solo no se extinguieron durante ese período, sino que inclusive lograron instalarse en Norteamérica durante la mayor parte del Plioceno, en donde se reconoce la especie *Titanis walleri* (Chandler, 1994; Baskin, 1995). Este registro, sumado al reciente hallazgo de un Phorusrhacidae en el Plio-Pleistoceno de Uruguay (Tambussi *et al.* 1999) contradice la teoría de la extinción de los Phororhacoidea por competencia con los mamíferos placentarios.

Tonni & Noriega (1998) propusieron, en base a la abundancia de cóndores (Aves: Cathartidae) durante el Plioceno temprano, que la extinción de los fororracoideos Psilopteridae (los últimos Phororhacoidea registrados) fue ocasionada posiblemente por el desplazamiento que habrían sufrido debido a la competencia por la carroña con los buitres, jotes y cóndores (Cathartidae). Sin embargo, tal como fuera indicado por Tonni & Tambussi (1988; véase también Acosta Hospitaleche & Tambussi, 2006) los Psilopteridae eran muy probablemente cazadores activos, debido a la estructura del tarsometatarso, convergente en numerosos caracteres con los Accipitriformes (Tonni & Tambussi, 1988; véase más arriba); consecuentemente la hipótesis de la extinción de los Psilopteridae por medio de la competencia por el alimento con los Cathartidae se considera como débilmente sustentada.

En suma, debido a la discusión precedente no es posible aseverar las causas exactas de la extinción de las aves fororracoideas. Es remarcable, sin embargo, que al igual que numerosos grupos de ungulados nativos (e.g. Litopterna, Notoungulata; Bond *et al.* 2001) las aves fororracoideas tuvieron una gran diversidad durante gran parte del Mioceno, sufriendo una importante reducción en su número a comienzos del Plioceno, hasta casi desaparecer a fines del período, sobreviviendo escasamente en tiempos pleistocénicos (Tonni, 1980). Esta similitud de patrones, sugiere que al igual de lo que ocurrió con los ungulados nativos, el empobrecimiento ecológico debido a cambios climáticos haya sido la principal causa de la extinción de las aves fororracoideas.

Distribución de las aves fororracoideas

Con la exclusión de *Paleopsilopterus* de los Phororhacoidea, el registro seguro más antiguo para este clado (si se excluyen los escasos y mal preservados materiales recolectados en el Eoceno; *vide supra*) se remonta al Oligoceno de Argentina y Brasil, junto con las primeras menciones de roedores y primates sudamericanos (véase Pascual *et al.* 1996). Los restos de aves fororracoideas procedentes de la Formación Deseado (Oligoceno Inferior-Medio) en la provincia de Santa Cruz (Argentina) representan aproximadamente cinco taxones distribuidos entre los principales clados de fororracoideos, incluyendo a Psilopterinae, Phorusrhacidae basales y Phorusrhacidae Physornithini, indicando una amplia y temprana radiación. Por otro lado, el último registro del grupo lo constituyen *Titanis walleri* del Plioceno norteamericano y *Devincenzia pozzii* del Plioceno Superior-Pleistoceno Inferior de Uruguay (Tambussi *et al.* 1999).

Con la descripción de Phororhacoidea en el Paleógeno europeo, la presencia de aves fororracoideas en este continente ha sido explicada sobre la base de dos hipótesis:

1) los Phorusrhacidae se desarrollaron en sudamérica posteriormente al Cretácico y ulteriormente se dispersaron a Europa mediante norteamérica (véase Tonni & Tambussi, 1986); y 2) la radiación de los fororracoideos se llevó a cabo durante el Cretácico y ocurrió antes de la fragmentación de Gondwana, con una dispersión posterior a Europa mediante África (Mourer Chauviré, 1999; Rage, 1999; Gayet, 2001). Más aún, la presencia de Phorusrhacidae terciarios en la Antártida fundamentó parcialmente la supuesta amplia dispersión de las aves fororracoideas indicada en la hipótesis 2 (Case *et al.* 1987; Alvarenga & Hofling, 2003). Sin embargo, la reciente exclusión de los materiales europeos de los Phororhacoidea sugiere un panorama más simple sobre el origen y dispersión de este grupo. Hasta el día de la fecha todas las aves fororracoideas pre-pleistocénicas proceden de Sudamérica y posiblemente Antártida, lo que sugiere su origen y posterior diversificación en dichos continentes antes del Eoceno, época en la cual ambas masas terrestres terminan de separarse. Más recientemente, con el surgimiento del istmo de Panamá, estas aves migraron hacia norteamérica, en donde se encuentra el género *Titanes* (Brodtkorb, 1963).

Mourer Chauviré (1999; 2000) ha sugerido la existencia de una llamada “Avifauna continental básica”, la cual se encontraría presente al menos en los continentes sudamericano, norteamericano y europeo. Esta avifauna estaría integrada según dicha autora por los Rheidae, Cathartidae, Phoenicopteridae, Palaelodidae, Anhimidae, Presbyornithidae, Quercymegapodiidae, Idiornithidae, Bathornithidae, y Phororhacoidea. Recientes hallazgos sugieren que dicha avifauna también se encontraría presente en el Terciario de África, Asia, Australia y Antártida (véase Mourer Chauviré, 2000; 2003; Noriega y Tambussi, 1996). Sin embargo, algunos grupos taxonómicos citados por Mourer Chauviré (2000; 2003) merecen comentarios aparte. Con respecto a las aves fororracoideas, es por ahora errónea o dudosa su existencia en Europa, Norteamérica o Antártida, y por lo tanto deben ser excluidas de la “avifauna continental básica”. Del mismo modo, la familia Anhimidae carece de citas extrasudamericanas concretas (Dyke, 2001; Alvarenga, 1999) y la presencia de Rheiformes en Europa y Norteamérica es considerada al menos como incierta (Mayr, 2005a). Por otro lado, los Bathornithidae carecen de registros fuera de Norteamérica (*vide supra*). De acuerdo a Mourer Chauviré (2003) los Idiornithidae podrían constituir parte de la “avifauna continental básica” debido a su existencia en Europa, Asia, África y Sudamérica (Mourer Chauviré, 1999; 2000; 2003; este trabajo). En consecuencia, según el presente trabajo, la “avifauna continental básica” se compondría únicamente de los siguientes taxones supraespecíficos: Cathartidae, Phoenicopteridae, Palaelodidae, Presbyornithidae, Quercymegapodiidae e Idiornithidae.

CONCLUSIONES

1-El análisis filogenético elaborado en el presente trabajo indica la existencia de un nuevo clado, aquí denominado Notogruas, que comprende a *Psophia* + *Cariamae*. Adicionalmente se incluyen a los géneros *Salmila* y *Strigogyps* dentro de la familia Ameghinornithidae, y se los considera como *Cariamae* basales. Más aún, se concluye un *Cariamoidea* monofilético que abarca a *Cariamidae* + *Paracrax* + *Idiornithidae*. Adicionalmente, el análisis indica a *Bathornis* como el grupo hermano de las aves fororracoideas, a las cuales se asemeja en numerosos caracteres relacionados con la pérdida de la capacidad de vuelo. Phororhacoidea es subdividido en los clados *Psilopteridae* y *Phorusrhacidae*, de manera semejante a lo expuesto por Patterson & Kraglievich (1960). De este modo, los *Psilopteridae* se encuentran compuestos por *Psilopterinae* (*Psilopterus* + *Procarium*) y *Hermosiornis*. Los *Phorusrhacidae* resultaron monofiléticos, siendo el taxón más basal dentro de la familia el género *Andrewsornis*. Consecuentemente, la subfamilia *Tolmodinae* resultó parafilética, con *Andrewsornis* y *Tolmodus* como grupos troncales sucesivos de *Phorusrhacinae*. Dentro de los *Phorusrhacinae*, *Andalgalornis* y *Phorusrhacos* forman una politomía basal, seguidos por *Kelenken* y *Devincenzia* quienes conforman grupos troncales sucesivos a los *Physornithini* (= *Brontornithinae* Alvarenga & Hofling, 2003), los cuales incluyen a *Physornis* y *Paraphysornis*.

2-Se excluyen de las aves fororracoideas los siguientes géneros y especies, de acuerdo a autores previos y observaciones personales: *Cunampaia simplex*, *Brontornis burmeisteri*, *Lophiornis obliquus*, *Paleopsilopterus itaboraiensis*, *Smiliornis penetrans* y *Riacama caliginea*. Adicionalmente, estos tres últimos géneros son incluidos dentro de los *Cariamoidea* *Idiornithidae*. Con la exclusión de *Paleopsilopterus* de los *Phororhacoidea*, el registro seguro más antiguo para este grupo procede del Oligoceno de Brasil y Argentina, y posiblemente algunos materiales incompletos del Eoceno sean referibles a *Psilopteridae* y *Phorusrhacidae*. Adicionalmente, con la exclusión de *Riacama* de la familia *Cariamidae*, el registro más antiguo para esta agrupación taxonómica se remonta al Mioceno Inferior de Patagonia.

3-Se restringe el rango geográfico de los *Phororhacoidea* al Terciario y Pleistoceno de Sudamérica y posiblemente al Eoceno de Antártida, encontrándose un único registro correspondiente al Plioceno de Norteamérica. Dicho registro es considerado como una ulterior migración mediante el istmo de Panamá, de acuerdo a autores previos.

4-Se sugiere una tendencia marcada hacia la carnivoría y la pérdida del vuelo a través de la filogenia en los Notogruas, así como en las aves fororracoideas. Más aún, dentro de estas últimas se corrobora que existió paralelamente una pérdida en la capacidad de vuelo tanto en los *Phorusrhacidae* como en *Hermosiornis*, mientras que en los *Psilopterinae* los miembros anteriores eran relativamente elongados y posiblemente hubiesen sido capaces de un vuelo activo.

5-En conclusión, los Notogruas fósiles en Sudamérica se encuentran representados en el Terciario por las siguientes agrupaciones taxonómicas: a) *Psophiidae*, b) *Idiornithidae*, c) *Cariamidae*, y d) *Phororhacoidea*.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a J.F. Bonaparte, S. Bargo, A. Tauber y J. Powell permitirme la consulta de las colecciones paleontológicas bajo su cargo. AA. Forasiepi y A. Martinelli su ayuda durante la revisión de las colecciones paleontológicas del MACN. Asimismo agradezco a P. Tubaro, J. Navas y C.P. Tambussi el permitirme la consulta de las colecciones osteológicas a su cargo. Agradezco a F.E. Novas y M.A. Cenizo por sus comentarios. Finalmente a S. Bogan, J.I. Canale, M. Carressane, M. Ezcurra, P.A. Gallina, A. Haluza, G. Lio, S.O. Lucero, A. Méndez, D.F. Pais, L. Pomi y A. Scanferla por la ayuda brindada en diferentes instancias de la elaboración del presente manuscrito. Finalmente agradezco la lectura crítica del manuscrito efectuada por H.M.F. Alvarenga, quien aún no estando de acuerdo con numerosas posturas aquí planteadas brindó importantes observaciones sobre el manuscrito original.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta Hospitaleche, C. 2000. Restos de *Hermosiornis* (Aves, Gruiformes) del Mioceno Tardío-Temprano de Arroyo Chasicó. *Ameghiniana* 38(4) supl.: 4R.
- Acosta Hospitaleche, C. 2002. Nuevo registro de Hermosiornithidae (Cariamidae) del Mioceno Tardío-Temprano (Chasicuense) de Argentina. *Ameghiniana* 39: 251-254.
- Acosta Hospitaleche, C. & C. Tambussi. 2005. Phorusrhacidae Psilopterinae (Aves) en la Formación Sarmiento de la localidad de Gran Hondonada (Eoceno Superior), Patagonia, Argentina. *Rev. Española Paleont.* 20: 127-132.
- Agnolín, F.L. 2004. La posición sistemática de algunas aves fósiles deseádenses (Oligoceno Medio) descriptas por Ameghino en 1899. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat.* 6: 239-244.
- Agnolín, F.L. 2006a. Posición sistemática de algunas aves fororracoideas (Gruiformes; Cariamae) Argentinas. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat.* 8: 27-33.
- Agnolín, F.L. 2006b. Notas sobre el registro de Accipitridae (Aves, Accipitriformes) fósiles argentinos. *Stud. Geol. Salmant.* 42: 67-80.
- Agnolín, F.L. 2007. *Brontornis burmeisteri* Moreno & Mercerat, un Anseriformes (Aves) gigante del Mioceno medio de Patagonia, Argentina. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat.* 9: 15-25.
- Agnolín, F.L. & Pais, D.F. 2006. Revisión de *Cunampaia simplex* Rusconi, 1946 (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia; non Aves) del Terciario Inferior de Mendoza, Argentina. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat.* 8: 35-40.
- Alvarenga, H. 1982. Uma gigantesca ave fóssil do Cenozoico brasileiro: *Physornis brasiliensis* sp. n. *An. Acad. Bras. Cienc.* 54: 697-712.
- Alvarenga, H. 1985. Un novo Psilopteridae (Aves: Gruiformes) dos sedimentos Terciario de Itaboraí, Río de Janeiro, Brasil. *Séptimo Congreso Brasileiro de Paleontologia, serie Geologia 27, Paleontología-Estratigrafía* 2: 17-20.
- Alvarenga, H. 1993. *Paraphysornis* novo gênero para *Physornis brasiliensis* Alvarenga, 1982 (Aves: Phorusrhacidae). *An. Acad. Bras. Cienc.* 65: 403-406.
- Alvarenga, H. 1999. A fossil screamer (Anseriformes: Anhimidae) from the Middle Tertiary of Southeastern Brazil. *Smith. Contrib. Paleobiol.* 89: 223-230.
- Alvarenga, H. & E. Höfling. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae. *Pap. Avulsos Zool.* 43: 55-91.
- Ameghino, F. 1891. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Rev. Arg. Hist. Nat.* 1: 255-259.
- Ameghino, F. 1891. Enumeración de las aves fósiles de la República Argentina. *Rev. Arg. Hist. Nat.*, 1: 441-453.
- Ameghino, F. 1895. Sur les oiseaux fossiles de Patagonie. *Bol. Inst. Geogr. Arg.*, 15: 501-602.
- Ameghino, F. 1898. Sinópsis geológico-paleontológica. En: *Segundo censo de la República Argentina* 1: 113-255.
- Ameghino, F. 1899. *Sinópsis geológico-paleontológica*. Suplemento (adiciones y correcciones), 13 pp. Edición del autor.
- Andrews, C. 1899. On the extinct birds of Patagonia, I, The skull and skeleton of *Phororhacos inflatus* Ameghino. *Trans. Zool. Soc. London* 15: 55-86.
- Baumel, J.J. & L.M. Witmer. 1993. Osteology. En: Baumel, J.J., King, A.S., Brazile, J.E., Evans, H.E. & Vanden Berge, J.C. (eds.) *Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium*: 45-132. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts.
- Baskin, J. 1995. The giant flightless bird *Titanis walleri* (Aves: Phorusrhacidae) from the Pleistocene coastal plain of South Texas. *Jour. Vert. Paleont.* 15: 842-844.
- Beddard, F.E. 1889. On the anatomy of Burmeister's Cariama (*Chunga burmeisteri*). *Proc. Zool. Soc. London* 1889: 594-602.
- Beddard, F.E. 1890a. On the structure of *Psophia* and on its relations to other orders. *Proc. Zool. Soc. London* 1890: 329-341.
- Beddard, F.E. 1890b. On the anatomy of *Podica senegalensis*. *Proc. Zool. Soc. London* 1890: 425-465.
- Beddard, F.E. 1898. *The structure and classification of birds*. Longmans, Green, and CO., London, New York and Bombay. 548 pp.
- Bertelli, S., Chiappe, L.M. & C.P. Tambussi. 2007. A new phorusrhacid (Aves: Cariamae) from the Middle Miocene of Patagonia, Argentina. *J. Vert. Paleont.* 27: 409-419.
- Blanco, R.E., & W.J. Jones. 2005. Terror birds on the run: a mechanical model to estimate its maximum running speed. *Proceedings of the Royal Society of London*, 272: 1769-1773.
- Bock, W.J. & B. Kummer. 1968. The avian mandible as a structural girder. *Journal of Biomechanics* 1: 89-96.
- Bocquentin, J. & E.G. da Silva. 1998. Os vertebrados fósseis da Amazonia Sul-Occidental do Brasil. *Acta Geol. Lilloana* 18: 154-155.
- Boles, W. 2005. A review of the Australian fossil storks of the genus *Ciconia* (Aves: Ciconiidae), with the description of a new species. *Rec. Austr. Mus.* 57: 165-178.

- Bond, M. 1999. Quaternary native ungulates of Southern South America. A synthesis. *Quat. South Am. Antarct. Pen.* 12: 177-205.
- Bond, M., D. Perea, M. Ubilla & A. Tauber. 2001. *Neolicaphrium recens* Frenguelli 1921, The only surviving Protheroheriidae (Litopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene. *Palaeovertebrata* 30: 37-50.
- Brodkorb, P. 1963. A giant flightless bird from the Pleistocene of Florida. *The Auk* 80: 11-15.
- Brodkorb, P. 1967. Catalogue of fossil birds. Part III (Gruiformes, Ichthyornithiformes, Charadriiformes). *Bull. Flor. State Mus.* 11:99-220.
- Buffetaut, E. & J.C. Rage. 1982. Première indication de la présence de Phorusrhacids, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans le Tertiaire Européen: *Ameghinornis* nov. gen. (Aves, Gruiformes) des Phosphorites du Quercy (France). *Geobios* 15: 267-269.
- Burmeister, H. 1854. Beiträge zur Naturgeschichte des Seriema / von H. Burmeister ; nebst einer Abhandlung: Vergleichung des Skelets des *Dicholophus cristatus* mit dem Skelettypus der Raubvögel, Trappen, Hühner und Wasserhühner, von C.L. Nitzsch ; herausgegeben von H. Burmeister. Pp. 36-54. Christian Ludwig Nitzsch. Ed. Halle; H.W. Schmidt, 1854.
- Cabrera, A. 1939. Sobre vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Rev. Mus. La Plata* 2: 3-35.
- Campbell, K.E., Jr. 1979. The non-passerine Pleistocene avifauna of Talara Tar Seeps, northwestern Perú. *Life Science Contributions, Royal Ontario Museum* 118: 1-203.
- Campbell, K.E. 1995. A review of the cranes (Aves: Gruidae) of Rancho La Brea, with the description of a new species. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Contrib. Sci.* 452: 1-13.
- Campbell, K.E., Jr. 2002. A new species of Late Pleistocene lapwing from Rancho La Brea, California. *The Condor* 104: 170-174.
- Case, J., M. Woodbourne & D. Chaney. 1987. A gigantic Phororhacoid (?) bird from Antarctica. *Jour. Paleont.* 61: 1280-1284.
- Case, J., Reguero, M., Martin, J., & A. Cordes-Person. 2006. A cursorial bird from the Maastrichtian of Antarctica. *Jour. Vert. Paleont.* 26(3), supl.: 48A.
- Chandler, R. 1994. The wing of *Titanis walleri* (Aves: Phorusrhacidae) from the Late Blancan of Florida. *Bull. Flor. Mus. Nat. Hist., Biol. Sci.* 36: 175-180.
- Chandler, R. 1997. New discoveries of *Titanis walleri* (Aves: Phorusrhacidae) and a new phylogenetic hypothesis for the Phorusrhacids. *Jour. Vert. Paleont.* 17(3), supl.: 36-37A.
- Chiappe, L.M. 1991. Fossil birds from the Miocene Pinturas Formation of southern Argentina. *Jour. Vert. Paleont.* 17(3), supl.: 21-22A.
- Chiappe, L.M., & S. Bertelli. 2006. Skull morphology of giant terror birds. *Nature* 443: 929.
- Chiappe, L.M. & C.A. Walker. 2002. Skeletal morphology and systematics of Cretaceous Euenantiornithes (Ornithothoraces: Enantiornithes). En Chiappe, L.M. & L.M. Witmer (eds.), *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*: 168-218. Berkeley: Berkeley University Press.
- Cione, A. & E. P. Tonni. 1995. Chronostratigraphy and "Land-Mammal Ages" in the Cenozoic of southern South America: Principles, Practices and the "Uquian" problem. *Jour. Paleont.* 69: 135-159.
- Clarke, J.A. & L.M. Chiappe. 2001. A new Carinate bird from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Am. Mus. Novit.* 3323: 1-23.
- Cracraft, J. 1968. A review of the Bathornithidae (Aves: Gruiformes) with remarks on the relationships of the Suborden Cariamae. *Am. Mus. Novit.* 2326: 1-46.
- Cracraft, J. 1969. Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves) 1. The Eocene family Geranoididae and the early history of the Gruiformes. *Am. Mus. Novit.* 2388: 1-41.
- Cracraft, J. 1971. Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves) 2. Additional comments on the Bathornithidae, with descriptions of new species. *Am. Mus. Novit.* 2449: 1-14.
- Cracraft, J. 1973a. Systematics and evolution of the of the Gruiformes (Class Aves) 3. Phylogeny of the suborder Grues. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 151: 1-127.
- Cracraft, J. 1982. Phylogenetic relationships and transantartic biogeography of some gruiform birds. *Geobios*, 6: 393-402.
- Cuello, J. 1988. Lista de las aves fósiles de la región Neotropical y de las islas Antillanas. *Paula-Coutiana*, 2: 3-79.
- Degrange, F., Moreno, K., Wroe, S., Tambussi, C.P., & L. Witmer. 2008. A computational biomechanical approach to the reconstruction of predatory behavior in the terror bird *Andalgalornis steulleti*. *Jour. Vert. Paleont.* 28(3), supl.: 71A.
- Dolgopol de Sáez, M. 1927. Las aves corredoras fósiles del Santacrucense. *An. Soc. Cient. Arg.*, 103: 145-160.
- Dyke, G.J. 2001. The fossil waterfowl (Aves: Anseriformes) from the Eocene of England. *Am. Mus. Novit.* 3354: 1-15.
- Feduccia, A. 1986. The scapulocoracoid of flightless birds: a primitive avian character similar to that of theropods. *The Ibis* 128: 128-132.
- Garrod, A.H. 1873. On the value in classification of a peculiarity in the anterior margin of nasal bones in certain birds. *Proc. Zool. Soc. London* 1873: 526-535.
- Gayet, M. 2001. A review of some problems associated with the occurrence of fossil vertebrates in South America. *Jour. South Amer. Earth Sci.* 14: 131-145.
- Gilbert, B.M., Martin, L.D., & Savage, H.G. 1981. *Avian osteology*. Miles Gilbert Publisher. Laramie, Wyoming. 252 pp.
- Goloboff, P. 2003. NONA, computer program and software. Publicado por el autor. Tucumán, Argentina.

- Hesse, A. 1992. A new species of *Messelornis* (Aves: Gruiformes: Messelornithidae) from the Middle Eocene Green River Formation. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Sci. Ser.* 36: 171-178.
- Howard, H. 1929. The avifauna of Emerville shellmound. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 32: 301-394.
- Jollie, M.T. 1957. The head skeleton of the chicken and remarks on the anatomy of this region in other birds. *Jour. Morph.* 100: 389-436.
- Jollie M. 1976. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. *Evol. Theory*, 1: 285-298.
- Kraglievich, J.L. 1946. Noticia preliminar acerca de un nuevo y gigantesco estereornito de la fauna Chapadmalense. *An. Soc. Cient. Arg.*, 142: 104-121.
- Kraglievich, L. 1920. Sobre las áves fósiles de la República Argentina. *El Hornero* 2: 49-55.
- Kraglievich, L. 1931. Contribución al conocimiento de las aves fósiles de la época arauco-entrerriana. *Physis* 10: 304-315.
- Kraglievich, L. 1932. Una gigantesca ave fósil del Uruguay, *Devincenzia gallinazi* n. gén. n. sp., tipo de una nueva familia Devincenziidae del orden Stereornithes. *An. Mus. Hist. Nat. Montevideo* 2: 323-353.
- Kraglievich, L. 1940. Descripción de la gran ave pliocena *Mesembriornis milneedwardsi*. Lucas Kraglievich, Obras de Geología y Paleontología 3: 639-666. La Plata: Taller de Impresiones Oficiales.
- Legarreta, L. & M.A. Uliana. 1994. Asociaciones de fósiles y hiatos en el Supracretácico-Neógeno de patagonia: una perspectiva estratigráfico-secuencial. *Ameghiniana* 31: 257-281.
- Ligon J.D. 1967. Relationships of the cathartid vultures. *Occ. Papers Mus. Zool., Univ. Michigan* 651: 321-350.
- Livezey, B.C. 1989. Phylogenetic relationships and incipient flightlessness of the extinct Auckland Islands merganser. *Wilson Bulletin* 101: 410-435.
- Livezey, B.C. 1998. A phylogenetic analysis of the Gruiformes (Aves) based on morphological characters, with an emphasis on the rails (Rallidae). *Trans. Roy. Soc. London* 353: 2077-2151.
- Loomis, F. 1914. *The Deseado Formation of Patagonia*. 232 pp. Amherst.
- Lozano, J. 1978. *Guía de las aves de América del Sur*. Tomo I. Editorial Crea. Buenos Aires, Argentina. 302 pp.
- Lydekker, R. 1893. On the extinct giant birds of Argentina. *The ibis* 1893: 1-9.
- MacFadden, B.J., Labs-Hochstein, J., Hulbert, R.C., & J.A. Baskin. 2007. Revised age of the late Neogene terror bird (*Titanis*) in North America during the Great American Interchange. *Geology*, 35: 123-126.
- Marshall, L. 1978. The terror bird. *Field Mus. Nat. Hist. Bull.* 49: 6-15.
- Marshall, L. 1994. Aves del terror Sudamericanas. *Investigación y Ciencia* 1994: 62-67.
- Marshall, L. & R. Cifellli 1990. Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic Land Mammal Age faunas of South America. *Palaeovertebrata* 19: 169-210.
- Matthew W.D. & Granger W. 1917. The skeleton of *Diatryma*, a gigantic bird from the Lower Eocene of Wyoming. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 37: 307-326.
- Mayr, G. 2000. A remarkable new "gruiform" bird from the Middle Eocene of Messel (Hessen, Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 74: 189-194.
- Mayr, G. 2002a. A new specimen of *Salmila robusta* (Aves: Gruiformes: Salmilidae n. fam.) from the Middle Eocene of Messel, Germany. *Paläontologische Zeitschrift* 76: 305-316.
- Mayr, G. 2002b. Avian remains from the Middle Eocene of the Geiseltal (Sachsen-Anhalt, Germany). En: Zhou, Z., y F. Zhang (eds.) *Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Beijing*: 77-96.
- Mayr, G. 2005a. The Paleogene fossil record of birds in Europe. *Biol. Rev.* 80: 515-542.
- Mayr, G. 2005b. "Old world phorusrhacids" (Aves, Phorusrhacidae): a new look at *Strigogyps* ("*Aenigmavis*") *sapea* (Peters, 1987). *PaleoBios* 25: 11-16.
- Mayr, G. 2006. A chicken-sized crane precursor from the Early Oligocene of France. *Naturwissenschaften* 92: 389-393.
- Mayr, G. 2007. The birds from the Paleocene fissure filling of Walbeck (Germany). *Jour. Vert. Paleont.* 27: 394-408.
- Mayr, G., & J. Clarke. 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics* 19: 527-553.
- Mayr, G., & C. Mourer Chauviré. 2006. Three dimensionally preserved cranial remains of *Elaphrocnemus* (Aves, Cariamae) from the Paleogene Quercy fissure fillings in France. *Neues Jahr. Geol. Paläont.* 2006: 15-27.
- Mayr, G. & Mourer Chauviré. 2008. The peculiar scapula of the late eocene *Elaphrocnpmus phasianus* Milne-Edwards 1892 (aves, Cariamae). *Senckenbergiana Lethaea*, 88: 195-198.
- McGowen, C. 1982. The wing musculature of the brown kiwi *Apteryx australis mantelli* and its bearing on ratite affinities. *Jour. Zool.* 198: 173-219.
- Mercerat, A. 1893. *Note sur la géologie de Patagonie*, 6 pp. Buenos Aires. Tirada del Autor.
- Mercerat, A. 1897. Note sur les oiseaux fossiles de la République Argentine. *An. Soc. Cient. Arg.* 18: 222-258.
- Mercerat, A. 1899. Sur les Stereornithes. *Com. Mus. Nac. Buenos Aires* 1: 161-164.
- Miranda Ribeiro, A. 1937. Notas ornitológicas XII. A seriema. *Rev. Mus. Paulista* 23: 39-106.
- Mones, A. 1986. Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I: Lista preliminar y bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 82: 1-625.
- Moreno, F. 1888. Informe preliminar de los progresos del Museo de La Plata, durante el primer semestre de 1888. *Bol. Mus. La Plata* 1: 1-35.
- Moreno, F. & A. Mercerat. 1891. Catálogo de los pájaros fósiles de la República Argenitna conservados en el Museo de

- La Plata. *An. Mus. La Plata, Paleont. Arg.* 1: 1-71.
- Mourer-Chauviré, C. 1981. Première indication de la présence de phorusrhacidae, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans le Tertiaire Européen: *Ameghinornis* nov. gen. (Aves, Gruiformes) des Phosphorites du Quercy (France). *Geobios* 14: 637-647.
- Mourer Chauviré, C. 1982. Les oiseaux fossiles des Phosphorites du Quercy (Eocène supérieur à Oligocène supérieur) : implications paléobiogéographiques. *Geobios* 6: 413-425.
- Mourer Chauviré, C. 1983. Les Gruiformes (Aves) des Phosphorites du Quercy (France). 1 Sous-ordre Cariamae (Cariamidae et Phorusrhacidae). Systematique et biostratigraphie. *Palaeovertebrata* 13: 83-143.
- Mourer Chauviré, C. 1992. Les Galliformes (Aves) of phosphorites du Quercy (France): systematics and biostratigraphy. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Sci. Ser.* 36: 67-95.
- Mourer Chauviré, C. 1995. The Messelornithidae (Aves: Gruiformes) from the Paleogene of France. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 95-105.
- Mourer-Chauviré, C. 1999. Les relations entre les avifaunes du Tertiaire inférieur d'Europe et d'Amérique du Sud. *Bull. Soc. Géol. France* 170 : 85-90.
- Mourer Chauviré, C. 2000. A new species of *Ameripodius* (Aves: Galliformes: Quercymegapodiidae) from the Lower Miocene of France. *Palaeontology* 43: 481-493.
- Mourer Chauviré, C. 2003. Birds (Aves) from the Middle Miocene of Arrisdrift (Namibia). Preliminary study with description of two new genera: *Amanuensis* (Accipitriformes, Sagittariidae) and *Namibiavis* (Gruiformes, Idornithidae). *Mem. Geol. Survey Namibia* 19: 103-113.
- Murray, P.F. & Megirian, D. 1998. The skull of dromornithid birds: anatomical evidence for their relationship to Anseriformes. *Rec. South Austr. Mus.* 31: 51-97.
- Noriega, J.I. 1995. The avifauna from the "Mesopotamian" (Ituzaingó Formation: Upper Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 141-148.
- Noriega, J.I. 2000. Nuevos restos de Phororhacidae (Aves: Gruiformes) del Mesopotamiense (Fm. Ituzaingó; Mioceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 37 (4) supl.: 31.
- Noriega, J.I. & F.L. Agnolín. 2006. Nuevos aportes al conocimiento de la avifauna del "Mesopotamiense" (Mioceno Taardío, Formación Ituzaingó) de Entre Ríos, Argentina. IX Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Resúmenes, Pp. 105. Academia Nacional de Ciencias de Córdoba.
- Noriega, J.I., Agnolín, F.L. 2008. El registro paleontológico de las aves del "Mesopotamiense" (Formación Ituzaingó; Mioceno Tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *INSUGEO, Miscelánea* 17: 271-290.
- Noriega, J.I., & Tambussi, C.P. 1996. The non-penguin avifauna from the Eocene (?early Oligocene) of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *4th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Abstracts*: 13-14.
- Noriega, J.I., Vizcaíno, S.F., & Bargo, M.S. 2005. First record of seriemas (Aves: Gruiformes: Cariamidae) from Santacrucian (Early-Middle Miocene) beds of Patagonia. *Ameghiniana* 42: 36R.
- Noriega, J.I., S.F. Vizcaíno & M.S. Bargo. 2009. First record and a new species of seriema (Aves: Ralliformes: Cariamidae) from Santacrucian (Early-Middle Miocene) beds of Patagonia. *Jour. Vert. Paleont.*, 29: 620-626.
- Olson, S.L. 1973a. A classification of the Rallidae. *Wilson Bulletin* 85: 381-416.
- Olson, S.L. 1973b. A plumage aberration of *Cariama cristata*. *The Auk*, 90: 912-914.
- Olson, S.L. 1985. The fossil record of birds. *Avian Biology* 8: 79-252.
- Parker, T.J. 1892. Observations on the anatomy and development of *Apteryx*. *Phil. Trans. Royal Society London* 182: 25-134.
- Pascual, R., & De La Fuente, M. 1993. Vertebrados fósiles cenozoicos. *12^o Congreso Geológico Argentino y 1^o Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Relatorio* 2: 357-363.
- Pascual, R. & O. Odreman Rivas. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372-412.
- Pascual, R., Bond, M., & Vucetich, M.G. 1981. El subgrupo Santa Bárbara (Grupo Salta) y sus vertebrados. Cronología, paleoambientes y paleobiogeografía. *8^o Congreso Geológico Argentino, Actas* 3: 743-758.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E., & Prado, J.L. 1996. Land mammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. En: Arratia G. (ed.) Contributions of southern South America to vertebrate paleontology. *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 265-319.
- Patterson, B. 1941. A new phororhacoid bird from the Deseado formation of Patagonia. *Geol. Ser. Field Mus. Nat. Hist.* 8: 49-54.
- Patterson, B. & J.L. Kraglievich. 1960. Sistemática y nomenclatura de las Aves Fororracoideas del Plioceno Argentino. *Publ. Mus. Cienc. Nat. Trad. Mar del Plata* 1:1-52.
- Paul, G. 2002. *Dinosaurs of the air. The evolution and loss of flight in Dinosaurs and Birds*. The John Hopkins University Press. USA. 460 pp.
- Peters, D.S. 1987. Ein "Phorusrhacidae" aus dem Mittel-Eozan von Messel (Aves, Gruiformes, Cariamae). *Doc. Lab. Géol. Lyon* 99: 71-87.
- Peters, D.S. 1991. Zoogeographical relationships of the Eocene avifauna from Messel (Germany). En : Bell, B.D., Cosse,

- R.O., Flux, J.E.C., Heather, B.D., Mitchmough, R.A., Robertson, C.J.R., y M.J. Williams (eds.), pp. 572-577. New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Christchurch.
- Peters D.S. 1995. *Idiornis tuberculata* n. spec., ein weiterer ungewöhnlicher vogel aus der Grube Messel (Aves : Gruiformes : Cariamidae : Idiornithinae). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 181: 107-119.
- Peters, D.S. 2007. The fossil family Ameghinornithidae (Mourer Chauviré 1981): a short synopsis. *Jour. Ornith.*, 148: 25-28.
- Rage, J.C. 1999. Faunes à affinités sud-américaines dans le Paléogène d'Europe : état de la question. Allons-nous vers une nouvelle interprétation? *Bull. Soc. Géol. France*, 170: 951-954.
- Rasmussen, D.T. 1997. Birds. In: Kay, R.F.; Madden, R.H.; Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (eds.): *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, pp. 171-183. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *An. Mus. Nac. Bs. As.*, 25: 1- 247.
- Rusconi, C. 1946a. Ave y reptil oligoceno de Mendoza. *Bol. Paleont. Bs. As.*, 21: 1-3.
- Rusconi, C. 1946b. Algunos mamíferos, reptiles y aves del Oligoceno de Mendoza. *Rev. Soc. Hist. Geogr. Cuyo*, 2: 1-37.
- Shockey, B.J., Salas, R., Quispe, R., Flores, A., Sargis, E.I., Acosta, J., Pino, A., Jarica, N.J., & Urbina, M. 2006. Discovery of Deseadan fossils in the Upper Moquegua Formation (Late Oligocene-?Early Miocene) of Southern Perú. *Jour. Vert. Paleont.* 26: 205-208.
- Sinclair, W. & M. Farr. 1932. Aves of the Sta Cruz beds. *Rep. Princeton Univ. Exp. Patagonia* 7: 157-191.
- Soria, M.F. 1983. Vertebrados fósiles y edad de la Formación Aisol, provincia de Mendoza. *Rev. Asoc. Geol. Arg.* 38: 299-306.
- [Tambussi, C. 1989. *Las aves del Plioceno tardío-Pleistoceno temprano de la provincia de Buenos Aires*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, 378 pp.]
- Tambussi, C. 1995. Aves. en: Alberdi M., G. Leone & E.P. Tonni (eds.): *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años*. Monografía del Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, España, cap. 7:145-161.
- Tambussi, C. 1997. Algunos aspectos biomecánicos de la locomoción de los Fororracos (Aves, Gruiformes). *Ameghiniana* 34(suppl.): 541R.
- Tambussi, C. & C. Acosta Hospitaleche. 2007. Antarctic birds (Neornithes) during the Cretaceous-Eocene times. *Rev. Asoc. Geol. Arg.*, 62: 604-617.
- Tambussi, C. & F. Hoffmann. 1998. Some biomechanic aspects of the jaw apparatus of the extinct Phorusrhacoids (Aves, Gruiformes) and its dietary implications. *VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Resúmenes*: 118.
- Tambussi, C. & J.I. Noriega. 1996. Summary of the Avian fossil record from southern south America. En: Arratia G. (ed.) *Contributions of southern South America to vertebrate paleontology. Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 245-264.
- Tambussi, C., M. Ubilla & D. Perea. 1999. The youngest large carnassial bird (Phorusrhacidae, Phorusrhacinae) from South America (Pliocene-Early Pleistocene of Uruguay). *Jour. Vert. Paleont.* 19: 404-406.
- Tambussi, C.P., Ubilla, M., Acosta Hospitaleche, C., & D. Perea. 2005. Fossil records and palaeoenvironmental implications of *Chloephaga picta* (Gmelin, 1789) (Magellan goose) and *Cariama cristata* (Linnaeus, 1766) (Seriema) from the Late Pleistocene of Uruguay. *Neues Jahr. Geol. Paläont.* 5: 257-268.
- Tauber, A.A. 1997. Bioestratigrafía de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en el extremo Sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana* 34: 413-426.
- Tauber, A.A. 1999. Los vertebrados de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior-Medio) en el extremo sureste de la Patagonia y su significado paleoecológico. *Rev. Esp. Paleont.* 14: 173-182.
- Tonni, E.P. 1974. Un nuevo cariámido (Aves, Gruiformes) del Plioceno Superior de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 9: 366-372.
- Tonni, E. 1977. El rol ecológico de algunas aves fororracoideas. *Ameghiniana* 14: 316.
- Tonni, E. 1980. The present state of knowledge of the Cenozoic birds of Argentina. *Contrib. Sci., Nat. Hist. Mus. Los Angeles County* 330: 104-114.
- Tonni, E. & J.I. Noriega. 1998. Los Cóndores (Ciconiiformes, Vulturidae) de la Región Pampeana de la Argentina durante el Cenozoico tardío: Distribución, interacciones y extinciones. *Ameghiniana* 35: 141-150.
- Tonni, E. & C. Tambussi. 1986. Las aves del Cenozoico de la República Argentina. *5º Congreso Argentino de Paleontología y Estratigrafía, Actas* 2: 131-142.
- Tonni, E.P. & C. Tambussi. 1988. Un nuevo Psilopterinae (Aves, Gruiformes) del Mioceno tardío de la Provincia de Buenos Aires, República Argentina. *Ameghiniana* 25: 155-160.
- Vanden Berge, J.C. & Zweers, G.A. 1993. Myologia. En: Baumel, J.J., King, A.S., Brazile, J.E., Evans, H.E. & Vanden Berge, J.C. (eds.) *Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium*: 189-247. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts.
- Vickers Rich, P. 1992. The Australian Dromornithidae: a group of extinct large ratites. *Mus. Nat. Hist. Los Angeles County, Sci. Ser.* 36: 93-104.
- Walker, A. 1985. The braincase of *Archaeopteryx*. pp. 123-134. En: Hecht, M.K., Ostrom, J.H., and Wellnhofer, P. (eds.) *The beginnings of birds*. Proceedings of the International *Archaeopteryx* Conference. Eichstatt, 1985.

- Wetmore, A. 1927. Fossil birds from the Oligocene of Colorado. *Proc. Colorado Mus. Nat. Hist.* 7: 3-13.
- Wetmore, A. 1933. Birds remains from the Oligocene deposits of Torrington, Wyoming. *Bull. Mus. Comparative Zool.* 75: 299-311.
- Wetmore, A. 1942. Two new fossil birds from the Oligocene of South Dakota. *Smith. Misc. Coll.* 101: 1-6.
- Wetmore, A. 1944. A new terrestrial vulture from the Upper Eocene deposits of Wyoming. *Ann. Carnegie Mus.* 30: 57-69.
- Winge, O. 1888. Fugle fra knoglehuler i brasilien. *E Museu Lundii* 2: 1-55.
- Witmer, L.M. & K.D. Rose. 1991. Biomechanics of the jaw apparatus of the gigantic Eocene bird *Diatryma*: implications for diet and mode of life. *Paleobiology* 17: 95-120.
- Zusi, R., & B.C. Livezey. 2001. Homology and phylogenetic implications of some enigmatic cranial features in galliform and anseriform birds. *Ann. Carnegie Mus.* 69: 157-193.

Clasificación de las aves fororracoideas según autores previos a este trabajo (desde 1932).

Kraglievich (1932)

- Brontornithes - Brontorniidae - Brontorniinae
 - Liorniinae
- Stereornithes - Mesembriorniidae (=Hermosiornithinae)
 - Psilopteridae
 - Phororhacidae - Phororhacinae
 - Tolmodinae
 - Devincenziidae (=Phorusrhacidae)
 - Opisthodactylidae (=Rheidae)

Patterson & Kraglievich (1960)

- Cariamoidea - Cariamidae
- Phororhacoidea - Psilopteridae - Psilopterinae
 - Hermosiornithinae
 - Phororhacidae - Tolmodinae
 - Phorohacinae
 - Brontornithidae

Brodkorb (1967) & Tambussi (1996)

- Cariamidae - Psilopterinae
 - Prophororhacinae (=Hermosiornithinae)
- Cunampaiidae (=Crocodylia)
- Phorusrhacidae - Paleociconiinae (=Tolmodinae)
 - Phorusrhacinae
 - Brontornithinae

Mourer Chauviré (1981)

- Phorusrhacidae - Brontornithinae
 - Paleociconiinae
 - Phorusrhacinae
 - Psilopterinae
 - Prophororhacinae (=Hermosiornithinae)
 - Ameghinornithinae

Tonni & Tambussi (1986)

- Cariamidae - Psilopterinae
- Phorusrhacidae - Prophororhacinae (=Hermosiornithinae)
 - Paleociconiinae (=Tolmodinae)
 - Phorusrhacinae
 - Brontornithinae
 - Ameghinornithinae

Alvarenga & Hofling (2003)

- Phorusrhacidae - Brontornithinae
 - Phorusrhacinae
 - Patagornithinae (= Tolmodinae)
 - Psilopterinae
 - Mesembriornithinae (=Hermosiornithinae)

Presente clasificación

Phororhacoidea

Psilopteridae - *Hermosiornis*

- Psilopterinae

Phorusrhacidae - *Andrewsornis*

- *Tolmodus*

- *Andalgalornis* + Phorusrhacinae

- *Phorusrhacos*

- *Kelenken*

- *Devincenzia*

- Physornithini *Physornis* + *Paraphysornis*

Apéndice I. Listado de caracteres**Cráneo**

- 1- Premaxilar: 0, recto o levemente dirigido ventralmente; 1 recurvado (Mayr, 2002).
- 2- Rostro: 0, anteroposteriormente acortado; 1, alargado (Patterson & Kraglievich, 1960).
- 3- Pico: 0, esquizorhinal; 1, holorhinal (Garrod, 1873).
- 4- Pico: 0, recto o débilmente convexo por sobre las narinas externas; 1, bien convexo por sobre las narinas externas.
- 5- Longitud anteroposterior de las narinas: 0, abarcando más de 4/5 de la longitud anteroposterior del rostro; 1, abarcando menos de 4/5 de la longitud del rostro (Mayr, 2005).
- 6- Narinas con una fosa premaxilar anterior: 0, ausente; 1, presente.
- 7- Contorno de la fenestra anteorbitaria: 0, subcuadrangular o redondeado; 1, subrectangular.
- 8- Borde anterior de la fenestra antorbitaria: 0, oblicuo; 1, recto (Patterson & Kraglievich, 1960).
- 9- Procesos supraorbitarios: 0, pobremente desarrollados o ausentes; 1- muy bien desarrollados y anteroposteriormente extensos (Mayr & Mourer Chauviré, 2006).
- 10- Procesos supraorbitarios con una gran extensión caudal: 0, ausente; 1, presente (Alvarenga & Hofling, 2003).
- 11- Proceso postorbital muy desarrollado ventralmente y tiende a contactarse con el proceso zigomático: 0, ausente; 1, presente.
- 12- Postorbital: 0, liso o débilmente convexo; 1, subdividido por una profunda cresta media subvertical.
- 13- Fosas temporales: 0, alejadas en vista dorsal; 1, prácticamente en contacto en vista dorsal (Tambussi, 1989).
- 14- Fosas temporales: 0, anteroposteriormente extensas; 1, anteroposteriormente comprimidas (Patterson & Kraglievich, 1960).
- 15- Fosa subtemporal: 0, reducida; 1, amplia, profunda y delimitada posteriormente por la cresta lambdoidea (Bertelli *et al.* 2007)
- 16- Frontales: 0, anteroposteriormente elongados y de ancho subigual; 1, acortados anteroposteriormente y anteriormente muy estrechados (Patterson & Kraglievich, 1960).
- 17- Cresta nugal: 0, pobremente desarrollada; 1, prominente (Andrews, 1899).
- 18- Cresta media occipital: 0, no contacta al foramen magno con la cresta nugal; 1, contacta al foramen magno con la cresta nugal.
- 19- Cóndilo occipital orientado: 0, posteroventralmente o ventralmente; 1, posteriormente (subhorizontal) (Ameghino, 1895).
- 20- Tabla occipital muy ancha, representando la altura total menos de un 39% del ancho transversal máximo: 0, ausente; 1, presente (Cabrera, 1939).
- 21- Proyecciones alariformes dorsolaterales en la tabla occipital: 0, ausentes; 1, presentes (Bertelli *et al.*, 2007).
- 22- Tabla frontoparietal: 0, convexa; 1, plana (Chiappe & Bertelli, 2006).
- 23- Cuadradoyugal: 0, delgado; 1, robusto y dorsoventralmente alto (Patterson & Kraglievich, 1960).
- 24- Eje anteroposterior del cuadradoyugal: 0, fuertemente orientado caudoventralmente; 1, subhorizontal.
- 25- Barra yugal muy robusta y fuertemente convexa en su margen dorsal: 0, ausente; 1, presente.
- 26- Proceso postorbital del cuadrado: 0, corto y delgado; 1, alto y robusto.
- 27- Paladar: 0, esquizognatho; 1, desmognatho (Patterson & Kraglievich, 1960).
- 28- Pterigoides con articulación basiperigoidea: 0, ausente o débilmente desarrollada y ubicada en la porción posterior del hueso; 1, muy bien desarrollada y posicionada en la porción media del hueso (Alvarenga & Hofling, 2003).
- 29- Sínfisis mandibular: 0, recta o levemente orientada ventralmente; 1, orientada dorsalmente (Ameghino, 1895).
- 30- Fenestra mandibular anteroposteriormente extensa: 0, ausente; 1, presente.
- 31- Fenestra mandibular: 0, simple; 1, dividida o subdividida por una o más proyecciones óseas verticales (Patterson & Kraglievich, 1960).
- 32- Sínfisis mandibular: 0, corta y grácil; 1, elongada y sólida (Alvarenga & Hofling, 2003).

Columna vertebral

- 33- Número de pares de costillas en vértebras dorsales: 0, entre 7 y 10, de los cuales al menos seis articulan en el esternón; 1, presencia de seis o menos pares de costillas dorsales, de los cuales cinco (o menos) articulan en el esternón.
- 34- Costillas dorsales: 0, con procesos uncinados; 1, sin procesos uncinados (Patterson & Kraglievich, 1960).
- 35- Vértebras cervicales anteriores a la séptima: 0, más largas que anchas; 1, tan o más anchas que largas (Patterson & Kraglievich, 1960).
- 36- Espinas neurales de las vértebras sacras fusionadas con la porción más anterior del ala preacetabular del ilion, conformando una alta lámina ilioneural: 0, ausente; 1, presente (Mayr, 2006).
- 37- Receso caudal del sacro fuertemente excavado, conformando una profunda fosa: 0, ausente; 1, presente (Mayr y Clarke, 2004).
- 38- Pigostilo: 0, orientado horizontalmente; 1, orientado dorsalmente.

Cintura pectoral

- 39- Coracoides, escápula y fúrcula: 0, libres; 1, fusionados (Rovereto, 1914).
 40- Coracoides: 0, procesos procoracoides y tuberosidad braquial pobremente desarrollados; 1, procesos procoracoides y tuberosidad braquial muy bien desarrollados que tienden a contactarse (Mourer Chauviré, 1983).
 41- Coracoides con proceso procoracoides, proceso acoracoides, tuberosidad braquial, y faceta escapular: 0, presentes y bien desarrollados; 1, reducidos o ausentes (Alvarenga & Hofling, 2003).
 42- Faceta escapular del coracoides: 0, dorsoventralmente alta y transversalmente comprimida, de contorno subcircular; 1, dorsoventralmente comprimida y transversalmente extensa (Mourer Chauviré, 1983).
 43- Foramen para el nervio supracoracoideo en el coracoides: 0, presente; 1, ausente (Mayr, 2002).
 44- Coracoides con cresta medial en la extremidad esternal: 0, ausente; 1, presente (Livezey, 1998).
 45- Escápula con un foramen medial en su extremo proximal: 0, ausente; 1, presente (Livezey, 1998).
 46- Esternón: 0, ancho y corto; 1, elongado y estrecho, de contorno subrectangular (Mayr, 2005).
 47- Margen posterior del esternón: 0, recto; 1, formando una aguda espina que no se extiende posteriormente a las trabéculas laterales; 2, formando una aguda espina que se extiende posteriormente a las trabéculas laterales (Mayr, 2002).

Cintura pélvica

- 48- Porción preacetabular del ilion: 0, aguda y de contorno redondeado; 1, de contorno subcuadrangular.
 49- Porción preacetabular del ilion: 0, tan o más larga que la postacetabular; 1, mucho más corta que la postacetabular (Andrews, 1899).
 50- Porción preacetabular del ilion: 0, expandida lateralmente; 1, fuertemente comprimida lateralmente (Patterson & Kraglievich, 1960).
 51- Cresta transversal supratrocantérica del ilion: 0, débilmente desarrollada o ausente; 1- fuertemente desarrollada (Andrews, 1899).
 52- Fenestra isquiopúbica: 0, dorsoventralmente amplia y de contorno ovoidal; 1, dorsoventralmente comprimida (Mayr, 2002).

Miembro anterior

- 53- Longitud humeral: 0, más larga que la longitud escapular; 1, subigual o más corta que la longitud escapular.
 54- Húmero con una fuerte curvatura medial en su sector proximal: 0, ausente; 1, presente (Alvarenga & Hofling, 2003).
 55- Neumatización proximal del húmero: 0, extensa; 1, reducida (Hesse, 1989).
 56- Húmero con surco bicipital ancho, profundo y muy bien definido: 0, ausente; 1, presente (Chandler, 1994).
 57- Húmero con surco ligamentario: 0, bien definido y profundo; 1, pobremente definido y superficial (Agnolín, 2006a).
 58- Húmero con proceso supracondilar distal posicionado muy distalmente: 0, ausente; 1, presente (Livezey, 1998).
 59- Proceso flexor del húmero muy extendido distalmente: 0, ausente; 1, presente (Livezey, 1998).
 60- Extremo distal del húmero: 0, recto; 1, oblicuo (Andrews, 1899).
 61- Longitud de la ulna: 0, menor que la del húmero; 1, mayor que la del húmero.
 62- Olécranon de la ulna: 0, alto y agudo; 1, bajo y redondeado (Cracraft, 1968).
 63- Anillo externo de la tróclea carpal: 0, redondeado; 1, bruscamente elevado entre el metacarpal III y el proceso pisiforme.
 64- Carpometacarpo con metacarpal I: 0, grácil y subcuadrangular; 1, robusto, redondeado y protruyente (Chandler, 1994).
 65- Metacarpal III del carpometacarpo: 0, proximalmente subcircular en sección y prácticamente recto a lo largo de toda la diáfisis; 1, proximalmente comprimido en sentido transversal y fuertemente curvado a lo largo de toda la diáfisis (Olson, 1985).
 66- Carpometacarpo con una fuerte cresta conectando el proceso pisiforme con el metacarpal III: 0, ausente; 1, presente (Mayr, 2002).
 67- Carpometacarpo: 0, extremidad distal del metacarpal III prácticamente a la misma altura que el extremo distal del metacarpal II; 1, extremo distal del metacarpal III mucho más extendido ventralmente que el del metacarpal II (Mayr, 2002).
 68- Carpometacarpo con el proceso extensor distalmente: 0, agudo; 1, truncado (Chandler, 1994).

Miembro posterior

- 69- Fémur: 0, longitud subigual al húmero; 1, menor (Mayr, 2006).
 70- Fémur con tróclea fibular fuertemente extendida lateralmente: 0, ausente; 1, presente.
 71- Tendones osificados en la porción posterior del tibiotarso y el tarsometatarso: 0, ausentes; 1, presentes (Mayr, 2005).
 72- Tibiotarso con una cresta bien desarrollada entre la superficie articular proximal y la cresta cnemial interna: 0, ausente; 1, presente (Cracraft, 1968).
 73- Tibiotarso con cresta cnemial cranial hipertrofiada y fuertemente dirigida proximalmente: 0, ausente; 1, presente.
 74- Tibiotarso con puente supratendinoso distal: 0, presente; 1, ausente (Mayr, 2005).

- 75- Tibiotarso con el margen distal del puente supratendinoso: 0, subparalelo al eje mayor del hueso; 1, oblicuo, a un ángulo de 45° con respecto al eje mayor del hueso (Patterson & Kraglievich, 1960).
- 76- Tibiotarso con amplia incisura intercondilar: 0, ausente; 1, presente (Mayr, 2005).
- 77- Tibiotarso con cóndilos distales bien comprimidos lateromedialmente: 0, ausente; 1, presente (Tonni & Tambussi, 1986).
- 78- Extremo distal del tibiotarso con el cóndilo medial anteroposteriormente expandido: 0, ausente; 1, presente (Tonni & Tambussi, 1985).
- 79- Tibiotarso con tubérculo epicondilar medial muy saliente y precedido por una profunda fosa: 0, ausente; 1, presente (Mayr, 2005).
- 80- Tibiotarso con el cóndilo lateral distal: 0, dorsoventralmente bajo en su porción anterior, siendo de tamaño subigual o levemente mayor que el cóndilo medial; 1, de contorno subcircular y de tamaño mucho mayor que el cóndilo medial (Mayr, 2000; Peters, 2007).
- 81- Tarsometatarso: 0, relativamente corto (índice tarsometatarso/tibiotarso menor que 0,8 y mayor que 0,6); 1, extremadamente elongado (índice tarsometatarso/tibiotarso menor que 0,8); 2, extremadamente corto (índice tarsometatarso/tibiotarso menor que 0,55; la longitud total del tarsometatarso no supera la longitud total del húmero) (Patterson & Kraglievich, 1960; Mayr, 2005b).
- 82- Tarsometatarso anteroposteriormente comprimido: 0, ausente; 1, presente (Alvarenga & Hofling, 2003).
- 83- Cótilo lateral del tarsometatarso: 0, redondeado; 1, subrectangular (Alvarenga, 1993).
- 84- Hipotarso del tarsometatarso: 0, con canales y/o surcos hipotarsales; 1, simple y macizo, sin canales ni surcos hipotarsales; 2, con dos delgadas crestas protruyentes de las cuales la medial es muy aguda y bien desarrollada (Wetmore, 1927; Mayr, 2005).
- 85- Crestas plantares del tarsometatarso: 0, débilmente desarrolladas; 1, presentes y fuertemente desarrolladas (Bertelli et al. 2007).
- 86- Trócleas distales del tarsometatarso: 0, subparalelas; 1, divergentes (Tonni, 1977).
- 87- Tróclea metatarsal III casi tan ancha como la diáfisis metatarsiana y anteroposteriormente mucho más extendida que las trócleas II y IV, las cuales presentan la misma extensión distal entre sí: 0, ausente; 1, presente (Patterson & Kraglievich, 1960; Acosta Hospitaleche, 2002; Alvarenga & Hofling, 2003).
- 88- Tróclea metatarsal III: 0, fuertemente cóncava y de rebordes trocleares agudos en vistas anterior y posterior; 1, prácticamente lisa anteriormente y de rebordes trocleares agudos solo en vista posterior (Acosta Hospitaleche, 2002).
- 89- Trócleas distales del tarsometatarso: 0, tróclea metatarsal II ubicada a la misma altura y con la misma orientación posterior que la tróclea III; 1, tróclea metatarsal II dirigida posteriormente y ubicada mucho más proximalmente que la tróclea metatarsal III (Mayr, 2006).
- 90- Tarsometatarso con tróclea II con un fuerte proceso posteromedial bien diferenciado de la diáfisis troclear: 0, ausente; 1, presente (Tonni & Tambussi, 1985).
- 91- Trócleas distales del tarsometatarso: 0, tróclea IV grande y elongada, más proyectada distalmente que la tróclea II; 1, trócleas II y IV subiguales en tamaño y morfología (Noriega, 1994).
- 92- Extremo distal del tarsometatarso en vista distal con las trócleas II y IV: 0, prácticamente a la misma altura; 1, fuertemente dirigidas posteriormente, por lo que el extremo distal del tarsometatarso en vista distal tiene forma de "U" invertida (Tonni & Tambussi, 1985).
- 93- Tarsometatarso con procesos posteriores de las trócleas II y IV: 0, ausentes o reducidos; 1, bien desarrollados (Tonni & Tambussi, 1985).
- 94- Borde lateral de la tróclea metatarsal IV: 0, dirigido posteriormente; 1, dirigido posterolateralmente (Tonni & Tambussi, 1988).
- 95- Falanges pedales proximales con la carilla articular proximal: 0, más ancha que alta; 1, más alta que ancha (Patterson & Kraglievich, 1960).
- 96- Hallux: 0, bien desarrollado; 1, reducido (Miranda Ribeiro, 1937).
- 97- Falange pedal ungueal del dedo II de mayor tamaño y más curvada que el resto de las falanges: 0, ausente; 1, presente (Alvarenga & Hofling, 2003).
- 98- Pie con falanges preungueales de los dedos II y III: 0, elongadas; 1, cortas y robustas.
- 99- Falange pedal 1-IV con un proceso próximomedial amplio: 0, ausente; 1, presente (Mayr, 2002).
- 100- Falanges pedales: 0, falange 4-IV más corta o subigual a la falange 3-IV; 1, falange 4-IV más larga que la falange 3-IV (Hesse, 1989).

Tolmodus

11111001111110011001010110111101?111110010110?111111111?11101111111101001000000001100000000001111

Andalgalornis

111010?1110110011001?10111111101?11111?????????11111??

Phorusrhacos

11??1??1?1????????0?????????1101??1??0?????????????????????11??????????11010000000?110000000000?1111

Kelenken

111010111101101110111111?11???0011000000001?????

Physornis

?????????1?????????????1????11?1???1?????????0111100?0???10?1?1

Paraphysornis

11?????1?1??????????1?1?1?1101?11??100101?0??????11111110001??01110?10?0000001111100000000101111

Devincenzia

?1??1?11110?101110111111111111?1???1?1?00?000111000000001?11??

Apéndice III

Material examinado

Cariamae

Cariama cristata MACN 355; 855; 862; esqueletos completos.

Chunga burmeisteri MACN 349; 714; 778; esqueletos completos.

Smiliornis penetrans MACN PV A-183, coracoides izquierdo (holotipo).

Riacama caliginea MACN PV A-52-189, coracoides derecho (holotipo).

Palaeopsilopterus itaboraiensis MACN PV 19170, 19163, calco de tarsometatarso y tibiotarso derechos (MNRJ-4040-V; DGM 1431-R) (calcotipo y calco del paratipo, respectivamente).

Phororhacoidea

Psilopterus australis MLP 20-188-189, tarsometatarso izquierdo y falange ungueal (holotipo); 20-159-163, fragmentos vertebrales y de miembros posteriores.

Psilopterus communis MLP 20-187, tarsometatarso izquierdo (holotipo); MLP 20 165-168, miembros posteriores incompletos.

Psilopterus affinis MACN A-52-184, tarsometatarso derecho (holotipo).

Psilopterus colzecus MLP 76-VI-12-2, esqueleto incompleto (holotipo).

Psilopterus guaraniticus MACN A-52-190, húmero derecho (holotipo).

Ciconiopsis antarctica MACN PV 11666, carpometacarpo derecho (holotipo).

Procariama simplex MACN PV 8225, esqueleto incompleto (holotipo).

Hermosiornis incertus MACN PV 6934, esqueleto incompleto (holotipo); 6737, tarsometatarso izquierdo y falanges pedales 1-II y 2-II.

Hermosiornis milneedwardsi MACN PV 5944, esqueleto prácticamente completo excluyendo el cráneo.

Tolmodus inflatus MLP 20-143, sínfisis mandibular; 20-144-158, esqueleto incompleto; 20-159-164, fragmentos vertebrales y de miembros posteriores.

Andalgalornis ferox MACN PV, cráneo, columna vertebral y cadera (FM-P 14357) (calcotipo).

Phorusrhacos longissimus MLP 20-118, rama mandibular incompleta (holotipo); 20-171-176, fragmentos de miembros posteriores; 20-135-139, húmero, ulna, tibiotarso, tarsometatarso, falange ungueal; 20-122-134, esqueleto incompleto incluyendo fragmentos craneanos; 20-177, tróclea III de tarsometatarso derecho; 20-178-182, fragmentos vertebrales y de miembros posteriores; 20-119-121, fragmentos de miembros posteriores.

Titanis walleri MLP, calco de tibiotarso (UF).

Onactornis depressus MLP 37-III-7-8, cráneo incompleto y falanges pedales 1-II y 1-III (holotipo).

Devincencia pozzii MACN PV 6554, tarsometatarso derecho (holotipo), 6681 falange ungueal pedal del dedo II (paratipo); 6933, sínfisis mandibular; 13243, tibiotarso izquierdo.

Paraphysornis brasiliensis MLP, esqueleto incompleto (calcotipo).

Physornis fortis MACN A 52-185, tarsometatarso izquierdo; 52-186, sínfisis mandibular; 52-187, 188, falanges pedales 1-II y 1-IV.

“*Andalgalornis steulleti*” MACN PV, falange pedal 1-IV (holotipo).

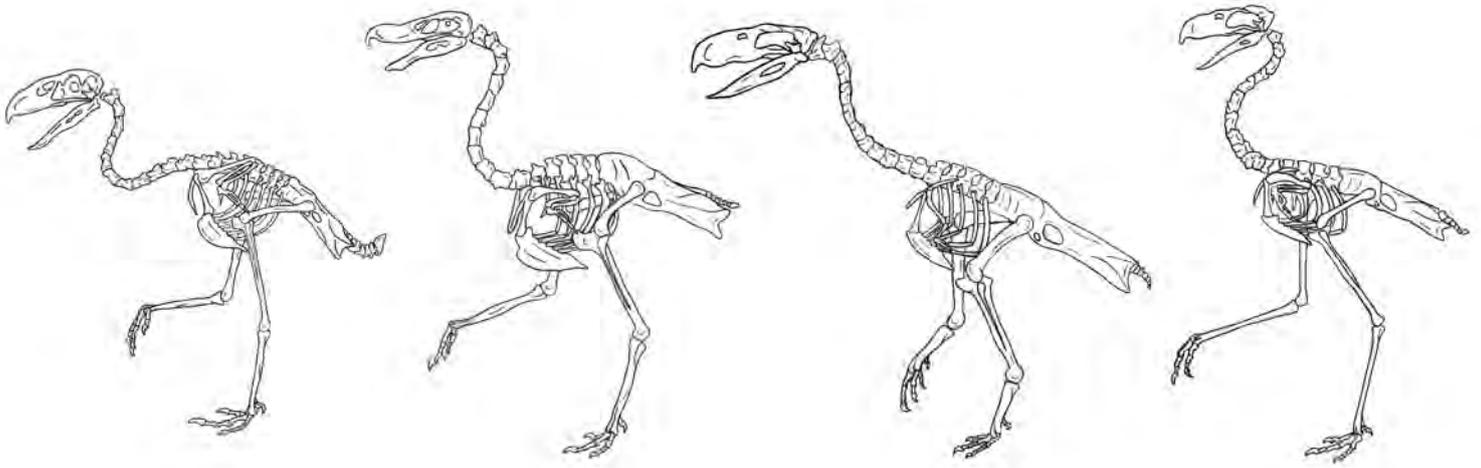
“*Andalgalornis deautieri*” MACN PV, fémur derecho (holotipo).

“*Onactornis mendocinus*” MACN PV 6830, fémur derecho (holotipo).

“*Aucornis solidus*” MACN A-11052, falange pedal 1-II (holotipo).

ÍNDICE

Resumen/Abstract	4
Introducción	5
Materiales y Métodos	7
Resultados	8
Notogruas	8
Cariamae	14
Carioidea	19
Cariidae	22
Phororhacoidea	23
Psilopteridae	31
Psilopterinae	36
Phorusrhacidae	43
Phorusrhacinae	47
Physornithini	49
Phorusrhacinae <i>incertae sedis</i>	55
Phorusrhacidae <i>incertae sedis</i>	56
Aves alguna vez incluidas dentro de Phororhacoidea	58
Discusión	61
Conclusiones	63
Agradecimientos	63
Bibliografía	65
Clasificación de las aves fororracoideas según autores previos	71
Apéndice I. Listado de Caracteres	73
Apéndice II. Matriz básica de datos	76
Apéndice III. Material examinado	78



En el presente trabajo se efectúa una revisión sistemática de las aves fororracoideas y se propone por primera vez una filogenia cladística para los Phororhacoidea y grupos relacionados. Se acuña el nuevo nombre Notogrues para el clado que incluye entre otros taxones a *Psophia*, *Cariamidae* y Phororhacoidea. Dentro de los Notogrues se observa una paulatina tendencia hacia la pérdida del vuelo y la carnivoría. Se excluyen de los fororracoideos a los géneros *Brontornis*, *Cunampaia*, *Smiliornis*, *Riacama*, *Lophiornis* y *Paleopsilopterus*. Con la exclusión de este último (Paleoceno de Brasil) se restringe el biocrón de los Phororhacoidea al Eoceno-Pleistoceno. Se concluye que el grupo-hermano de los Phororhacoidea lo constituye el género extinto norteamericano *Bathornis*. Dentro de los fororracoideos se observa una principal dicotomía basal que separa los clados Psilopteridae y Phorusrhacidae. Dentro de los primeros se incluye a *Hermosiornis* y los Psilopterinae (*Psilopterus* + *Procarriama*). En los Phorusrhacidae se presenta la siguiente secuencia filogenética: (*Andrewsornis* (*Tolmodus* (*Andalgalornis* + Phorusrhacinae))). En consecuencia la “Subfamilia Tolmodinae” (i.e. *Andrewsornis* + *Andalgalornis* + *Tolmodus*) propuesta por autores previos resulta ser parafilética. Dentro de los Phorusrhacinae se ubican los géneros *Phorusrhacos*, *Titanis*, *Kelenken*, *Devincenzia*, *Physornis* y *Paraphysornis*. Estos dos últimos taxones se consideran aquí como grupos hermanos conformando la tribu Physornithini. Finalmente se analizan brevemente las posibles causas de la extinción de los Phororhacoidea.

