

PHORUSRHACIDAE PSILOPTERINAE (AVES) EN LA FORMACIÓN SARMIENTO DE LA LOCALIDAD DE GRAN HONDONADA (EOCENO SUPERIOR), PATAGONIA, ARGENTINA

Carolina ACOSTA HOSPITALECHE^{1,2} y *Claudia TAMBUSSI*^{1,3}

¹ CONICET. División Paleontología Vertebrados. Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/nro., 1900. La Plata, Argentina

² acostacaro@fcnym.unlp.edu.ar

³ tambussi@fcnym.unlp.edu.ar

Acosta Hospitaleche, C. & Tambussi, C. 2005. Phorusrhacidae Psilopterinae (Aves) en la Formación Sarmiento de la localidad de Gran Hondonada (Eoceno Superior), Patagonia, Argentina. [Phorusrhacidae Psilopterinae (Birds) in the Sarmiento Formation from the Gran Hondonada locality (Upper Eocene), Patagonia, Argentina.] *Revista Española de Paleontología*, **20** (2), 127-132. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

Two new isolated remains of phororhacoids birds were recently exhumed of sediments of the Sarmiento Formation of Mustersan age (Upper Eocene) in the Gran Hondonada locality, Chubut Province, Argentina. Both remains, an ungueal phalanx of the second left digit (MEF PV- 1721) and a left tarsometatarsus without their distal end (MEF PV- 1722) were assigned to Phorusrhacidae Psilopterinae. These were predator birds of medium size and little capacity of flight, that would have occupied the highest levels of the trophic chains, and suggesting also the presence of open areas with poorly wooded regions.

Key words: Aves, Phorusrhacidae, Psilopterinae, Sarmiento Formation, Mustersan, Upper Eocene, Argentina.

RESUMEN

Dos restos aislados de aves fororracoideas fueron recientemente exhumados de los sedimentos de la Formación Sarmiento de edad Mustersense (Eoceno Superior) en la localidad fosilífera de Gran Hondonada en la provincia de Chubut, Argentina. Ambos restos, una falange ungueal del segundo dígito izquierdo (MEF PV-1721) y un tarsometatarso derecho sin su extremo distal (MEF PV-1722) son asignados a Phorusrhacidae Psilopterinae. Corresponden a aves depredadoras de mediano porte y escasa capacidad de vuelo, que habrían ocupado los niveles superiores de las cadenas tróficas y que sugieren la presencia de biomas abiertos con escasas áreas boscosas.

Palabras clave: Aves, Phorusrhacidae, Psilopterinae, Formación Sarmiento, Mustersense, Eoceno Superior, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Los fororracos constituyen un grupo extinguido de aves principalmente sudamericanas más relacionadas con las actuales seriemas, chuñas o cariamas (*Cariama* Brisson, 1760 y *Chunga* Hartlaub, 1860, Gruiformes) que con cualquier otro grupo de aves vivientes. Eran aves terrestres con escasa o nula capacidad de vuelo, que habrían ocupado los más altos niveles en las cadenas tróficas de los ecosistemas cenozoicos sudamericanos. Su rango de altura habría variado entre 50 cm hasta más comúnmente,

los 180 o 200 cm y sus masas se han estimado entre los 30 y 400 kg (Tambussi, 1997), indudablemente, en términos de medidas avianas, fue un grupo de aves gigantes. Registradas desde el Paleoceno Tardío al Pleistoceno Tardío (Tambussi & Noriega, 1996) en las últimas décadas se han recuperado sus restos en sedimentos terciarios de Antártida, Europa y América del Norte y cuyo estudio ha brindado interesantes datos en cuanto a su historia paleobiogeográfica (Tambussi & Noriega 1996).

Numerosos especímenes, aunque en su mayoría fragmentarios y aislados, fueron usados para nominar diversas

especies que fueron ubicadas en distintos y muy poco consensuados esquemas sistemáticos. Por mencionar algunos (Patterson & Kraglievich, 1960) distinguen a los Cariamoidea y a los Phororhacoidea con las familias Psilopteridae (Psilopterinae y Hermosiorornithinae) y Phororhacidae (Phororhacinae y Tolmodinae); Brodkorb (1967) en su catálogo de aves fósiles, reconoce la familia Phorusrhacidae en la cual incluye a los Brontornithinae, Palaeociconiinae y Phorusrhacinae y la familia Cariamidae en la cual incluye a los Psilopterinae y a los Cariaminae (con los géneros vivientes *Chunga* y *Cariama*).

Los dos esquemas más recientes que contemplan a estas aves son los propuestos por Mourer-Chauviré (1981) quien reconoce seis subfamilias dentro de los Cariamae Phorusrhacidae (Brontornithinae, Paleociconiinae, Phorusrhacinae, Psilopterinae, Prophororhacinae y Ameghinornithinae, siendo el último el único taxa registrado en Europa) y por Alvarenga (1999) y Alvarenga & Höfling (2003) quienes siguiendo básicamente a la investigadora francesa, reconocen a las subfamilias Brontornithinae, Phorusrhacinae,

Patagornithinae (= Paleociconiinae de Mourer-Chauviré, 1981), Psilopterinae y Mesembriornithinae (=Hermosiorornithinae, = Prophororhacinae).

Los Psilopterinae son los Phorusrhacidae más generalizados y de más amplio biocrón (Paleoceno medio-Plioceno tardío) y registrados exclusivamente en América del Sur. Son frecuentes en sedimentos terciarios de Patagonia (Tabla 1) especialmente en los postmiocenos, mientras que en sedimentos más antiguos, su registro es más acotado. *Paleopsilopterus itaboraiensis* Alvarenga, 1985 del Paleoceno medio de Brasil (cuenca de Itaborai) (Alvarenga, 1985), restos fragmentarios asignables a Psilopterinae indet. del Casamayorensis (Eoceno temprano), *Procarriama simplex* del Plioceno medio y cuatro especies de *Psilopterus* (*P. bachmani* (Moreno & Mercerat, 1891), *P. affinis* (Ameghino, 1899), *P. lemoinei* (Moreno & Mercerat, 1891) y *P. colzecus* Tonni & Tambussi, 1988) del Oligoceno tardío a Mioceno tardío-temprano de Argentina (Tonni & Tambussi, 1986; Tambussi & Noriega, 1996) son los únicos representantes premiocénicos.

| Psilopterinae | Edad | Unidad y Localidad | Referencia |
|---------------------------------------|---|---|--------------------------|
| <i>Paleopsilopterus itaboraiensis</i> | Itaboraiense, Paleoceno medio | Itaboraí, Brasil. | Alvarenga, 1985 |
| Psilopterinae indet. | Casamayorensis, Eoceno temprano | Formación Casamayor, provincia de Chubut. | Tambussi & Noriega, 1996 |
| Psilopterinae indet. | Mustersense, Eoceno medio | Formación Sarmiento, Gran Hondonada, provincia de Chubut. | Este trabajo |
| <i>Psilopterus affinis</i> | Deseadense, Oligoceno medio-tardío | Cabeza Blanca, provincia de Chubut. | Ameghino, 1899 |
| <i>Psilopterus bachmani</i> | Santacruzense, Mioceno temprano-medio | Lago Pueyrredón, Monte Observación, La Cueva, provincia de Santa Cruz. | Moreno & Mercerat, 1891 |
| <i>Psilopterus lemoinei</i> | Santacruzense, Mioceno temprano-medio | Killik Aike, M.Obsevación Take Harvey, La Cueva, Corriegen Kak, Tagua Quemada, provincia de Santa Cruz. | Moreno & Mercerat, 1891 |
| <i>Psilopterus colzecus</i> | Chasiquense, Mioceno tardío | Arroyo Chasicó, provincia de Buenos Aires. | Tonni & Tambussi, 1988 |
| <i>Procarriama simplex</i> | Huayqueriense, Mioceno tardío-Plioceno temprano | Andalgalá, Corral Quemado, provincia de Catamarca. | Rovereto, 1914 |
| Psilopterinae indet. | Chapadmalalense, Plioceno tardío | Miramar, Provincia de Buenos Aires. | Tambussi, 1989 |

Tabla 1. Registros de Phorusrhacidae Psilopterinae
Phorusrhacidae Psilopterinae records.

Recientemente, el descubrimiento de dos elementos postcraneales aislados en afloramientos de la Formación Sarmiento, localidad fosilífera de Gran Hondonada (S 44°21'10", O 69°46'05"), provincia de Chubut, Argentina (Fig. 1), confirma la presencia de psilopterinos en el Eoceno Superior (Mustersense) de Patagonia.

Uno de ellos, una falange ungueal, correspondería a un Psilopterinae de mayor porte que *Psilopterus colzecus* Tonni & Tambussi, 1988, mientras que el otro, un tarsometatarso, lo atribuimos a *Paleopsilopterus* sp.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales de comparación analizados pertenecen a las colecciones del Museo de La Plata: *Psilopterus communis* Moreno & Mercerat, 1891, MLP 20-186 (tarsometatarso); *P. australis* Moreno & Mercerat, 1891, MLP 20-188 (tarsometatarso); *P. intermedius* Moreno & Mercerat, 1891, MLP 20-190; *P. colzecus* Tonni & Tambussi, 1988, MLP 76-VI-12-2 (tarsometatarso y falange ungueal); y del Museo Argentino de Ciencias Naturales: *P. affinis* (Ameghino, 1899), MACN 12184 (tarsometatarso); *Procarriama simplex* Rovereto, 1914, MACN 8275 (falange

ungueal), MACN 6939 (tarsometatarso); *Paleopsilopterus itaboraiensis* Alvarenga, 1985, MACN 19170 (tarsometatarso). Los nuevos restos aquí descritos fueron colectados por personal del Museo Egidio Feruglio (MEF) en cuyas colecciones se encuentran depositados.

Las descripciones osteológicas siguen la nomenclatura de (Baumel & Witmer, 1993) y el criterio sistemático adoptado corresponde al de Alvarenga & Höfling (2003). Las medidas fueron tomadas con calibre Vernier.

EL ÁREA DE REGISTRO

Los estratos de la Formación Sarmiento (Mazzoni, 1985; Spalletti & Mazzoni, 1979) o Grupo Sarmiento (Simpson, 1941; Andreis, 1977; Pascual & Odreman Rivas, 1971, 1973; Spalletti & Mazzoni, 1977) están constituidos fundamentalmente por tobas originadas en fenómenos volcánicos acontecidos durante el lapso Eoceno-Mioceno.

En sus depósitos son frecuentes los restos de mamíferos terrestres a partir de los cuales se identificaron las edades mamíferos Casamayorensis, Mustersense, Deseadense y Colhuehuapense (Pascual *et al.*, 1996, 2002).



Figura 1. Mapa de ubicación.
Location map.

El Mustersense (Eoceno Superior) se reconoce en los sedimentos de las localidades patagónicas de Gran Barranca, Cerro Blanco, Cerro del Humo, Laguna del Mate y Gran Hondonada (Andreis, 1977; Odreman Rivas, 1978). De la localidad fosilífera de Gran Hondonada, en el Departamento de Tehuelches, provincia de Chubut (44° 20' 49" S, 69° 46' 57" O), fueron exhumados los restos de aves que son estudiados en este trabajo.

Desde el punto de vista paleoambiental, la fauna documentada en el Mustersense, compuesta por reptiles, aves y mamíferos, permite inferir una tendencia ambiental hacia el incremento relativo de áreas abiertas en detrimento de los bosques; aún dentro de un marco climático cálido y húmedo, con condiciones más frías y secas que las inferidas para el NO de la Argentina (Pascual *et al.*, 1996; Cladera *et al.*, 2004). En particular, la fauna de mamíferos, la más estudiada hasta el momento, se encuentra dominada por Notoungulata y Cingulata y desde el punto de vista trófico predominan las especies ramoneadoras, seguidas por los omnívoros, los *mixed-feeders* y las formas pastadoras (Cladera *et al.*, 2004).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden GRUIFORMES Reichenbach, 1852

Suborden CARIAMAE Fürbringer, 1888

Familia **Phorusrhacidae** Ameghino, 1889

Subfamilia **Psilopterinae** Dolgopol de Sáez, 1927

Psilopterinae sp. indet.

Fig. 2

Localidad: Formación Sarmiento, localidad fosilífera de Gran Hondonada (44°21'10" S, 69°46'05" O), provincia de Chubut, Argentina (Fig. 1) de edad Mustersense, Eoceno Superior (Kay *et al.*, 1999).

Ejemplar 1

Fragmento proximal de tarsometatarso derecho (MPEF-PV 1722) (Fig. 2A).

Medidas: Ancho transverso máximo de la epífisis proximal *circa* 2,15 cm; ancho anteroposterior mayor 1,64 cm.

Comentarios: El material es asignado a un Psilopterinae por la combinación de los siguientes caracteres: *cotyla medialis* y *lateralis* profundamente excavadas, *eminencia intercotylaris* elevada y suavemente redondeada, *hypotarsi* proyectado formando un triángulo, con su superficie apenas marcada por surcos, *facies cranialis* cóncava proximalmente, pero disminuyendo hacia el extremo distal, *foramina vascularia proximalia* abiertas dorsalmente dentro de una profunda depresión central proximalmente a la *tuberositas muscoli tibialis cranialis*.

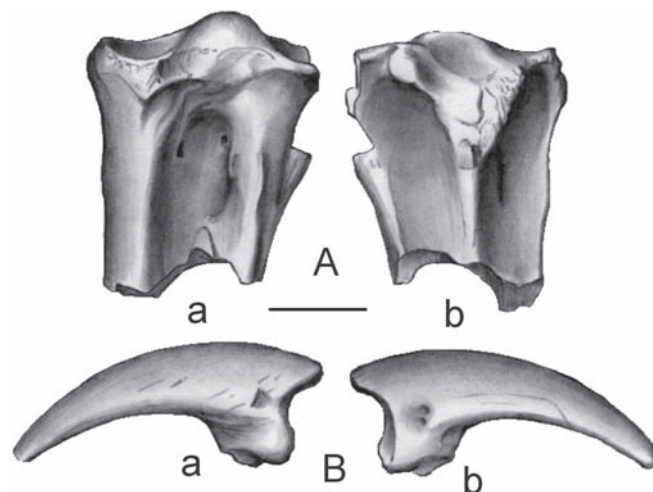


Figura 2. A, Psilopterinae: MPEF-PV 1722, fragmento proximal de tarsometatarso derecho; **a**, vista dorsal; **b**, vista plantar. B, Psilopterinae: MPEF-PV 1721, falange ungueal del segundo dígito izquierdo; **a**, vista lateral; **b**, vista medial. Escala = 1 cm.

A, *Psilopterinae*: MPEF-PV 1722, proximal fragment of right tarsometatarsus; **a**, dorsal view; **b**, plantar view. B, *Psilopterinae*: MPEF-PV 1721, ungual phalanx of the second left digit; **a**, lateral view; **b**, medial view. Scale bar = 1 cm.

Recuerda en su morfología y tamaño al de *Paleopsilopterus itaboraiensis* Alvarenga, 1985, pero en el MPEF-PV 1722 la *eminencia intercotylaris* presenta un desarrollo menor. Esto mismo, sumado a la diferencia de altura en la disposición de los *foramina vascularia proximalia* y a la mayor amplitud del *sulcus extensorius* lo distingue de *Procarriama* Rovereto, 1914 y *Psilopterus* Moreno & Mercerat, 1891.

Ejemplar 2

Falange ungueal del segundo dígito izquierdo (MPEF-PV 1721) (Fig. 2B).

Medidas: Largo desde la base al ápice 2,52 cm; ancho mayor 0,91 cm.

Comentarios: La apófisis ventral es alargada y no se proyecta distalmente. En este aspecto se distingue claramente de las falanges ungueales que poseen muchos Falconiformes y Strigiformes en los cuales la apófisis es redondeada y con extensión distal muy marcada. Además, se diferencian en la morfología de la apófisis ventral (facies plantar) y el surco lateral y en el ángulo que forma la apófisis ventral con la superficie plantar que es obtuso. Estos caracteres permiten asignar este material a un Psilopterinae probablemente de mayor porte que *Psilopterus colzecus* Tonni & Tambussi, 1988.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El conocimiento actual de las aves de Edad Mustersense es mínimo fundamentalmente debido a la escasez de restos recuperados en sedimentos de esta antigüedad (Tambussi & Noriega, 1996). Es ésta una de las razones por las cuales reviste importancia el estudio de las aves que se incluyen en el presente trabajo. Adicionalmente y aunque los psilopterinos de Gran Hondonada no aportan nuevas herramientas para esclarecer el origen y las relaciones filogenéticas de los fororacos, contribuyen notablemente a la reconstrucción ambiental del Mustersense patagónico y a la interpretación de la dinámica de los ecosistemas eocenos.

Dejando momentáneamente de lado las controvertidas posiciones sistemáticas y filogenéticas de los fororacos, pueden realizarse algunas consideraciones paleobiológicas de las aves de Gran Hondonada siguiendo la clasificación no taxonómica de Tambussi (1997). Según ésta, pueden establecerse dos grandes ecomorfos (grupos definidos no en términos filogenéticos sino de comportamiento inferido): el de las depredadoras cursoriales con escasa o nula capacidad de vuelo y el de las grandes carroñeras graviportales. Al primero pertenecen los fororacos de pequeño a gran tamaño (Phorusrhacinae, Palaeociconiinae, Psilopterinae y Hermosiornithinae) y al segundo, los gigantes Brontornithinae, estos últimos de masas estimadas de 350 kg. Ambos restos de Gran Hondonada pertenecerían al primer ecomorfo y a juzgar por las formas fósiles (Phorusrhacidae) y actuales (Cariamidae) más relacionadas, corresponderían a aves carnívoras de pequeño tamaño con capacidad de vuelo restringida.

El patrón de los dígitos de los psilopterinos conocidos (i.e. *Psilopterus colzecus* Tonni & Tambussi, 1988) es anisodáctilo, lo cual significa que los dedos 2, 3 y 4 se disponen hacia delante y el dedo 1 hacia atrás. Este arreglo óseo, que comparten con los Falconidae, sumado fundamentalmente a la morfología de las falanges (curvatura marcada y fuerte base plantar) habría ofrecido una amplia superficie de prensión aunque menor a la de la disposición zigodactila de los Strigiformes (Ward *et al.*, 2002).

Si bien el registro previamente conocido de los psilopterinos abarca el intervalo Paleoceno Medio- Plioceno (Tambussi, 1989; Tambussi & Noriega, 1996), los nuevos restos aquí descriptos constituyen las primeras evidencias fácticas de la presencia de estas aves en sedimentos de edad Mustersense.

Los mamíferos registrados hasta el momento en Gran Hondonada corresponden a formas no-carnívoras, principalmente ramoneadoras y secundariamente omnívoras, herbívoras y pastadoras (Cladera *et al.*, 2004). Por su parte, los psilopterinos aquí descriptos corresponden a formas carnívoras depredadoras, posiblemente con hábitos similares a las seriemas o chuñas vivientes, con las que se encuentran estrechamente relacionadas (Andrews,

1899; Sinclair & Farr, 1932; Tambussi & Noriega, 1996) y por lo tanto, habrían ocupado los niveles superiores de las cadenas tróficas.

Desde un punto de vista ambiental, estas aves sugieren la presencia de ambientes abiertos o a lo sumo con parches boscosos (Tambussi & Noriega, 1996). Esto es congruente con lo que indican los hallazgos previos de otros vertebrados, por ejemplo, los mamíferos. Asimismo, los mamíferos dominantes de las asociaciones mustersenses evidencian una tendencia hacia el incremento de los ambientes abiertos respecto al de las áreas boscosas (Cladera *et al.*, 2004) y con predominio de gramíneas

AGRADECIMIENTOS

Las autoras desean agradecer al MEF por permitir el estudio de los materiales bajo su custodia; a Edgardo Ortiz Jaureguizar y Eduardo Ruigomez por los datos aportados sobre la zona de registro. Jorge González confeccionó las ilustraciones sobre los materiales. A Aníbal Camperi por los datos aportados. A los árbitros, Herculano Alvarenga y Antonio Sánchez Marco por sus comentarios.

BIBLIOGRAFÍA

- Alvarenga, H. 1985. Un novo Psilopteridae (Aves: Gruiformes) dos sedimentos terciários de Itaboraí, Brasil. In: *VIII Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Rio de Janeiro, Brasil 1983. NME-DNPM Serie Geologia, **27**, Paleontología-Estratigrafía, **2**, 17-20.
- Alvarenga, H. 1999. *Revisão sistemática das aves Phorusrhacidae, Universidade de São Paulo, São Paulo*. Tesis Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, 111 pp. (inédita).
- Alvarenga, H. & Höfling, E. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). *Papéis avulsos de Zoologia, São Paulo*, **43**, 55-91.
- Ameghino, F. 1899. Sinopsis geológica-paleontológica. Suplemento (Adiciones y correcciones). La Plata, 13 pp.
- Andreis, R. R. 1977. Geología del área de Cañadón Hondo, Departamento Escalante, Provincia del Chubut, República Argentina. *Obra del Centenario del Museo de La Plata*, **4**, 77-102.
- Andrews, C. W. 1899. On the extinct birds of Patagonia. I. The skull and skeleton of *Phororhacos inflatus* Ameghino. *Transactions Zoological Society of London*, **15**, 55-86.
- Baumel, J. & Witmer, L. M. 1993. Osteologia. In: *Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium* (Eds. J. Baumel, A. King, J. Brezile, H. Evans & J. Vanden Berge). Publications of the Nuttall Ornithological Club, Massachusetts, **23**, 45-132.
- Brisson, M. J. 1760. *Ornithologie ou méthode contenant la Division des oiseaux en Ordres, Sectiones, Genres, Espèces & leurs Variétés*. Chez Bauche, Paris, 516 pp.
- Brodkorb, P. 1967. Catalogue of fossil birds 3. (Ralliformes,

- Ichthyornithiformes, Charadriiformes). *Bulletin of the Florida State Museum (Biological Sciences)*, **2**, 99-220.
- Cladera, G., Ruigómez, E., Ortíz Jaureguizar, E., Bond, M. & López, G. 2004. Tafonomía y Paleoecología de la Gran Hondonada (Formación Sarmiento, Edad Mamífero Mustersense, Eoceno Tardío), Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, **41**, 315-330.
- Hartlaub, G. 1860. On a new form of Grallatorial bird nearly allied to the Cariama (*Dicholophus cristatus*). *Proceedings of the Committee of Science and Correspondence of the Zoological Society of London*, **28**, 334-336.
- Kay, R. F., Madden, R. H., Vucetich, M. G., Carlini, A. A., Masón, M. M., Re, G. H., Heizler, M. & Sandeman, H. 1999. Revised geochronology of the Casamayoran South American Land-Mammal Age: climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **96**, 13235-13240.
- Mazzoni, M. 1985. La Formación Sarmiento y el vulcanismo paleógeno. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **40**, 60-68.
- Moreno, F. & Mercerat, A., 1891. Catálogo de los pájaros fósiles de la República Argentina conservados en el Museo de La Plata. *Anales Museo de La Plata, Paleontología Argentina*, **1**, 7-71.
- Mourer-Chauviré, C. 1981. Première indication de la présence de phorusrhacids, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans le Tertiaire européen: *Ameghinornis* nov. gen. (Aves, Ralliformes) des phosphorites du Quercy, France. *Geobios*, **14**, 637-647.
- Odreman Rivas, O. 1978. Sobre la presencia de un Polydolopidae (Mammalia, Marsupialia) en capas de edad mustersense (Eoceno Medio) de Patagonia. *Obra del Centenario del Museo de La Plata*, **5**, 29-38.
- Pascual, R. & Odreman Rivas, O. 1971. Evolución de las comunidades de vertebrados del Terciario Argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana*, **8**, 372-412.
- Pascual, R. & Odreman Rivas, O. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadores de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. *V Congreso Geológico Argentino*, 165-193.
- Pascual, R., Ortíz Jaureguizar, E. & Prado, J. 1996. Land mammals paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. In: *Contributions of southern South America to vertebrate paleontology* (Ed. G. Arratia). *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen*, Munich, 265-319.
- Pascual, R., Carlini, A., Bond, M. & Goin, F. 2002. Mamíferos cenozoicos. In: *Geología y recursos naturales de Santa Cruz* (Ed. M.J. Haller). Relatorio del XV Congreso Geológico Argentino, Buenos Aires, 533-544.
- Patterson, B. & Kraglievich, J. 1960. Sistemática y nomenclatura de las aves fororracoideas del Plioceno argentino. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata*, **1**, 1-52.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, **25**, 1-247.
- Simpson, G. G. 1941. The Eocene of Patagonia. *American Museum Novitates*, **1120**, 1-15.
- Sinclair, W. J. & Farr, M. S. 1932. Aves of the Santa Cruz beds. Part II. *Reports Princeton University Expedition Patagonia*, **7**, 157-191.
- Spalletti, L. A. & Mazzoni, M. 1977. Estratigrafía de la Formación Sarmiento en un perfil ubicado en el Sudeste del Lago Colhué Huapí, provincia del Chubut. *Obra del Centenario del Museo de La Plata*, **4**, 261-283.
- Spalletti, L. A. & Mazzoni, M. 1979. Estratigrafía de la Formación Sarmiento en la Barranca Sur del Lago Colhué Huapí, provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **34**, 271-281.
- Tambussi, C. 1989. *Las aves del Plioceno tardío-Pleistoceno temprano de la provincia de Buenos Aires*. Tesis N° 529, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 378 pp. (inédita).
- Tambussi, C. 1997. Algunos aspectos biomecánicos de la locomoción de los fororracos (Aves, Gruiformes). *Ameghiniana*, **34**, 541.
- Tambussi, C. & Noriega, J. I. 1996. Summary of the Avian Fossil Record from Southern South America. In: *Contributions of southern South America to vertebrate paleontology* (Ed. G. Arratia). *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen*, Munich, 245-264.
- Tonni, E. P. & Tambussi, C. 1986. Las aves del Cenozoico de la República Argentina. In: *Simposio «Evolución de los Vertebrados Cenozoicos», IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza*, Actas **4**, 131-142.
- Tonni, E. P. & Tambussi, C. 1988. Un nuevo Psilopterinae (Aves : Ralliformes) del Mioceno tardío de la provincia de Buenos Aires, República Argentina. *Ameghiniana*, **25**, 155-160.
- Ward, A. Weigi, P. & Conroy, R. 2002. Functional morphology of raptor hindlimb: implications for resource partitioning. *The Auk*, **119**, 1502-1063.

Manuscrito recibido: 16 de Octubre, 2004

Manuscrito aceptado: 25 de Mayo, 2005