

La posición sistemática de *Hermosiornis* (Aves, Phororhacoidea) y sus implicancias filogenéticas

Federico L. AGNOLIN^{1,2}

¹Fundación de Historia Natural “Félix de Azara”, Departamento de Ciencias Naturales y Antropología, CEBBAD Universidad Maimónides, Hidalgo 775 7° piso (1405BDB) Buenos Aires, Argentina. ²Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Av. Angel Gallardo 470 (1405) Buenos Aires, Argentina. fedeagnolin@yahoo.com.ar

Abstract: The systematic position of *Hermosiornis* (Aves, Phororhacoidea) and its phylogenetic implications. In the present contribution, the phylogenetic relationships of *Hermosiornis* within the Phororhacoidea are re-evaluated. This taxon is here considered as the sister-group of the clade Phorusrhacidae, on the basis of unambiguous synapomorphies including very short forearm, III metatarsal trochlea subrectangular in contour, and several features of the carpometacarpus. The new clade *Hermosiornis* + Phorusrhacidae is here termed as Neorhaci nov. The increment in body size, the extreme reduction of the forelimbs and its consequent flightless capabilities, as well as the deep elongation of hindlimbs may be features acquired at the base of Neorhaci. Moreover, a detailed analysis of the synapomorphies previously employed in order to ally *Hermosiornis* with Psilopteridae, are here considered as plesiomorphic for Phororhacoidea. Moreover, several aspects regarding phororhacoid nomenclature, previous phylogenetic analysis, and some details of the anatomy of *Hermosiornis* are analyzed. Finally, several putative post-Pliocene records of Phororhacoidea are criticized, and are considered dubious, at least. In this way, the biochron of Phororhacoidea is considered as Lower Eocene-Pliocene.

Key words: Phororhacoidea, *Hermosiornis*, Pliocene, Argentina.

Resumen: En el presente trabajo se revisan las relaciones filogenéticas del género *Hermosiornis* dentro de las aves Phororhacoidea. Este taxón es aquí considerado como el grupo hermano del clado de los Phorusrhacidae, sobre la base de sinapomorfias no ambiguas que incluyen un antebrazo extremadamente corto, tróclea metatarsal III de contorno subrectangular, y caracteres específicos del carpometacarpo. La agrupación *Hermosiornis* + Phorusrhacidae es aquí denominada como Neorhaci nov. El incremento de la masa corporal, la notable reducción de los miembros anteriores y la concomitante pérdida de vuelo, así como la pronunciada elongación de las extremidades posteriores, adaptadas en gran medida para la carrera, habrían sido caracteres adquiridos en el ancestro común de los Neorhaci. Más aún, un análisis en detalle de los caracteres previos utilizados como exclusivamente compartidos por *Hermosiornis* y los Phororhacoidea plesiomórficos de la familia Psilopteridae, son aquí considerados como plesiomorfías para Phororhacoidea. Asimismo se analizan brevemente aspectos acerca de la nomenclatura taxonómica de los Phororhacoidea, análisis filogenéticos previos, y algunos detalles de la anatomía de *Hermosiornis*. Finalmente, se revisan los registros post-Pliocénicos de Phororhacoidea, los cuales son aquí considerados dudosos. De este modo el biocrón de los fororracoidea es aquí considerado como Eoceno Inferior-Plioceno.

Palabras clave: Phororhacoidea, *Hermosiornis*, Plioceno, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Las aves Phororhacoidea forman parte de un gran clado de aves Gruiformes de distribución eminentemente austral, denominado como Notogrues (Agnolin, 2009). Desde su reconocimiento original, los fororracoideos han sido considerados como aves carnívoras de gran porte, hábitos cursoriales y capacidad de vuelo reducida

o nula (Ameghino, 1895; Alvarenga & Hofling, 2003). Los Phororhacoidea presentan una distribución geográfica principalmente restringida a Sudamérica, con registros aislados en el Plioceno de América del Norte (Alvarenga & Hofling, 2003; Agnolin, 2009) y el Eoceno de Algeria, África (Mourer Chauviré *et al.*, 2011). Estas aves exhiben un biocrón que abarca desde el Eoceno temprano al Plioceno Inferior-Medio, con posi-

bles registros para el Pleistoceno Superior (véase Agnolin, 2009 contra Alvarenga *et al.*, 2011; este trabajo), contándose aproximadamente una veintena de taxones válidos (Alvarenga & Hofling, 2003; Agnolin, 2009).

Dentro de los Phororhacoidea, el género *Hermosiornis* ha sido considerado usualmente como un miembro relativamente plesiomórfico en el grupo, estando cercanamente emparentado a especies relativamente pequeñas y que retienen una moderada capacidad de vuelo (Patterson & Kraglievich, 1960; Tonni & Tambussi, 1988). *Hermosiornis* incluye unas dos especies de aves de gran tamaño (1,7 metros a la altura de la cabeza; Alvarenga & Hofling, 2003), con una extrema adaptación hacia la carrera, con miembros posteriores extremadamente elongados y extremidades anteriores notablemente reducidas, con los elementos de la cintura pectoral fusionados entre sí (Alvarenga & Hofling, 2003).

El género *Hermosiornis* ha sido generalmente considerado como emparentado a los Psilopteridae por la gran mayoría de los autores (Patterson & Kraglievich, 1960; Brodkorb, 1967; Tonni, 1980; Noriega & Tambussi, 1996; Agnolin, 2009); sin embargo, Kraglievich (1932) sugiere una mayor cercanía entre *Hermosiornis* y los fororracoideos Phorusrhacidae, un criterio que no ha sido seguido por autores posteriores. Más recientemente, Alvarenga & Hofling (2003) consideran a *Hermosiornis* dentro de su propia subfamilia (Mesembriornithinae) y no lo relacionan cercanamente a ninguna otra agrupación dentro de los Phorusrhacidae. Finalmente, Alvarenga *et al.* (2011) en un análisis filogenético han propuesto a *Hermosiornis* como el ave Phororhacoidea más basal.

El objetivo de la presente contribución es el de reevaluar la posición taxonómica de *Hermosiornis* y discutir los caracteres empleados por diferentes autores para sustentar las relaciones filogenéticas propuestas previamente para este taxón.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se confeccionó una matriz básica de datos, compuesta por 26 taxones y 110 caracteres (Apéndice I). El análisis filogenético se llevó a cabo bajo TNT (Goloboff *et al.*, 2008) mediante un análisis heurístico, con un máximo de árboles a obtener de 10000 y un número de replicaciones de 100. La estrategia de búsqueda utilizada ha sido TBR + TBR (mult*max*). Se obtuvieron 13 árboles más parsimoniosos de una longitud de 126 pasos. El consenso estricto de dicho resul-

tado brindó un único árbol de una longitud de 128 pasos, un Índice de Consistencia de 85 y un Índice de Retención de 95 (Fig. 1).

Los caracteres 1 a 100 siguen las definiciones efectuadas por Agnolin (2009), los caracteres 101 a 110 han sido agregados de trabajos recientemente publicados e información inédita. El carácter 61 ha sido modificado de Agnolin (2009). Asimismo, se han modificado diversas codificaciones en distintos taxones, las cuales son detalladas en el Apéndice II.

El árbol de consenso resultante es muy semejante a aquel propuesto por Agnolin (2009), con algunas excepciones. En el nuevo análisis, el grupo de los Cariamoidea carece de resolución interna, existiendo una politomía basal que incluye a *Idiornis*, *Paracrax*, *Cariama* y *Chunga*. En contraposición con el presente análisis, Agnolin (2009) obtuvo un Cariamidae monofilético, compuesto por los géneros *Cariama* y *Chunga*. Asimismo, en el presente análisis los Gruoidea son obtenidos como politómicos en la base de Grues, conjuntamente con los Rallidae. Finalmente, las especies de *Hermosiornis* conforman un grupo monofilético bien separado de los Psilopteridae, constituyendo el grupo hermano de los Phorusrhacidae. Este último resultado es discutido en detalle a continuación, y consecuentemente, este novedoso resultado filogenético constituye la base del presente trabajo.

Nomenclatura utilizada en el presente trabajo

Patterson & Kraglievich (1960) propusieron una nomenclatura revisada acerca de la taxonomía de las aves fororracoideas. Dicho esquema nomenclatorial ha sido seguido por la mayor parte de los autores posteriores, con diferentes variantes (Brodkorb, 1963, 1967; Alvarenga, 1982, 1985; Tonni, 1980; Tonni & Tambussi, 1986; Mourer Chauviré, 1983; Tambussi, 1995; Tambussi & Noriega, 1996; Acosta Hospitaleche, 2002; Acosta Hospitaleche & Tambussi, 2005; Agnolin, 2006, 2007, 2009). Sin embargo, recientemente, Alvarenga & Hofling (2003) propusieron un nuevo sistema nomenclatorial, el cual fue seguido por autores recientes (Noriega & Agnolin, 2008; Mayr, 2009; Degrange *et al.*, 2010; Alvarenga *et al.*, 2010, 2011; Tambussi, 2011). En el presente trabajo se discuten en detalle algunos de los diferentes criterios nomenclatoriales en los cuales no existe un consenso claro entre los distintos autores.

Cariamae. Recientemente, Agnolin (2009) definió a los Cariamae como un clado “basado en las

y Mesembriornithinae, sin indicar relaciones de parentesco entre ninguna de ellas. El presente análisis (véase también Agnolin, 2009) establece distintas relaciones de parentesco entre los diversos clados, y consecuentemente se propone un arreglo filogenético que incluye diferentes jerarquías taxonómicas. En consecuencia, sobre la base de lo indicado más arriba, se prefiere utilizar en el presente trabajo las definiciones de Phororhacoidea brindadas por Patterson (1941) y Patterson & Kraglievich (1960) con las posteriores modificaciones efectuadas por Agnolin (2009).

Psilopteridae. Esta agrupación taxonómica fue empleada por Dolgopol de Sáez (1927) con la finalidad de incluir en ella al distintivo género *Psilopterus*. Posteriormente, Patterson & Kraglievich (1960) incluyeron dentro de ella a los Psilopterinae por un lado (incluyendo a los géneros *Psilopterus* y *Procariama*) y los Hermosiornithinae (representados únicamente por *Hermosiornis*) por otro. Sin embargo, en el presente análisis, la exclusión de *Hermosiornis* de los Psilopteridae resulta en una redundancia entre los términos Psilopteridae y Psilopterinae. En consecuencia, se considera aquí a Psilopterinae Patterson & Kraglievich, 1960 como sinónimo junior de Psilopteridae Dolgopol de Sáez, 1927.

Hermosiornis. Alvarenga & Hofling (2003) han propuesto revalidar el nombre genérico *Mesembriornis* Moreno, 1889 originalmente acuñado para la especie *M. milneedwardsi* Moreno, 1889. Sin embargo, Alvarenga & Hofling (2003) no presentan argumentos que permitan sustentar dicha revalidación. De hecho, Cabrera (en Patterson & Kraglievich, 1960) claramente indica que este nombre, cuando fue acuñado por Moreno (1889) debió ser declarado sin lugar a ninguna duda como un *nomen nudum*. Más aún, la especie tipo de *Mesembriornis* es *M. studeri* Moreno & Mercerat, 1891 (Kraglievich, 1931, Patterson & Kraglievich, 1960), procedente del Mioceno de Patagonia, y actualmente considerada como sinónimo de *Phorusrhacos longissimus* (Brodkorb, 1967; Tonni, 1980; Alvarenga & Hofling, 2003). En consecuencia, el nombre genérico *Mesembriornis* Moreno es un *nomen nudum*, y es actualmente considerado como sinónimo junior de *Phorusrhacos* (Brodkorb, 1967). De este modo, Rovereto (1914) establece para la especie "*M.*" *milneedwardsi* el nombre genérico de *Hermosiornis*. Posteriormente, Patterson & Kraglievich (1960; Alvarenga & Hofling, 2003; Alvarenga *et al.*, 2011) incluyen en el mismo género a la especie *H. incertus*. De este modo, si-

guiendo este criterio, en el presente trabajo se utiliza la denominación genérica *Hermosiornis* Rovereto, 1914, para incluir a las especies *H. milneedwardsi* (Moreno & Mercerat, 1891) y *H. incertus* (Rovereto, 1914) siguiendo en gran medida el esquema propuesto por Patterson & Kraglievich (1960).

Phorusrhacidae. Se sigue aquí el criterio de Phorusrhacidae *sensu stricto* establecido por Patterson & Kraglievich (1960; véase también Brodkorb, 1967), en el cual se incluyen los géneros distribuidos por Alvarenga & Hofling (2003) & Alvarenga *et al.* (2011) en las subfamilias Patagornithinae, Phorusrhacinae y Brontornithinae.

Tolmodus. *Tolmodus inflatus* Ameghino, 1891 fue descrito primeramente por este autor como un mamífero de características muy particulares, quien no se percató en esta primera instancia de su filiación aviana. Posteriormente, Ameghino (1895) fundamenta extensamente la filiación de *Tolmodus* a los Phororhacoidea. Moreno & Mercerat (1891) describen asimismo al género y especie *Patagornis marshi*, el cual fue incluido en la sinonimia de *Tolmodus* por autores posteriores (véase Brodkorb, 1967). Es así que *Tolmodus inflatus* fue revalidado por Kraglievich (1932), un criterio posteriormente sustentado por Patterson & Kraglievich (1960). En contraposición, Alvarenga & Hofling (2003) revalidaron los nombres Patagornithinae Mercerat, 1897 y *Patagornis marshi* Moreno & Mercerat, 1891 para referirse a dicha especie, debido a que el epíteto establecido por Moreno & Mercerat gozaba de prioridad temporal. Sin embargo, debido a que el nombre *Patagornis marshi* no fue utilizado por más de 100 años, se lo considera aquí como inválido siguiendo las disposiciones del ICZN (Agnolin, 2009). En consecuencia, el nombre disponible para la especie sería *Tolmodus inflatus*, tal como ha sido indicado primeramente por Kraglievich (1932).

Andalgalornis. El género *Andalgalornis* ha sido acuñado por Patterson & Kraglievich (1960) utilizando como especie tipo a *A. ferox* Patterson & Kraglievich, 1960, del Mioceno de Catamarca. Estos autores asignaron al mismo género, de manera provisoria, las especies *A. steulleti* y *A. deautieri*, ambas basadas en restos muy fragmentarios y poco informativos, consistentes en una falange pedal y un extremo distal de fémur incompleto, respectivamente (Kraglievich, 1931). Ambos taxones proceden del Mioceno de la Formación Ituzaingó, de la provincia de Entre Ríos, Argentina. Alvarenga

& Hofling (2003), han considerado a todas estas especies como sinónimas, y las han tratado bajo el epíteto específico de *Andalgalornis steulleti* (Kraglievich, 1931), un criterio seguido por Noriega & Agnolin (2008), Degrange *et al.* (2010), Tambussi (2011) y Alvarenga *et al.*, (2011). Sin embargo, el material holotípico de todas las especies referidas a *Andalgalornis* carece de elementos solapables entre sí, lo cual impide considerar a estas especies como sinónimos. En adición, *A. ferox* procede de una localidad distanciada por más de 800 kilómetros de la localidad que ha brindado a *A. steulleti* y *A. deautieri*, así como de una unidad estratigráfica diferente y dudosamente correlacionable con aquella de donde proceden estas últimas dos especies. Más aún, la especie *A. steulleti* se encuentra basada en una falange pedal I del dedo IV, carente de caracteres diagnósticos, lo cual obliga a considerar a dicha especie como un *nomen dubium* (Agnolin, 2009). De este modo, la combinación *Andalgalornis steulleti* es considerada como inválida, tal como fuera propuesta por Alvarenga & Hofling (2003). De este modo, es apropiado revalidar la especie *A. ferox*, tal como fuera propuesto por Agnolin (2009), cuyo holotipo se compone de un ejemplar diagnóstico compuesto por un cráneo completo, columna vertebral y cintura pélvica asociados.

Physornithini. Brontornithidae fue establecido por Moreno & Mercerat en 1891 para incluir a la especie *Brontornis burmeisteri*. Posteriormente, Ameghino (1895) incluye como cercanamente relacionado a dicho género al taxón *Physornis fortis*. Finalmente, Alvarenga (1993), considera a *Brontornis*, *Physornis*, y *Paraphysornis* como cercanamente relacionados entre sí, los cuales serán luego agrupados dentro de la subfamilia Brontornithinae (Alvarenga & Hofling, 2003). Sin embargo, la exclusión de *Brontornis* de los Phororhacoidea efectuada por Agnolin (2007) obligó a establecer un nuevo nombre para la agrupación que incluye a *Physornis* y *Paraphysornis*, la cual fue denominada como Physornithinae Agnolin, 2007. Posteriormente, Agnolin (2009) incluyó a los Physornithinae dentro de los Phorusrhacinae, bajo la nueva denominación de Physornithini.

Abreviaturas. MACN-Pv, Colección de Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

SISTEMÁTICA

Gruiformes Reichenbach, 1852

Notogrues Agnolin, 2009

Stereornithes Moreno & Mercerat, 1891

Cariamae Wetmore, 1930

Phororhacoidea Patterson 1941

Neorhaci nov.

Diagnosis. Aves Gruiformes diagnosticables sobre la base de las siguientes sinapomorfias: 1- longitud total ulna/radio menor que el 60% de la longitud total del húmero (caracter 61-1), 2- carpometacarpo con el proceso metacarpal I amplio, redondeado y protruyente (caracter 64-1), 3- carpometacarpo con el proceso extensor distalmente truncado (caracter 68-1), 4- margen distal del puente supratendinoso del extremo distal del tibiotarso oblicuo (caracter 75-1), 5- tróclea metatarsal III con los márgenes trocleaseas subparalelos entre sí (caracter 105-1).

Etimología. *Neo*, del griego nuevo; *rhacos*, del griego, andrajo.

Taxones incluidos. Phorusrhacidae, *Hermosiornis*.

Definición. Agrupación de aves fororracoideas que incluye a los taxones más cercanamente relacionados a *Kelenken* que a *Psilopterus*.

DISCUSIÓN

La posición sistemática de *Hermosiornis*

Tal como fuera indicado en la introducción, el género *Hermosiornis* ha sido considerado desde la revisión taxonómica efectuada por Patterson & Kraglievich (1960) como un género fuertemente anclado dentro de la familia Psilopteridae. Sin embargo, un análisis detallado acerca de las sinapomorfias que sustentan la agrupación *Hermosiornis* + Psilopterinae indica que dichos caracteres en su gran mayoría presentan una distribución más amplia que la propuesta, o no se encuentran efectivamente presentes en las especies del género *Hermosiornis*. A continuación se efectúa una revisión acerca de cada uno de los caracteres propuesto previamente como sinapomorfias de dicha agrupación taxonómica:

1. Fosas temporales anteroposteriormente comprimidas (Patterson & Kraglievich, 1960; caracter 14-1). Patterson & Kraglievich (1960) consideraron la presencia de fosas temporales de tamaño moderado como una característica

diagnóstica de Psilopteridae. Más aún, dichos autores indicaron que fosas temporales muy pequeñas y profundas caracterizarían a los Hermosiornithinae (= *Hermosiornis*). Agnolin (2009) discute el mismo carácter y considera la presencia de fosas temporales anteroposteriormente comprimidas como una sinapomorfía exhibida por los Psilopterinae y *Hermosiornis*. Dentro de *Hermosiornis*, el cráneo solo es conocido para la especie *H. milneedwardsi* (Moreon & Mercerat, 1891). En esta especie la fosa temporal se encuentra pobremente extendida y en vista dorsal su extensión anteroposterior es indistinguible de aquella exhibida por los Psilopteridae *Procariama* y *Psilopterus* (Sinclair & Farr, 1932; Patterson & Kraglievich, 1960). Por otro lado, una extensión de las fosas comparable a la observada en estos psiloptéridos es también exhibida por los Cariamae basales *Cariama*, *Chunga*, y *Bathornis* (Wetmore, 1944). De este modo, aquí se considera que la morfología de las fosas temporales se encuentra más ampliamente distribuida que lo supuesto con anterioridad, y no sería una característica única derivada compartida por Psilopterinae y *Hermosiornis*.

2. Narinas rodeadas anteriormente por una fosa premaxilar (carácter 6-1). Este carácter fue considerado por Agnolin (2009) como diagnóstico de los Psilopteridae. A este respecto es importante aclarar que en contraposición con lo indicado por dicho autor, la fosa ubicada en la porción anterior de las narinas se encuentra constituida mayormente por el hueso maxilar (= parte del rostro maxilar en Baumel & Witmer, 1993); en consecuencia esta estructura será aquí re-denominada como "fosa maxilar". Dicha fosa, sin embargo, presenta una distribución más amplia entre las aves fororracoideas que la propuesta por Agnolin (2009). En efecto, esta estructura se encuentra desarrollada como una región lisa ubicada en la región anteroventral de las narinas externas y delimitada anteriormente por una débil rugosidad ósea en diversos géneros de aves Phorusrhacidae, como ser *Tolmodus*, *Andalgalornis* y *Andrewsornis* (Andrews, 1899; Patterson, 1941). Dicha fosa existe también en el Phorusrhacidae *Kelenken*, aunque en este último taxón se encuentra pobremente desarrollada debido a la notable reducción en tamaño que han sufrido las narinas externas (Bertelli *et al.*, 2007). En consecuencia, la presencia de dicha fosa es aquí considerada como una sinapomorfía de los Phorusrhacidae.

3. Mandíbula con la fenestra mandibular dividida o subdividida por un tabique transversal (carácter 31-1). Este carácter ha sido utilizado por Patterson & Kraglievich (1960) como una sinapomorfía no ambigua exhibida por Psilopteridae y *Hermosiornis*. En *H. milneedwardsi* dicha fenestra se encuentra parcialmente subdividida debido a una saliencia ósea ventral a modo de lámina ((tratada como de origen dorsal (sic) por Agnolin, (2009). Este carácter aún podría permanecer como una posible sinapomorfía válida de Psilopteridae + *Hermosiornis*; sin embargo, en el presente análisis esta característica es considerado como una plesiomorfía para los Phorusrhacidae.

4. Tarsometatarso con procesos posteriores de las trócleas II y IV bien desarrollados (carácter 93-1). Tal como fuera indicado primeramente por Tonni & Tambussi (1988) los Psilopteridae presentan una gran cantidad de modificaciones en el extremo distal del tarsometatarso, en especial en lo que a los procesos posteriores de las trócleas II y IV respecta (véase Agnolin, 2009). Estos caracteres se encuentran ausentes en *Hermosiornis milneedwardsi* y *H. incertus*, en los cuales dichos procesos se encuentran muy débilmente desarrollados, de manera semejante a lo observado en los Phorusrhacidae *Devincenzia*, *Kelenken*, *Paraphysornis* y *Tolmodus* (Andrews, 1899; Alvarenga, 1982; Kraglievich, 1931, 1932; Bertelli *et al.*, 2007) (Fig. 2).

Así, del presente análisis, se desprende que los caracteres propuestos por autores previos como sinapomorfías que relacionarían a *Hermosiornis* con los Psilopteridae carecen de validez o se encuentran ampliamente distribuidos dentro de Phorusrhacidae.

Por otro lado, las especies que componen el género *Hermosiornis* son aquí consideradas como el grupo hermano de los Phorusrhacidae, y claramente excluidas de los Psilopteridae. Esta propuesta se encuentra sustentada sobre la base de cinco sinapomorfías no ambiguas, las cuales son discutidas a continuación:

1. Longitud total ulna/radio menor que el 60% de la longitud total del húmero (carácter 61-1). Tal como fuera reconocido desde la descripción de Ameghino (1895), las aves fororracoideas se han caracterizado por una tendencia hacia la reducción de sus miembros anteriores (véase Alvarenga & Hofling, 2003; Agnolin, 2009). En

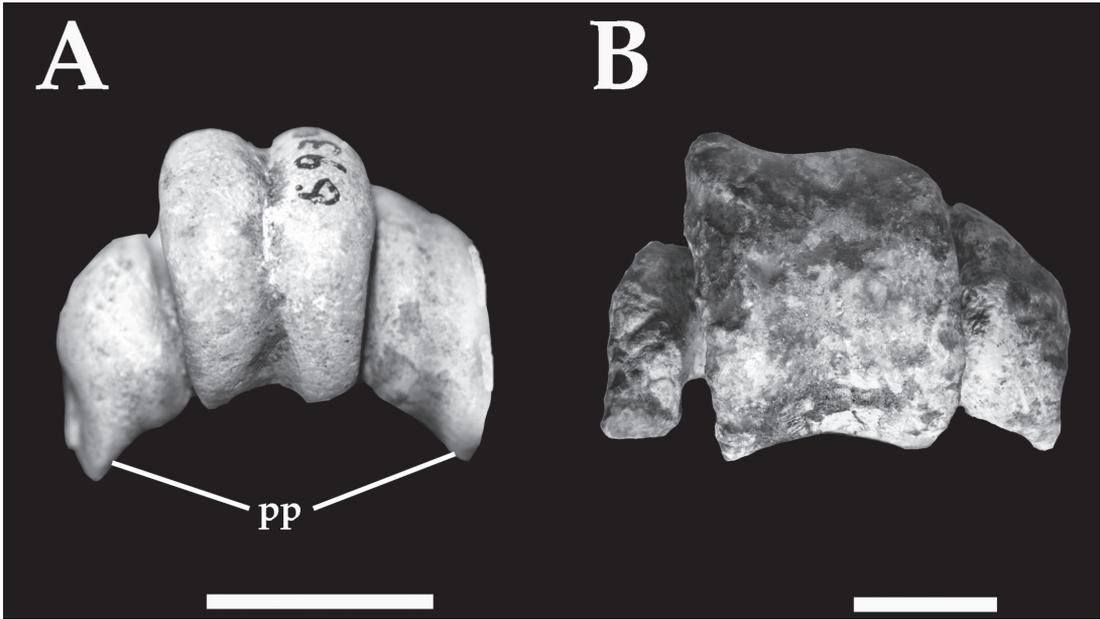


Fig. 2. Extremos distales de tarsometatarso izquierdo en vista distal. **A**, *Procariama simplex* (MACN Pv-8225); **B**, *Hermosiornis incertus* (MACN Pv-6834, holotipo). Escala: 2 cm.

los Psilopteridae *Psilopterus* y *Procariama* la ulna y el radio son más cortos que el húmero, en contraposición con Notogrues más basales como ser *Cariama* y *Psophia*, en los cuales el húmero es de menor longitud que la ulna y el radio (Burmeister, 1854; Beddard, 1890). En Psilopteridae la ulna y el radio rondan una longitud que se acerca a un 80% de la longitud total humeral (véase Alvarenga & Hofling, 2003). Por otro lado, en *Hermosiornis milneedwardsi* la longitud del radio es menor que el 50% de la longitud humeral; una condición semejante a la existente en los Phorusrhacidae *Tolmodus* y *Paraphysornis*, en los cuales la longitud ulnar nunca supera el 60% de la longitud humeral (Ameghino, 1895; Andrews, 1899; Alvarenga, 1982) (Fig. 3).

En consecuencia, la reducción en la longitud ulna/radio es aquí considerada como una característica derivada sinapomórfica de los Neorhaci.

2. Carpometacarpo con el metacarpal I grande, redondeado y protruyente (caracter 64-1). Chandler (1994) ha considerado un metacarpal I muy grande y fuertemente convexo, con una superficie articular lisa y amplia, como una característica particular de las aves fororracoideas, habiéndola registrado especialmente en el género *Titanis* (Chandler, 1994). Esta particular

conformación se encuentra presente también en *Tolmodus* (Andrews, 1899) y ha sido propuesta por Chandler (1994) como relacionada a una superficie en forma de polea capaz de sostener una garra recurvada y móvil (véase crítica en Agnolin, 2009). Agnolin (2009; caracter 75-0) consideró a dicha estructura como ausente en *Hermosiornis*; sin embargo, una revisión del material original de *H. milneedwardsi* (MACN Pv-5944) indica que dicha superficie en forma de polea se encuentra también presente en este taxón (Fig. 4). En contraposición, en Notogrues plesiomórficos, como ser *Psophia*, *Cariama*, *Chunga* y *Psilopterus* (Sinclair & Farr, 1932) la superficie articular del metacarpal I se presenta pobremente desarrollada, es débilmente cóncava y de tamaño relativamente reducido.

3. Carpometacarpo con el proceso extensor distalmente truncado (caracter 68-1). Al igual que el caracter anterior, Chandler (1994; Agnolin, 2009: caracter 68-0) correlacionó la morfología del proceso extensor al gran desarrollo y movilidad que habrían poseído las manos de los Phorusrhacidae, especialmente el género *Titanis*. En contraposición, el proceso extensor en Notogrues basales, como ser *Psophia*, *Salmila*, *Psilopterus* y *Procariama* es de contorno subtriangular y presenta su extremo distal relativamente agudo (Sinclair & Farr, 1932;

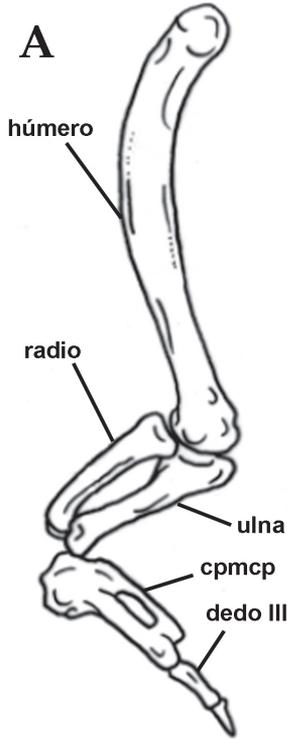


Fig. 3. **A**, extremidad anterior izquierda de *Paraphysornis brasiliensis* en vista lateral, indicando la notable reducción en el miembro anterior, en especial a lo que atañe a la longitud del segmento ulna/radio; **B**, *Hermosiornis incertus* (MACN Pv-6834, holotipo) ulna derecha en vista lateral. Escala: A, 10 cm; B, 5 cm. Abreviaturas: cpmcp, carpometacarpo. A, modificado de Agnolin (2009).

Mayr, 2002; Alvarenga y Hofling, 2003). Agnolin (2009) consideró que *Hermosiornis milneedwardsi* poseía la condición plesiomórfica de un proceso extensor subtriangular y relativamente agudo (carácter 68-0). Sin embargo, una revisión del material original (MACN Pv-5944) indica que *Hermosiornis* poseía la condición derivada compartida con los Phorusrhacidae, exhibiendo un proceso extensor robusto y distalmente truncado (Fig. 4).

4. Puente supratendinoso del extremo distal del tibiotarso con el margen distal oblicuo (Carácter 75-1). Este carácter fue originalmente definido por Patterson & Kraglievich (1960) como “tibiotarso con el puente extensor presente, de borde bien oblicuo en relación con el eje longitudinal del hueso”. Plesiomórficamente los Psilopteridae presentan el puente supratendinoso del tibiotarso dispuesto de manera perpendicular al eje may-

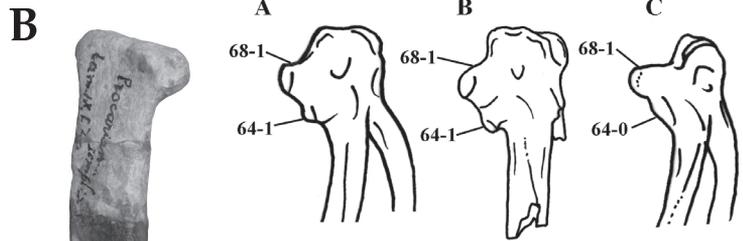


Fig. 4. Carpometacarpo izquierdo en vista anterior, indicando la condición de los caracteres 64 y 68 en diferentes Phororhacoidea. **A**, *Tolmodus inflatus*; **B**, *Hermosiornis milneedwardsii*; **C**, *Psilopterus australis*. No a escala. A, modificado de Andrews (1899); B, modificado de Rovereto (1914); C, modificado de Sinclair & Farr (1932).

or de la diáfisis ósea, una condición exhibida por Cariamidae, *Psophia*, y otros Notogrues basales (Noriega *et al.*, 2009). En contraposición, en los Phorusrhacidae (i.e. *Tolmodus*, *Phorusrhacos*, *Paraphysornis*; Ameghino, 1895; Andrews, 1899; Alvarenga, 1982) el puente supratendinoso se encuentra inclinado oblicuamente a unos 45° dirigido dorsomedial a ventrolateralmente. Esta misma condición es claramente observable en los ejemplares referibles a *H. incertus* (Rovereto, 1914), lo cual ha sido previamente propuesto como un carácter autapomórfico para la especie (Agnolin, 2009; carácter 75-1). Esta morfología ha sido considerada como una adquisición convergente entre esta especie y los Phorusrhacidae. Sin embargo, una revisión de los materiales disponibles de *H. milneedwardsi* (Kraglievich, 1946) permite observar que la condición del puente supratendinoso en esta especie es indistinguible de aquella observada en *H. incertus* y en los Phorusrhacidae. En consecuencia, se considera aquí que la existencia de un puente supratendinoso oblicuo con respecto al eje mayor del hueso constituye una sinapomorfía no ambigua del clado Neorhaci.

5. Márgenes de la tróclea metatarsal III subparalelos entre sí (Carácter 105-1). En los Psilopteridae la morfología de la tróclea III es relativamente variable a través de los diferentes géneros. En primer lugar, en las especies de *Psilopterus* dicha tróclea presenta, al igual que en los Cariamidae, la excavación longitudinal profunda y se encuentra bien delimitada por agudas crestas óseas laterales, las cuales son subparalelas entre sí a lo largo de casi toda su longitud. Sin embargo, dichos rebordes convergen hacia el extremo proximal, para culminar en un débil reborde óseo cuyo

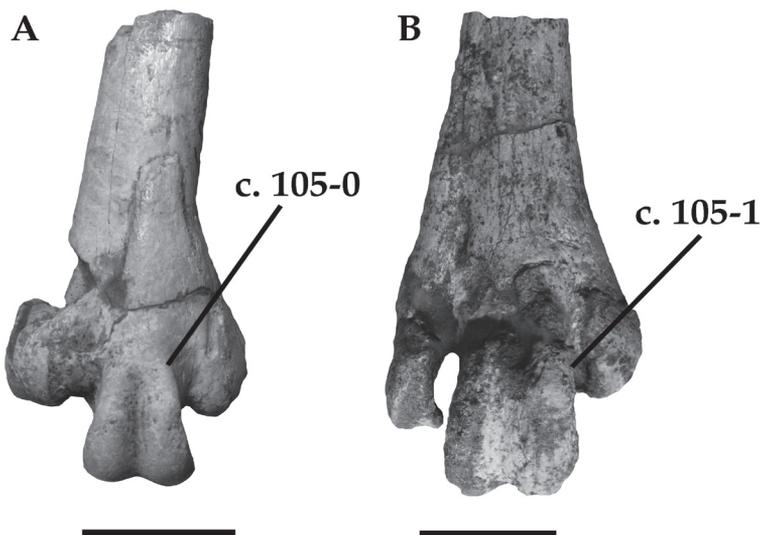


Fig. 5. Tarsometatarso derecho en vista anterior, indicando la condición del carácter 105 en diferentes Phororhacoidea. **A**, *Hermosiornis incertus* (MACN Pv-6834, holotipo); **B**, *Procariama simplex* (MACN Pv-6939). Escala: 2 cm.

contorno es semejante al de una “V” invertida (Sinclair & Farr, 1932). Dicha condición es aún más pronunciada en *Procariama*, género en el cual los márgenes laterales de la tróclea III son fuertemente convergentes hacia el extremo proximal, lo cual le conforma a la tróclea un contorno general en forma de “V” invertida, una condición también adquirida de manera convergente por el género *Titanis* (Brodkorb, 1963; Alvarenga & Hofling, 2003; Agnolin, 2009; Vezzosi, 2012). Por otro lado, en *H. milneedwardsi* y *H. incertus*, la tróclea III del tarsometatarso se encuentra bien ensanchada transversalmente, su excavación longitudinal media es poco profunda y los rebordes trocleares son redondeados y se encuentran menos definidos que en los Psilopteridae. Más aún, los márgenes trocleares en *Hermosiornis* son subparalelos entre sí y culminan en un reborde óseo transversal al eje mayor de la diáfisis metatarsiana, lo que le confiere a la tróclea III un contorno subrectangular cuando el tarsometatarso es observado en vista anterior (Fig. 5). Esta condición es indistinguible de aquella observada en numerosos Phorusrhacidae (i.e. *Tolmodus*, *Devincenzia*, *Kelenken*, *Physornis*, *Paraphysornis*; Ameghino, 1895; Andrews, 1899; Alvarenga, 1993; Alvarenga & Hofling, 2003; Bertelli *et al.*, 2007), con la única excepción de *Titanis*. Es así, que en presente trabajo se considera la existencia de los rebordes trocleares de la tróclea III subparalelos entre sí como una característica sinapomórfica de los Neorhaci.

En consecuencia, sobre la base de lo indicado más arriba, la cercanía filogenética entre *Hermosiornis* y Phorusrhacidae encuentra un mayor sustento que la inclusión de este género dentro de los Psilopteridae. De este modo, diversos patrones evolutivos previamente propuestos dentro de los Phororhacoidea deben ser reanalizados sobre la base de la presente interpretación.

Alvarenga & Hofling (2003) han indicado que los Phororhacoidea de mayor tamaño poseen alas más pequeñas que aquellos de talla mediana. En efecto, estos autores sugieren que *Hermosiornis* poseía un tamaño y construcción semejantes a los de los Phorusrhacidae basales *Andalgalornis* y *Tolmodus*, lo cual se correlacionaría con la notable reducción de los miembros anteriores exhibida por todos estos géneros. Debido a que en análisis previos *Hermosiornis* era considerado como un miembro derivado de Psilopteridae, su aumento de tamaño y masa, sumado a la reducción de los miembros anteriores, y la concomitante pérdida en su capacidad de vuelo habrían sido adquiridos de manera convergente con los Phorusrhacidae derivados (Agnolin, 2009).

En el presente análisis, en contraposición con hipótesis previas, *Hermosiornis* es propuesto como el grupo hermano de los restantes Phorusrhacidae, y en consecuencia, el aumento notable en la talla de estos taxones, sumado a la disminución del tamaño de los miembros anteriores (y la pérdida de la capacidad de vuelo) son considerados como caracteres adquiridos una

única vez dentro de los Phororhacoidea, posiblemente en la base de los Neorhaci. Más aún, vale la pena remarcar que tanto *Hermosiornis*, como algunos Phorusrhacidae basales (e.g. *Tolmodus*, *Kelenken*; Ameghino, 1895; Bertelli *et al.*, 2007), presentan los metatarsales notablemente elongados (más del 70% de la longitud total del tibiotarso; Alvarenga *et al.*, 2011), lo cual indica una notable adaptación hacia un incremento en sus hábitos cursoriales (Alvarenga & Hofling, 2003), una condición que se encontraría asimismo correlacionada al aumento en la masa corporal y pérdida del vuelo observada en los Neorhaci.

Revisión del análisis filogenético de Phororhacoidea propuesto por Alvarenga *et al.* (2011)

Recientemente, Alvarenga *et al.* (2011) realizaron un análisis con la finalidad de resolver las relaciones filogenéticas de las aves fororracoideas. Lamentablemente dichos autores no presentaron discusiones de los caracteres utilizados por autores previos o críticas a la filogenia previamente publicada por Agnolin (2009). Alvarenga *et al.* (2011) presentan un análisis cladístico basado en 61 caracteres codificados para 16 taxones. Este análisis presenta numerosas conclusiones que se encuentran en conflicto con algunos de los resultados obtenidos en el presente trabajo y en artículos previos. Estos tópicos son tratados a continuación.

Alvarenga *et al.* (2011) incluyen en su análisis a *Brontornis burmeisteri* Moreno & Mercerat, 1891, al cual consideran como un Phororhacoidea, en contraposición a una propuesta previa que proponía su inclusión en el clado de los Galloanseres Anseriformes (Agnolin, 2007; véase también Mayr, 2009; Tambussi, 2011). Alvarenga *et al.* (2011) han indicado que *Brontornis* se encuentra incluido entre los Phororhacoidea, bien alejado filogenéticamente de los Anseriformes. Sin embargo, en dicho análisis los autores incluyeron únicamente al Anseriformes *Anseranas semipalmata*, el cual es utilizado por Alvarenga *et al.* (2011) como outgroup, lo cual impide testear las relaciones filogenéticas a gran escala de *Brontornis*. En consecuencia, en contraposición con lo expresado por Alvarenga *et al.* (2011), no es posible excluir a *Brontornis* de los Anseriformes o Galloanseres sobre la base de los datos presentados en dicho análisis. Sin embargo, Alvarenga *et al.* (2011) discuten algunos de los caracteres utilizados por Agnolin (2007) para sustentar la posición taxonómica de *Brontornis*. Este último autor cita 7 caracteres sinapomórficos exhibidos

por los Anseriformes y *Brontornis* que se encontrarían ausentes en los Phororhacoidea (e.g. cóndilo medial del tibiotarso de gran extensión anteroposterior y medialmente desplazado, cuadrado con dos cóndilos distales, falanges ungueales ventralmente planas y proximalmente expandidas), de los cuales Alvarenga *et al.* (2011) discuten únicamente dos. Alvarenga *et al.* (2011) indican que un cóndilo medial del tibiotarso bien desarrollado y medialmente desplazado es una característica típica de aves de gran tamaño, que influiría en la postura del animal durante la caminata. Más aún, sugieren que una condición semejante a la indicada para *Brontornis* se registra en *Cariama* y en materiales referidos a *Andalgalornis* por Noriega & Agnolin (2008). Sin embargo, la morfología del extremo distal del tibiotarso en estos últimos dos taxones es bien distinta de aquella exhibida por *Brontornis*. El material referido a *Andalgalornis*, y especialmente los ejemplares actuales de *Cariama* carecen de la profunda desviación observada en el cóndilo distal presente en *Brontornis* y los Anseriformes tal como ha sido indicado previamente (Agnolin, 2007; véase Andors, 1992; Dzerzhinsky, 1995; Bourdon, 2006).

Por otro lado, Alvarenga *et al.* (2011) indican que los caracteres que respectan a la morfología del hueso cuadrado no pueden ser corroborados debido a la condición fragmentaria del mismo. Sin embargo, tal como fuera figurado y discutido previamente (Moreno & Mercerat, 1891) el extremo distal del cuadrado se encuentra perfectamente preservado y exhibe dos amplios cóndilos distales para la articulación mandibular (Fig. 6).

Alvarenga *et al.* (2011) no realizan una discusión de los restantes caracteres utilizados en el análisis cladístico de Agnolin (2007) para sustentar la inclusión de *Brontornis* dentro de Galloanseres y Anseriformes. Más aún, de los 16 caracteres indicados por Alvarenga *et al.* (2011) como sinapomorfias de Phororhacoidea únicamente dos se encuentran preservados en los elementos conocidos para *Brontornis*: 1- trocánter mayor del fémur pobremente desarrollado o ausente (carácter 49-1), y 2- tróclea metatarsal II subparalela a la tróclea metatarsal III (carácter 59-1). Sin embargo, en *Brontornis* las trócleas lateral y medial del tarsometatarso son muy divergentes con respecto a la tróclea III (Tonni, 1977) y el trocánter mayor del fémur se encuentra muy bien desarrollado, a modo de una cresta sobresaliente, lo cual lo diferencia claramente de los Phorusrhacidae conocidos.

Por otro lado, Alvarenga *et al.* (2011) propo-

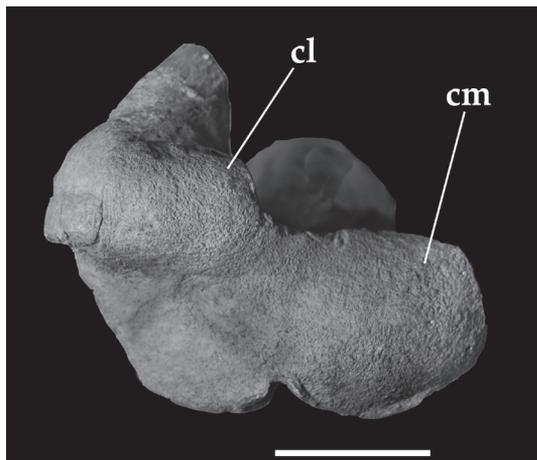


Fig. 6. Extremo distal de cuadrado izquierdo en vista distal de *Brontornis burmeisteri* (MLP 20-111). Escala: 2 cm. Abreviaturas: cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial.

nen la definitiva inclusión de *Brontornis* dentro de los Phororhacoidea por presentar un amplio receso neumático en la cara lateral de los centros vertebrales torácicos (Alvarenga *et al.*, 2011; caracter 22-1). Sin embargo, la presencia de dichos recesos es considerada una condición plesiomórfica para Neornithes, la cual se encuentra ampliamente distribuida en diferentes grupos de aves mesozoicas (Clarke, 2004). Más aún, dentro de los Neornithes, la retención de un receso neumático torácico se presenta en diversos Galloanseres, encontrándose presente en la mayor parte de los Galliformes (Dyke *et al.*, 2003), así como en numerosos Anseriformes (e.g., *Chauna*, *Anseranas*, *Anser*, *Diatryma*; Matthew & Granger, 1917; Ghetie *et al.*, 1981). En consecuencia, la existencia de un receso neumático en la cara lateral de los centros vertebrales torácicos no se considera aquí como una sinapomorfía válida para emparentar *Brontornis* y los Phororhacoidea. De este modo, en el presente trabajo se sigue el criterio de Agnolin (2007, 2009) en el cual se incluye, mediante un análisis cladístico abarcativo a *Brontornis burmeisteri* entre los Anseriformes, bien alejado filogenéticamente de los Phororhacoidea.

Alvarenga *et al.* (2011) excluyen de su análisis numérico a la especie *Paleopsilopterus itaboraiensis* debido a lo fragmentario de los especímenes disponibles, que consisten en extremos distales de tibiotarsos y un proximal de tarsometatarso (Alvarenga, 1985). Sin embargo, dichos autores consideran a esta especie como el Phororhacoidea más antiguo registrado, pues-

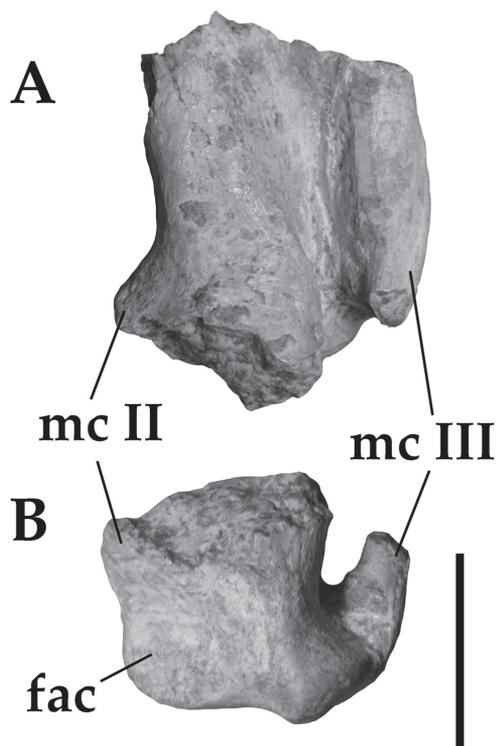


Fig. 7. Extremo distal de carpometacarpo izquierdo de *Hermosiornis incertus* (MACN Pv-6834, holotipo) en vistas A, lateral; B, distal. Escala: 2 cm. Abreviaturas: fac, faceta distal del metacarpal II; mc II, metacarpal II; mc III, metacarpal III.

to que los materiales disponibles provienen del Paleoceno Superior de Brasil (Alvarenga, 1985; Alvarenga & Hofling, 2003). Alvarenga *et al.* (2011) sustentan su atribución a Phororhacoidea únicamente sobre la base de las similitudes generales que el material exhibe con los representantes de la subfamilia Psilopterinae. Sin embargo, los ejemplares disponibles de *Paleopsilopterus* no han preservado ninguna de las sinapomorfías utilizadas por Alvarenga *et al.* (2011) para diagnosticar Phororhacoidea. Recientemente, Agnolin (2009) excluyó a *Paleopsilopterus* de los Phororhacoidea, debido a que el material disponible carece de las sinapomorfías que diagnostican al grupo, y contrariamente, exhibe diversas plesiomorfías que sugieren una diferente posición filogenética (e.g., tubérculo intercotilar proximal del tarsometatarso muy bajo y transversalmente expandido, surco metatarsal anterior amplio y poco profundo, cóndilos distales del tibiotarso dorsoventralmente bajos y transversalmente expandidos). Más aún, diversas similitudes compar-

tidas entre *Paleopsilopterus* y los Cariamoidea Idiornithidae sugieren la cercanía filogenética de ambos taxones (Agnolin, 2009). En consecuencia, en el presente artículo se considera como el registro más antiguo asignable a los Phororhacoidea, a los materiales aislados procedentes de la provincia de Chubut (Patagonia) extraídos en capas referibles al Eoceno Inferior y que exhiben caracteres típicos de los Psilopteridae (Tambussi & Tonni, 1986).

El árbol filogenético presentado por Alvarenga *et al.* (2011) indica claramente un clado Phororhacoidea monofilético. Dicha monofilia se sustenta sobre la base de las siguientes sinapomorfías: 1) pico fuertemente curvado, 2) paladar desmognatho, 3) amplias fosas temporales que se acercan hacia la línea media, 4) foramen magno dirigido caudalmente, 5) procesos basipterigoideos presentes, 6) pterigoides con superficie articular para los procesos basipterigoideos, 7) proceso zigomático presente, 8) proceso acrocraoideo ausente, 9) tubérculo ventral del húmero proyectado proximalmente, 10) diáfisis humeral recta y curvada medialmente, 11) proceso flexor del húmero fuertemente proyectado ventralmente, 12) trocánter mayor del fémur ausente o pobremente desarrollado, y 13) tróclea metatarsal II no dirigida medialmente; (Alvarenga *et al.* 2011). El presente análisis presenta una mayor cantidad de taxones no-fororacoideos que el análisis efectuado por Alvarenga *et al.*, (2011), lo que permite evaluar en mayor detalle la distribución de estos caracteres. Es así, que muchas de las supuestas sinapomorfías de Phororhacoidea poseerían una distribución mayor que la propuesta por dichos autores y serían útiles a la hora de definir clados más inclusivos. Así, los caracteres 1,7,8, son aquí considerados como diagnósticos de los Notogrues (véase también Cracraft, 1982), los caracteres 5,6 son propuestos como diagnósticos Stereornithes (véase más arriba), y finalmente, los caracteres 2,3,4,9,10,11 son retenidos como sinapomorfías válidas de Phororhacoidea (véase también un análisis detallado de estos caracteres en Agnolin, 2009). Alvarenga & Hofling (2003), adicionalmente, consideraron entre los caracteres sinapomórficos de Phororhacoidea la presencia de un pubis atrofiado posteriormente, tal como fuera sugerido primeramente por Sinclair & Farr (1932). Alvarenga *et al.* (2011) redefinen a dicha condición como “pubis discontinuo”, en el cual existiría una porción anterior libre, por debajo de la cavidad glenoidea, y otra ubicada en la región posterior de la cadera, adherida al isquion. Sin embargo, Agnolin (2009) considera, sobre la

base de la comparación con Notogrues basales como *Psophia*, *Cariama* y *Chunga* (Beddard, 1889, 1890) que el pubis de los Phororhacoidea en realidad sería completo, pero se encontraría firmemente fusionado al isquion. En efecto, en *Psophia* y *Cariamidae* el isquion y el pubis poseen sus diáfisis fuertemente dirigidas posteriormente y subparalelas entre si, estando el pubis fuertemente unido al isquion, lo cual reduce notablemente el tamaño de la fenestra isquiopública (Beddard, 1889, 1890). Esta condición se presenta de manera aún más pronunciada en las aves fororacoideas, las cuales exhibirían pubis completos, fuertemente fusionados a los isquiones a lo largo de toda su longitud, tal como puede observarse en *Psilopterus* (Sinclair & Farr, 1932) (Agnolin, 2009, caracter 52-1).

Finalmente, Alvarenga *et al.* (2011) han propuesto una topología muy particular para el árbol filogenético de Phororhacoidea. En el análisis efectuado por estos autores, *Hermosiornis* aparece como el Phororhacoidea más basal, grupo hermano de Psilopteridae + Phorusrhacidae. Estas dos últimas agrupaciones taxonómicas presentan en el análisis de Alvarenga *et al.* (2011) una resolución escasa, en la cual ambos clados se representan por sendas politomías. Dentro de Phorusrhacidae, sin embargo, se encuentra un pequeño clado monofilético compuesto por *Kelenken* y *Devincenzia*. Lamentablemente, la posición basal de *Hermosiornis*, así como la mayor parte de la topología recuperada en el análisis no es discutida por los autores, quienes no citan caracteres que avalen dicho análisis filogenético. Por el contrario, y en contradicción al cladograma propuesto en su propio análisis, Alvarenga *et al.* (2011) aún reconocen cinco agrupaciones supragenéricas dentro de Phororhacoidea: Mesembriornithinae (= *Hermosiornis* en este trabajo), Psilopterinae, Patagornithinae (incluyendo la asociación *Tolmodus* + *Andrewsornis* + *Andalgalornis*; aquí recuperada como parafilética), Phorusrhacinae, y Brontornithinae (= *Physornithini* en el presente trabajo), un arreglo taxonómico que sigue la disposición propuesta previamente por Alvarenga & Hofling (2003). Sin embargo, dichas agrupaciones en análisis previos (Agnolin, 2009), así como en el presente trabajo y en el mismo análisis de Alvarenga *et al.* (2011), han sido mayormente reconocidas como asociaciones parafiléticas, con la única excepción de los Psilopterinae (Psilopteridae en el presente trabajo), cuyos miembros parecen exhibir numerosos caracteres derivados compartidos (véase Apéndice III).

La cintura escapular de *Hermosiornis incertus*

Desde la descripción original de Rovereto (1914), la morfología de la cintura escapular de *Hermosiornis* ha sido considerada como diagnóstica para dicho género. Este autor indica como característica especial la fusión entre coracoides, escápula y fúrcula, conformando una estructura sólida de características únicas. Autores posteriores han propuesto que esta condición podría constituir una sinapomorfia para el género, exhibida por las especies *H. milneedwardsi* y *H. incertus* (Patterson & Kraglievich, 1960; Alvarenga & Hofling, 2003; Agnolin, 2009; Alvarenga *et al.*, 2011).

Sin embargo, la detallada revisión de la cintura escapular referida primeramente al Psilopteridae *Procariama simplex* por Rovereto (1914) y luego asignada a *H. incertus* por Patterson & Kraglievich (1960) sugiere que dicho ejemplar, en realidad, podría pertenecer a otro elemento óseo (Marcos Cenizo com. pers.). En efecto, este material incompleto (MACN Pv-6934), difiere de la cintura escapular de la especie *H. milneedwardsi* en una serie de caracteres que distinguen a ambos ejemplares. El material referido a *H. incertus* difiere de *H. incertus* y otros Phororhacoidea por presentar la “superficie de articulación humeral” en posición proximal subterminal y orientada subhorizontalmente (una condición desconocida en las aves Neornithes), la “fúrcula y el “coracoides” de diáfisis subparalelas y aspecto colunar, la “fúrcula” separada del “coracoides” por un surco amplio y poco profundo, la “fúrcula” careciendo de un puente óseo doble de unión al “coracoides” (presente en *H. milneedwardsi*), y finalmente, porción “proximal” de la “escápula-fúrcula”, bien comprimidas en sentido anteroposterior y expandidas transversalmente (véase Rovereto, 1914; Figura 7). En contraposición, la morfología general del elemento es totalmente coincidente con las porciones distales de carpometacarpo conocidas en las restantes aves fororracoideas y Neornithes en general (Baumel & Witmer, 1993). En efecto, la presencia de dos estructuras óseas columnares (“coracoides” y “fúrcula” de Rovereto, 1914), anteroposteriormente comprimidas y transversalmente extensas, fusionadas ampliamente y separadas por un surco, así como la existencia de una superficie articular terminal (“superficie humeral” de Rovereto, 1914; aquí determinada como superficie distal de articulación del metacarpal III) sugieren, en conjunto, que se trata del extremo distal de los metacarpales derechos II y III fusionados de un

ave fororracoidea. Más aún, la extensa fusión de ambos metacarpales, conformando una amplia sínfisis distal, portadora de un amplio surco, es un rasgo característico de los metacarpales distales de los Phororhacoidea (véase Alvarenga & Hofling, 2003). En la totalidad de los caracteres, este elemento es indistinguible de aquel observable en otros Phorusrhacidae (e.g. *Tolmodus*; Andrews, 1899).

En consecuencia, la existencia de una cintura pectoral con escápula, clavícula, y coracoides fusionados debe ser considerada como una característica autapomórfica de *H. milneedwardsi*, desconocida aún en *H. incertus*. Concomitantemente, los caracteres 39-43 de Agnolin (2009) son aquí recodificados como aún desconocidos en *H. incertus* (Apéndice II).

Los últimos Phororhacoidea

El biocrón de los Phororhacoidea se extiende de manera no ambigua desde el Eoceno temprano (“Casamayorensis”; Tambussi & Tonni, 1986; Agnolin, 2009; este trabajo) al Plioceno tardío (“Chapadmalalense”; Alvarenga & Hofling, 2003). Registros previos indican la presencia de Phororhacoidea para el Paleoceno de Brasil (Alvarenga & Hofling, 2003) y Eoceno temprano de Antártida (Tambussi & Acosta Hospitaleche, 2007). Sin embargo, estos últimos registros han sido recientemente excluidos de Phororhacoidea (Agnolin, 2009; Cenizo *in* Agnolin, 2009; Marcos Cenizo, 2012) y el supuesto registro paleocénico de Brasil ha sido referido a la los Cariamoidea basales Idiornithidae (Agnolin, 2009; presente trabajo). Asimismo, registros previos sugerían la posible presencia de Phorusrhacidae en el Pleistoceno Superior de Norteamérica (Brodkorb, 1963; Baskin, 1995), Uruguay (Alvarenga *et al.*, 2010) o en el límite Plio-Pleistoceno (Tambussi *et al.*, 1999). Los registros para el Pleistoceno de Norteamérica (Brodkorb, 1963, 1964; Baskin, 1995) han sido recientemente datados fehacientemente y se consideran como pertenecientes al Plioceno Superior, excluyéndose así la suelta supervivencia de Phorusrhacidae en el Pleistoceno de Estados Unidos (MacFadden *et al.*, 2005).

En lo que respecta al registro efectuado por Tambussi *et al.* (1999), estos autores han descrito un tibiotarso aislado procedente de la Formación Raigón, en la localidad de Puerto Arazatí, Uruguay. Sin embargo, más recientemente, McDonald & Perea (2002) han indicado que dicha unidad sedimentaria podría pertenecer al lapso Montehermosense-Ensenadense (esto es

Plioceno s.l.-Pleistoceno Medio), y muy posiblemente incluye elementos que conformarían una asociación faunística diacrónica, lo cual sugiere que los materiales asignables a Phorusrhacidae podrían provenir de sedimentos pre-Pleistocénicos.

Para el Pleistoceno Superior de Uruguay, Alvarenga *et al.* (2010) reportan la existencia de un Phorusrhacidae indeterminado, el cual constituiría el sobreviviente más reciente perteneciente a dicho clado. El material consiste en el extremo incompleto de un tarsometatarso de pequeño tamaño procedente de sedimentitas pertenecientes a la Formación Dolores (Alvarenga *et al.*, 2010). Más recientemente Montenegro *et al.* (2010) han mencionado un tarsometatarso adicional muy incompleto que según dichos autores es indistinguible de aquel descrito por Alvarenga *et al.* (2010). Posteriormente, sobre la base de proporciones generales, Vezzosi (2012) refiere el ejemplar descrito por Alvarenga *et al.* (2010) como cf. *Procarriama*. Por otro lado, Tambussi (2011) indica sobre la base de la naturaleza incompleta del espécimen en cuestión, que su referencia a los Phororhacoidea solo podrá ser confirmada con el hallazgo de nuevos materiales que permitan corroborar dicha aseveración. Alvarenga *et al.* (2010) refirieron el ejemplar a Phororhacoidea sobre la base de los siguientes caracteres: 1) tróclea metatarsal III de gran tamaño y distalmente expandida, 2) tróclea metatarsal II muy estrecha y con la carilla anterior de articulación sin un surco longitudinal, 3) tróclea metatarsal II de pequeño tamaño, subparalela a la tróclea III, y separada de esta por un surco estrecho, y 4) fosas colaterales de la tróclea metatarsal III amplias y profundas (Alvarenga *et al.*, 2010). Sin embargo, tal como ha sido indicado por Alvarenga *et al.* (2010), ninguno de estos caracteres es diagnóstico de Phorusrhacidae, reconociéndose por separado en numerosos grupos de Neornithes. Más aún, debido a la particular combinación de caracteres que este material presenta, Alvarenga *et al.* (2010) han reconocido que la posición sistemática del espécimen dentro de Phororhacoidea no es clara. Estos autores sugieren afinidades a los Phorusrhacidae, especialmente sobre la base de la morfología de la tróclea II. Sin embargo, vale la pena remarcar que los ejemplares de Uruguay difieren de los Phorusrhacidae en poseer la tróclea metatarsal II posteriormente bien excavada y con el proceso posteromedial bien desarrollado, una condición presente en los fororracoideos Psilopteridae (véase también Vezzosi, 2012).

De este modo, debido a la ausencia de apo-

morfias que permitan incluir dichos ejemplares de manera no ambigua dentro de los Phororhacoidea, los especímenes arriba mencionados son aquí considerados como de posición sistemática incierta, de acuerdo a lo sugerido previamente por Tambussi (2011).

En consecuencia, los registros no ambiguos de Phororhacoidea se encuentran al día de la fecha restringidos a tiempos pre-pleistocénicos, y los registros más recientes para el clado corresponderían a las Formaciones Chapadmalal (Plioceno Inferior-Medio) de Argentina, Raigón (Plioceno s.l.-Pleistoceno Medio) de Uruguay, y al "Blanquense" (Plioceno Superior) de los Estados Unidos (MacFadden *et al.*, 2005).

CONCLUSIONES

Una revisión acerca de la posición sistemática del género *Hermosiornis* permite concluir que dicho género se encuentra más cercanamente relacionado a los Phorusrhacidae de gran tamaño y no se emparenta cercanamente con los pequeños Psilopteridae. La agrupación que incluye a *Hermosiornis* + Phorusrhacidae es aquí denominada como Neorhaci. Los neorhacos presentan una serie de caracteres en común, que incluyen una notable reducción del miembro anterior, acompañada por un aumento notable en la talla corporal, así como una importante elongación de los miembros posteriores. Todos estos caracteres muy posiblemente se encontrarían correlacionados a un incremento notable de las capacidades cursoriales de estas aves.

Asimismo, son descartados los registros previos de fororracoideas indicados para el Paleoceno de Brasil y para el Pleistoceno de Norteamérica; asimismo, los registros para el Pleistoceno de Uruguay son considerados como dudosos. De este modo, se establece un biocrón para el grupo que abarca desde el Eoceno Inferior al Plioceno Superior y posiblemente Pleistoceno.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al recientemente fallecido Dr. J. Navas y a P. Tubaro (MACN) por permitir el acceso a las colecciones osteológicas bajo su cargo. Más aún el agradecimiento se hace extensivo a N.R. Chimento, S.O. Lucero, R. Lucero, M.R. Derguy, E.L. Guerrero, M.D. Ezcurra y G. Lio por sus comentarios y discusiones al respecto. Muy especialmente agradezco a M. Cenizo por su ayuda y consejos, así como por el envío de numerosas fotografías sobre los ejemplares de *Hermosiornis*

y *Brontornis* que ilustran el presente trabajo. Asimismo agradezco a los revisores anónimos y al Comité Editor de la Revista, quienes han efectuado observaciones de importancia que han mejorado notablemente la calidad de la presente contribución.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta Hospitaleche, C. 2002. Nuevo registro de Hermosiornithidae (Cariamidae) del Mioceno Tardío-Temprano (Chasiquense) de Argentina. *Ameghiniana* 39 (2): 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.
- Agnolin, F.L. 2006. Posición sistemática de algunas aves fororracoideas (Gruiformes; Cariamae) Argentinas. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat.* 8: 27-33.
- Agnolin, F.L. 2007. *Brontornis Burmeisteri* Moreno y Mercerat, 1891, un Anseriformes (Aves) gigante del Mioceno Medio de Patagonia, Argentina. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat.*, 9: 15-25
- Agnolin, F.L. 2009. *Sistemática y filogenia de las aves fororracoideas (Gruiformes, Cariamae)*. Monografías, Fundación de Historia Natural "Félix de Azara", 79 pp.
- 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, Rio de Janeiro, Brasil*. Séptimo Congreso Brasileiro de Paleontologia, serie Geologia 27, Paleontologia-Estratigrafia 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. & E. Höfling. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae. *Pap. Avulsos Zool.* 43: 55-91.
- Alvarenga, H., L.M. Chiappe & S. Bertelli. 2011. *Phorusrhacids: the terror birds*. En: G. Dyke & G. Kaiser (Eds.), *The evolutionary history of modern birds*. John Wiley & Sons, Ltd. Published. pp. 187-208.
- Alvarenga, H., W. Jones & A. Rinderknecht. 2010. The youngest record of phorusrhacid birds (Aves, Phorusrhacidae) from the Late Pleistocene of Uruguay. *N. Jahrb. Geol. Palaont.*, 256: 229-234.
- Ameghino, F. 1891. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Rev. Arg. Hist. Nat.* 1: 255-259.
- Ameghino, F. 1895. Sur les oiseaux fossiles de Patagonie. *Bol. Inst. Geogr. Arg.* 15: 501-602.
- Andors, A.V. 1992. Reappraisal of the Eocene ground-bird *Diatryma* (Aves: Anserimorphae). *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Sci. Ser.* 36: 109-125. Argentine. En: F.G. Aceñolaza & R. Herbst (Eds.) *El Neógeno en la Argentina*, INSUGEO, Serie de Correlación Geológica 14, p. 191-237.
- 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. Osteología. En: J.J. Baumel, A.S. King, J.E. Brazile, H.E. Evans & J.C. Vanden Berge (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. *J. 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. 1890. On the structure of *Psophia* and on its relations to other orders. *Proc. Zool. Soc. London* 1890: 329-341.
- Bertelli, S., L.M. Chiappe & C.P. Tambussi. 2007. A new phorusrhacid (Aves: Cariamae) from the Middle Miocene of Patagonia, Argentina. *J. Vert. Paleont.* 27: 409-419.
- Bourdon, E. 2006. Osteological evidence for sister group relationship between pseudo-toothed birds (Aves: Odontopterygiformes) and waterfowls (Anseriformes). *Naturwissenschaften* 92: 586-591.
- 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.
- Burmeister, H. 1854. Beiträge zur Naturgeschichte des Seriemas. *Abhandl. Nat. Ges. Halle*, 1: 11-34.
- Cabrera, A. 1939. Sobre vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Rev. Mus. La Plata* 2: 3-35.
- 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.
- Chiappe, L.M. & S. Bertelli. 2006. Skull morphology of giant terror birds. *Nature* 443: 929.
- Cenizo, M.M. 2012. Review of the putative Phorusrhacidae from the Cretaceous and Paleogene of Antarctica: New records of ratites and pelagornithid birds. *Pol. Pol. Res.* 33: 225-244
- Clarke, J.A. 2004. Morphology, Phylogenetic taxonomy, and Systematics of *Ichthyornis* and *Apatornis*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 286: 1-179.
- 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. 1982. Phylogenetic relationships and transantarctic biogeography of some gruiform birds. *Geobios* 6: 393-402.
- Degrange, F.J. & C.P. Tambussi. 2011. Re-examination of *Psilopterus lemoinei* (Aves, Phorusrhacidae), a Late Early Miocene little terror birds from Patagonia (Argentina). *J. Vert. Paleont.* 31: 1080-1092.

- Degrange, F.J., C.P. Tambussi, K. Moreno, L.M. Witmer & S. Wroe. 2010. Mechanical analysis of feeding behavior in the extinct "terror bird" *Andalgalornis steulleti* (Gruiformes: Phorusrhacidae). *PlosOne* 5, 8: 1-7.
- Dolgopol de Sáez, M. 1927. Las aves corredoras fósiles del Santacrucense. *An. Soc. Cient. Arg.* 103: 145-160.
- Dyke, G.J., B.E. Gulas & T.M. Crowe. 2003. Suprageneric relationships of galliform birds (Aves, Galliformes): a cladistic analysis of morphological characters. *Zool. J. Linn. Soc.* 137: 227-244.
- Dzerzhinsky, F.Y. 1995. Evidence for common ancestry of the Galliformes and Anseriformes. *Cour. Forschung. Senck.* 181:325-336.
- 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.
- Ghetie, V., S.T. Chitescu, V. Cotofan & A. Hillebrand. 1981. *Atlas de anatomía de las aves domésticas*. Editorial Acribia, 294 pp.
- Goloboff, P., J. Farris & K. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.
- Hesse, A. 1989. Die Beschreibung der Messelornithidae (Aves: Gruiformes: Rhynocheti) aus dem Alttertiaer Europas und Nordamerikas. *Cour. Forschung. Senck.* 128: 1-176.
- Kraglievich, L. 1931. Contribución al conocimiento de las aves fósiles de la época arauco-enterrerriana. *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, J.L. 1946. Noticia preliminar acerca de un nuevo y gigantesco estereornito de la fauna Chapadmalense. *An. Soc. Cient. Arg.*, 142: 104-121.
- 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.
- Matthew W.D. & W. Granger. 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). *Paläont. Zeitsch.* 74: 189-194.
- Mayr, G. 2002. A new specimen of *Salmila robusta* (Aves: Gruiformes: Salmilidae n. fam.) from the Middle Eocene of Messel, Germany. *Paläont. Zeitsch.* 76: 305-316.
- Mayr G. 2005. "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. 2009. *Paleogene fossil birds*. Berlin: Springer-Verlag. 234 pp.
- Mayr G. & J. Clarke. 2004. 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. *N. Jahr. Geol. Paläont.* 2006: 15-27.
- McDonald, G.H. & D. Perea. 2002. The large Scelidothera *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Pleistocene of Uruguay. *J. Vert. Paleont.* 22: 677-683.
- MacFadden, B., J. Labs-Hochstein, R.C. Hulbert & J.A. Baskin. 2005. Revised age of the late Neogene terror bird (*Titanis*) in North America during the Great American Interchange. *Geology* 35: 123-126.
- Mercerat, A. 1897. Note sur les oiseaux fossiles de la République Argentine. *An. Soc. Cient. Arg.* 18: 222-258.
- Miranda Ribeiro, A. 1937. Notas ornitológicas XII. A seriema. *Rev. Mus. Paulista* 23: 39-106.
- Montenegro, F., W. Jones, F. Lecuona, P. Toriño, A. Batista, G. García & D. Ubilla. 2010. Nuevos aportes al conocimiento de los Phorusrhacinae (Aves, Phorusrhacidae) del Pleistoceno tardío. *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, Resúmenes*: 186 p.
- Moreno, F. 1889. 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 Argentina 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. 1983. Les Gruiformes (Aves) del Phosphorites du Quercy (France). 1 Sous-ordre Cariamae (Cariamidae et Phorusrhacidae). Systematique et biostratigraphie. *Paleovertebrata* 13: 83-143.
- Mourer-Chauviré, C., R. Tabuce, M. Mahboubi, M. Adaci & M. Bensalah. 2011. A phorusrhacoid bird from the Eocene of Africa. *Naturwissenschaften*, 98: 815-823
- Noriega, J.I. 1994. The avifauna from the "Mesopotamian" (Ituzaingó Formation: Upper Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina. *Courier Forsch. Senck.* 181: 141-148.
- Noriega, J.I. & F.L. Agnolin. 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., & C.P. Tambussi. 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., S.F. Vizcaino & M.S. Bargo. 2009. First record and new species of *seriema* (Aves: Ralliformes: Cariamidae) from Santacrucian (early-middle Miocene) beds of Patagonia. *J. Vert. Paleont.* 29: 620-626.
- Olson, S.L. 1985. The fossil record of birds. *Avian Biology* 8: 79-252.
- 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.
- Peters, S.D. 2007 The fossil family Ameghinornithidae (Mourer-Chauviré 1981): a short synopsis. *J. Ornithol.* 148: 25-28.
- Reichenbach, H.C. 1852. *Die Singvögel als Fortsetzung der vollständigsten Naturgeschichte und zugleich als Central-Atlas für zoologische Gärten und für Thierfreunde. Ein durch zahlreiche illuminierte Abbildungen herausgegeben von H.G. Ludwig Reichenbach.* Dresden und Leipzig: Expedition der vollständigsten, 453 pp.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *An. Mus. Nac. Buenos Aires* 25: 1- 247.
- Sinclair, W. & M. Farr. 1932. Aves of the Sta Cruz beds. *Rep. Princeton Univ. Exp. Patagonia* 7: 157-191.
- 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: M. Alberdi, 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. 2011. Palaeoenvironmental and faunal inferences based on the avian fossil record of Patagonia and Pampas: what works, and what does not. *Biol. J. Linn. Soc.*, 103: 458-474.
- Tambussi, C.P. & C. Acosta Hospitaleche. 2007. Antarctic birds (Neornithes) during the Cretaceous-Eocene times. *Rev. Asoc. Geol. Arg.* 62: 604-617.
- Tambussi, C. & J.I. Noriega. 1996. Summary of the Avian fossil record from southern south America. En: G. Arratia (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). *J. Vert. Paleont.* 19: 404-406.
- 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. & C. Tambussi. 1986. Las aves del Cenozoico de la República Argentina. 5^o Congreso Argentino de Paleontología y Estratigrafía, *Actas* 2: 131-142.
- Tonni, E.P. & C. Tambussi. 1988. Un nuevo Psilopterinidae (Aves, Gruiformes) del Mioceno tardío de la Provincia de Buenos Aires, República Argentina. *Ameghiniana* 25: 155-160.
- Vezzosi, R.I. 2012. First record of *Procariama simplex* Rovereto, 1914 (Phorusrhacidae, Psilopterinidae) in the Cerro Azul Formation (upper Miocene) of La Pampa province; remarks on its anatomy, palaeogeography and chronological range. *Alcheringa*, in press.
- Wetmore, A. 1927. Fossil birds from the Oligocene of Colorado. *Proc. Colorado Mus. Nat. Hist.* 7: 3-13.
- Wetmore, A. 1930. A systematic classification for the birds of the world. *Proc. U.S. Nat Mus.*, 76: 1-18.
- Wetmore, A. 1944. A new terrestrial vulture from the Upper Eocene deposits of Wyoming. *Ann. Carnegie Mus.* 30: 57-69.

Recibido: 23-II-2012

Aceptado: 18-I-2013

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 maxilar anterior: 0, ausente; 1, presente.
- 7- Contorno de la fenestra anteorbitaria: 0, subcuadrangular o redondeado; 1, subrectangular.
- 8- Borde anterior de la fenestra antorbitoria: 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 ilio-neural: 0, ausente; 1, presente (Mayr, 2006).
- 37- Receso caudal del sacro fuertemente excavado, conformando una profunda fosa: 0, ausente; 1, presente (Mayr & 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 acroracoides, tuberosidad braquial, y faceta escapular: 0, presentes y bien desarrollados; 1, reducidos o ausentes (Alvarenga & Hofling, 2003).
- 42- Faceta escapular del coracoides: 0, dorsoven-

tralmente 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, 2006).
 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 total ulna/radio: 0, mayor que el 60% de la longitud total del húmero; 1, menor que el 60% de la longitud total 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 metacarpo III y el proceso pisiforme.
 64- Carpometacarpo con metacarpo I: 0, grácil y subcuadrangular; 1, robusto, redondeado y protruyente (Chandler, 1994).
 65- Metacarpo 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 metacarpo III: 0, ausente; 1, presente (Mayr, 2002).
 67- Carpometacarpo: 0, extremidad distal del metacarpo III prácticamente a la misma altura que el extremo distal del metacarpo II; 1, extremo distal del metacarpo III mucho más extendido ventralmente que el del metacarpo 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 craneal 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, 1986).
 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 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, 2005).
- 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 trocleaes agudos en vistas anterior y posterior; 1, prácticamente lisa anteriormente y de rebordes trocleaes 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 troclea: 0, ausente; 1, presente (Tonni & Tambussi, 1986).
- 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).

Caracteres agregados

- 101- Margen ventral del rostro en vista palatal: 0, liso; 1, exhibiendo dos fuertes crestas longitudinales separadas del margen tomial por un débil surco (Bertelli *et al.*, 2007).
- 102- Palatinos: 0, débiles; 1, engrosados y en forma de "U" en corte transversal (Degrange *et al.*, 2010).
- 103- Hueso lacrimal: 0, libre; 1, fuertemente fusionado anteriormente a los maxilares y nasales (Patterson & Kraglievich, 1960).
- 104- Rama descendente del hueso lacrimal: 0, libre o débilmente suturada; 1, fuertemente desarrollada y ampliamente contactada a la barra yugal (Degrange *et al.*, 2010).
- 105- Márgenes de la tróclea metatarsal III: 0, convergentes proximalmente; 1, subparalelos entre sí.
- 106- Diáfisis femoral: 0, curvada, con la superficie caudal convexa; 1, recta, con la superficie caudal plana (Mourer Chauviré *et al.*, 2011).
- 107- Fémur con fosa poplitea fuertemente desarrollada, lateralmente limitada por una fuerte lámina ósea y distalmente por una barra ósea transversal: 0, ausente; 1, presente (Mourer Chauviré *et al.*, 2011).
- 108- Proceso ascendente del maxilar: 0, ausente; 1, presente (Degrange & Tambussi, 2011).
- 109- Zona flexora palatina: 0, exhibiendo un débil contacto entre maxilla y palatinos; 1, exhibiendo un amplio y firme contacto entre maxilla y palatinos (Degrange & Tambussi, 2011).
- 110- Zonas flexoras palatina y yugal: 0, presentes; 1, ausentes debido a fusión (Degrange & Tambussi, 2011).

Apéndice II. Caracteres recodificados de la matriz básica de datos presentada por agnolin (2009).

Los estados modificados en el presente artículo se describen con la inicial N, aquellas que representan la codificación de Agnolin (2009) se describen con la inicial A.

Caracter 6: *Tolmodus*, *Andalgalornis*, *Andrewsornis*, *Kelenken* A=0, N=1.

Caracter 14: *Chunga*, *Cariama*, *Bathornis* A=0, N=1.

