

***Brontornis burmeisteri* Moreno & Mercerat, un Anseriformes (Aves) gigante del Mioceno Medio de Patagonia, Argentina**

Federico L. AGNOLIN

Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», Av. Angel Gallardo 470 (1405) Buenos Aires, Argentina. Área Paleontología, Fundación de Historia Natural «Félix de Azara», Departamento de Ciencias Naturales y Antropología. CEBBAD - Universidad Maimónides, Valentín Virasoro 732 (C1405BDB) Buenos Aires, Argentina, e-mail: fedeagnolin@yahoo.com.ar.

Abstract: *Brontornis burmeisteri* Moreno & Mercerat, a giant Anseriformes (Aves) from the Middle Miocene of Patagonia, Argentina. Since its original description, *Brontornis burmeisteri* was considered as closely related to the family Phorusrhacidae (Gruiformes). *Brontornis* is known only by scarce postcranial remains, fragmentary mandibles and a quadrate bone. All the material comes from the Miocene of Santa Cruz Province, Argentina. A reanalysis of this material indicates that *Brontornis* may be more properly included within the Anseriformes as a basal member of this group, together with *Diatryma* and the extinct family Dromornithidae. Its inclusion within the Anseriformes suggests a more complex evolutionary history of the poorly known paleoavifaunas of South America.

Key words: *Brontornis*, Phorusrhacidae, Anseriformes, Miocene, Argentina.

Desde su descripción original, *Brontornis burmeisteri* Moreno & Mercerat, 1891 fue considerado como el representante más robusto y de mayor tamaño de los Stereornithes (= Phorusrhacidae Ameghino, 1889), criterio seguido por la mayoría de los autores subsiguientes (e.g., Patterson & Kraglievich, 1960; Alvarenga, 1993; Alvarenga & Höfling, 2003; Tambussi & Noriega, 1996). Moreno & Mercerat (1891) remarcaron las notables semejanzas que presentaba *Brontornis* con el género *Cygnus* (Anseriformes), en especial en el tibiotarso y fémur. Por otro lado, Dolgopol de Sáez (1927) indicó importantes diferencias (especialmente en el tarso y falanges) entre *Brontornis* y el resto de los Phorusrhacidae (=Stereornithes), y en consecuencia erigió, para el primero, un nuevo grupo de aves denominado Brontornithes. Esta hipótesis ha sido criticada por Kraglievich (1932) y la supresión definitiva de los Brontornithes, junto con su inclusión dentro de los Phororhacoidea, fue llevada a cabo posteriormente por Patterson & Kraglievich (1960).

Dentro de los Phororhacoidea, *Brontornis* fue considerado como cercanamente emparentado a los géneros *Physornis* Ameghino, 1895 y *Paraphysornis* Alvarenga, 1993, conformando la familia (o subfamilia) Brontornithinae, la cual ha sido fundamentada principalmente porque todos sus integrantes poseen extremidades posteriores cortas y robustas y el tarsometatarso ancho y anteroposteriormente aplanado (Alvarenga & Höfling, 2003), caracteres todos estos relaciona-

dos con la graviportalidad (Tonni, 1977; Alvarenga & Höfling, 2003).

Un análisis detallado del escaso material craneano conocido, así como del material post-craneano, indica una diferente posición filogenética para *Brontornis*. En este trabajo se propone que este género se encontraría más cercanamente relacionado a los Anseriformes que a los Phorusrhacidae (Gruiformes). Los Anseriformes vivientes se encuentran representados por el clado Anseres, el cual se compone de tres familias de aves acuáticas voladoras: los Anatidae, de distribución cosmopolita, los Anseranatidae y finalmente los Anhimidae, endémicos de Oceanía y Sudamérica, respectivamente. Por otro lado, el registro fósil de Anseriformes basales se encuentra restringido principalmente a formas de gran tamaño, de proporciones graviportales y con capacidad nula de vuelo. Dentro de estos taxones se presenta el género extinto *Diatryma* Cope, 1876 del Eoceno de América del Norte, el cual ha sido considerado originalmente como un posible Palaeognathae (Cope, 1876) y posteriormente como un miembro del orden Gruiformes, probablemente relacionado a los Cariamoidea (Mathew & Granger, 1917). Su inclusión dentro de los Gruiformes ha sido puesta en duda primeramente por Olson (1985). Andors (1992) ha ubicado *Diatryma* dentro de los Galloanserae y lo incluyó acertadamente dentro de los Anseriformes. Consecuentemente, *Diatryma* ha pasado de ser una gigantesca grulla carni-

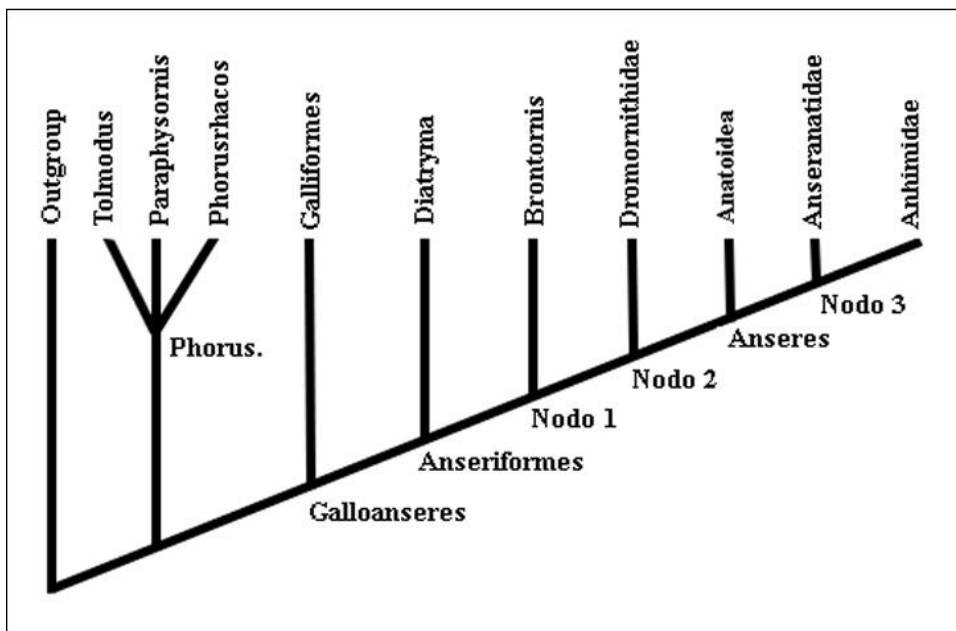


Fig. 1. Cladograma de consenso indicando la posición filogenética de *Brontornis*. Los números en ne-grita indican el número de carácter y el número entre paréntesis el estado del mismo. Los caracteres subrayados representan homoplasias. Galloanserae: **16(1)**, **21(1)**, **27(1)**; Anseriformes: **2(1)**, **6(1)**, **9(1)**, **12(1)**, **14(1)**, **17(1)**, **19(1)**, **20(1)**, **30(1)**, **36(1)**, **37(1)**, **38(1)**, **39(1)**, **40(1)**, **41(1)**, **43(1)**, **45(1)**, **47(0)**, **48(1)**; **Nodo 1**: **27(1)**, **25(1)**; **Nodo 2**: **18(1)**; **Anseres**: **3(1)**, **5(1)**, **15(1)**, **47(1)**, **48(0)**; **Nodo 3**: **4(1)**, **7(1)**, **10(1)**, **28(1)**, **29(1)**, **31(1)**, **32(1)**, **33(1)**, **34(1)**, **35(1)**. Abreviaturas: Phorus.: Phorusrhacidae.

vora a un pacífico «pato gigante» (Murray & Megirian, 1998; véase Witmer & Rose, 1991). kg (Alvarenga & Hofling, 2003). Seguramente Adicionalmente, los géneros *Gastornis* Hébert, incapacitado de volar, como lo sugieren las porciones de los huesos conservados (la longitud del tarsometatarso es aproximadamente un 50 % de la del tibiotarso), y el peso estimado, *Brontornis* con toda seguridad era un ave de contem- nithidae (Martin, 1992; Andors, 1992). Recien- temente, una familia de supuestos Palaeognathae mente, una familia de supuestos Palaeognathae dicción graviportal (Tonni, 1977). La gran robu- graviportales de gran tamaño fue erigida para vez de la mandíbula de este taxón, sumada a sus abarcar materiales fósiles del Mioceno-Pleis- extremidades de proporciones indicativas de tocenno de Oceanía. Esta agrupación fue denomi- graviportalidad, llevó a especular sobre los posi- nada Dromornithidae y originalmente fueron- bles hábitos alimenticios de *Brontornis*, conside- considerados relacionados a los Casuariidae, prin- rándosele principalmente carroñeros (Tonni, cipalmente sobre la base de caracteres potcra- 1977; Alvarenga & Hofling, 2003).

El objetivo del presente trabajo es reanalizar los materiales conocidos de *Brontornis burmeisteri*, así como reconsiderar su posición filo- genética.

METODOS

Los caracteres utilizados en el análisis filo- genético (Apéndice I) han sido tomados de ob- servaciones personales e información éditada. La matriz elaborada para analizar la posición filogenética de *Brontornis* consiste en 51 carac- teres y 12 taxones terminales. Se utilizan como grupos externos las Familias Tinamidae y Ralli-

dae. Se incluyen miembros bien conocidos de la Familia Phorusrhacidae (i.e., *Paraphysornis*, *Tolmodus*, *Phorusrhacos*), Galliformes, y varios Anseriformes basales (i.e., *Diatryma*, Dromornithidae, Anseranatidae, Anhimidae), así como los Anatoidea. No se ha incluido en el análisis cladístico al Phorusrhacidae *Physornis* (un género supuestamente cercano a *Brontornis*) debido a la naturaleza incompleta sobre la cual se ha basado este taxón. Del mismo modo, los Gastornithidae *Gastornis* y *Zhongyuanus* no son incluidos en el análisis cladístico debido a su naturaleza fragmentaria (véase Martin, 1992).

Se analizaron los datos bajo el programa NONA (Goloboff, 1993) mediante análisis heurístico con un máximo obtenible de árboles de 10000 y un número de replicaciones de 1000. La estrategia de búsqueda utilizada es TBR + TBR (mult*max*). Se obtuvieron tres clado-gramas, cuyo consenso estricto brindó un árbol de una longitud de 61 pasos, con un Índice de Consistencia de 81 y un Índice de Retención de 91 (Fig. 1). Todos los caracteres fueron corridos con polaridad libre.

Se sigue la terminología osteológica de Howard (1926) y Baumel & Witmer (1993) con modificaciones, y el esquema estratigráfico de Legarreta & Uliana (1994). Con respecto a los Phorusrhacidae se adopta la nomenclatura taxonómica empleada por Tonni (1980), con modificaciones.

Abreviaturas. BMNH, British Museum of Natural History, Londres, Inglaterra; MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

SISTEMATICA

Aves Linneo, 1758 Galloanserae Ho *et al.*,
1976 Anseriformes Garrod, 1874
Brontornithidae Moreno & Mercerat, 1891

Brontornis burmeisteri Moreno & Mercerat,
1891

Lectotipo. MLP 88-91, fémur, tibiotarso, fíbula y tarsometatarso izquierdos, pertenecientes a un mismo individuo.

Hipodigma. MLP 94-95, mandíbula incompleta; MLP 20-111, cuadrado izquierdo, fragmentos vertebrales y falanges pedales; MLP 92-93, tarsometatarso derecho; MLP 112, tarsometatarso derecho (holotipo de *Rostrornis floweri* Moreno & Mercerat, 1891, sinónimo junior de *Brontornis burmeisteri* (según Brodkorb, 1967); BMNH-A549, falanges pedales del pie izquierdo (holotipo de *Brontornis platonyx* Ameghino,

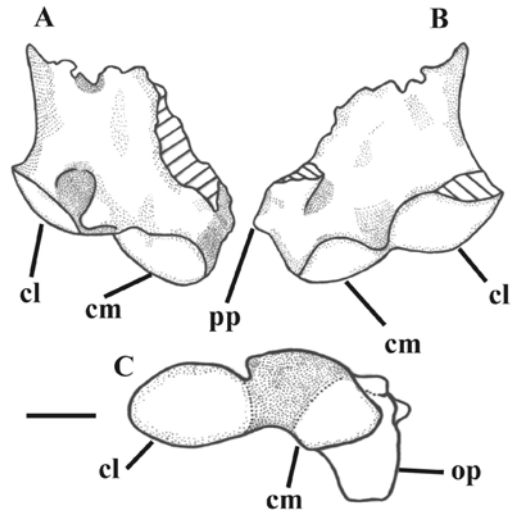


Fig. 2. *Brontornis burmeisteri*. Cuadrado izquierdo en vistas: (A) anterior; (B) posterior; (C) distal. Escala 2 cm.

1895; actualmente sinónimo junior de *Brontornis platonyx*; según Alvarenga & Höfling, 2003).

Diagnosis. *Brontornis burmeisteri* puede ser diagnosticado sobre la base de las siguientes autapomorfías: 1) tróclea III del tarsometatarso con una fuerte proyección dorsomedial de la superficie articular (Alvarenga & Höfling, 2003), 2) puente supratendinoso del extremo distal del tibiotarso ausente, 3) continuación dorsal del surco intercondilar del cuadrado.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Lago Argentino, Monte León, Monte Observación, Kariaken, La Cueva, Río Gallegos; Provincia de Santa Cruz, Argentina (Tonni, 1980; Acosta Hospitaleche *et al.* 2001; Alvarenga & Höfling, 2003). Formación Santa Cruz, Santacruceño, Mioceno temprano (Tonni, 1980).

Descripción

En esta sección se describen los materiales conocidos de *Brontornis burmeisteri* y se resaltan aquellos caracteres que lo relacionan y/o alejan de los Phorusrhacidae y los Anseriformes.

Cuadrado (Fig. 2). Se trata de un elemento macizo y robusto, semejante al presente en *Diatryma* (Andors, 1992) y en *Paraphysornis* (Alvarenga, 1892). Dorsalmente, y en vista caudal, cercana a la posición en la que se ubicaría el proceso para el músculo aductor (no conservado por rotura) existe una marcada depresión. En vista rostral, el proceso para la articulación con el pterigoides se ubica medial y ventralmente. Este proceso es dorsoventralmente reducido, redondeado y protruyente, asemejándose a la con-

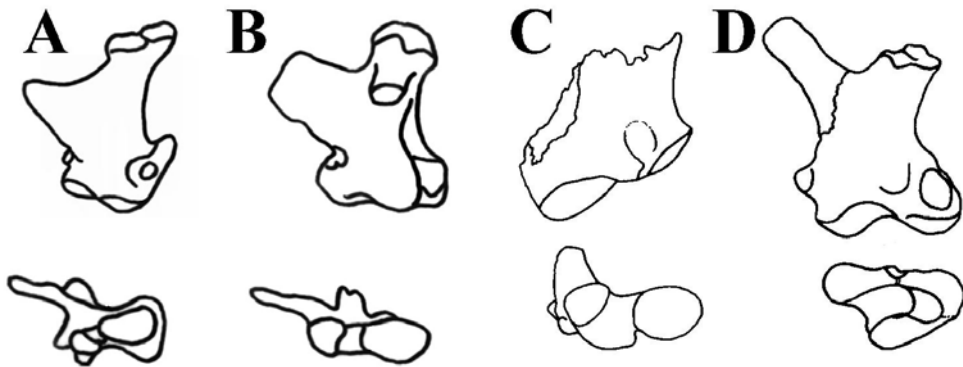


Fig. 3. Comparación del hueso cuadrado izquierdo en vistas anterior y distal de: (A) *Diatryma gigantea*; (B) *Chauna torquata*; (C) *Brontornis burmeisteri*; (D) *Tolmodus inflatus*. A-B modificadas de Andors (1992); D modificada de Andrews (1899). No a escala. Abreviaturas: cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo mandibular; po, proceso orbital; pp, proceso para el pterigoides.

dición presente en Dromornithidae (Murray & Megirian, 1998) y Anseres, mientras que en *Diatryma* este proceso se encuentra aún más reducido, y en los Galliformes se expande dorsoventralmente (véase Andors, 1992; Fig. 3). A semejanza de los Anseriformes y a diferencia de los Phorusrhacidae, el proceso para la articulación con el pterigoides se dirige dorsalmente (Andrews, 1899; Andors, 1992). Ubicada dorsalmente a este proceso se preserva la base del proceso orbital, la cual indica que éste se posicionaría más rostralmente que en el resto de los Galloanserae (Murray & Megirian, 1998). La porción preservada de este proceso indica que su expansión dorsoventral era mayor que en los Galliformes y los Phorusrhacidae (e.g. *Tolmodus*, *Andalgalornis*; Andrews, 1899; Patterson y Kraglievich, 1960), asemejándose en este aspecto a los Anseriformes. En vista rostral y ubicado por sobre el surco intercondilar distal, existe una profunda continuación de la escotadura intercondilar. Esta continuación es profunda y bien excavada, de contorno subcircular y se encuentra rodeada medialmente por una cresta ósea. Esta morfología puede ser considerada autapomórfica de *Brontornis*, puesto que no se encuentra presente en ningún otro Galloanserae ni en los Phorusrhacidae. Por sobre el cóndilo lateral carece de la profunda concavidad para la articulación con el yugal, un rasgo característico de las aves Phorusrhacidae (Andrews, 1899; Sinclair & Farr, 1932). En vista articular el cóndilo lateral se encuentra bien extendido lateromedialmente, es de mayor tamaño que el cóndilo medial y posee contorno ovoidal. Este cóndilo se encuentra separado del medial por un surco intercondilar muy amplio y poco profundo, a semejanza de los Dromornithidae (Murray &

Megirian, 1998) y Gastornithidae (Martin, 1992; Andors, 1992). El cóndilo medial es subcircular y más convexo que el lateral. La existencia de sólo dos cóndilos en el cuadrado, debido a la reducción del cóndilo caudal, es una característica sinapomórfica de Galloanserae (Cracraft, 1988; Andors, 1992), que separa claramente a *Brontornis* de los Phorusrhacidae.

Mandíbula (Fig. 4). Sólo se conoce la porción anterior de la mandíbula de *Brontornis*. Las ramas mandibulares son muy altas y divergentes (Ameghino, 1895; Alvarenga, 1982), a semejanza de los Anseriformes *Diatryma* y *Dromornis* y a diferencia de los Phorusrhacidae más robustos (i.e. *Physornis*, *Paraphysornis*; Alvarenga, 1993), en los cuales las ramas son más bajas y pobremente divergentes posteriormente. La sínfisis mandibular es muy fuerte, alta y robusta (Ameghino, 1895), siendo bien comprimida anteroposteriormente, a semejanza de la mayoría de los Anseriformes (e.g. *Chauna*, *Diatryma*, *Dromornis*).

Fémur. Este elemento óseo es extremadamente corto y robusto, con las epífisis fuertemente expandidas, al igual que en otras aves graviporales (Witmer & Rose, 1991). Se asemeja a los Anseriformes basales *Diatryma* y Dromornithidae (Rich, 1992) en presentar el cuello femoral acortado, mientras que en los Anseres el cuello femoral es elongado y estrecho.

Tibiotarso. El tibiotarso de *Brontornis* se encuentra pobremente conservado tanto en su extremidad proximal como en la distal. La epífisis distal se encuentra bien comprimida anteroposteriormente y bien expandida lateromedialmente.

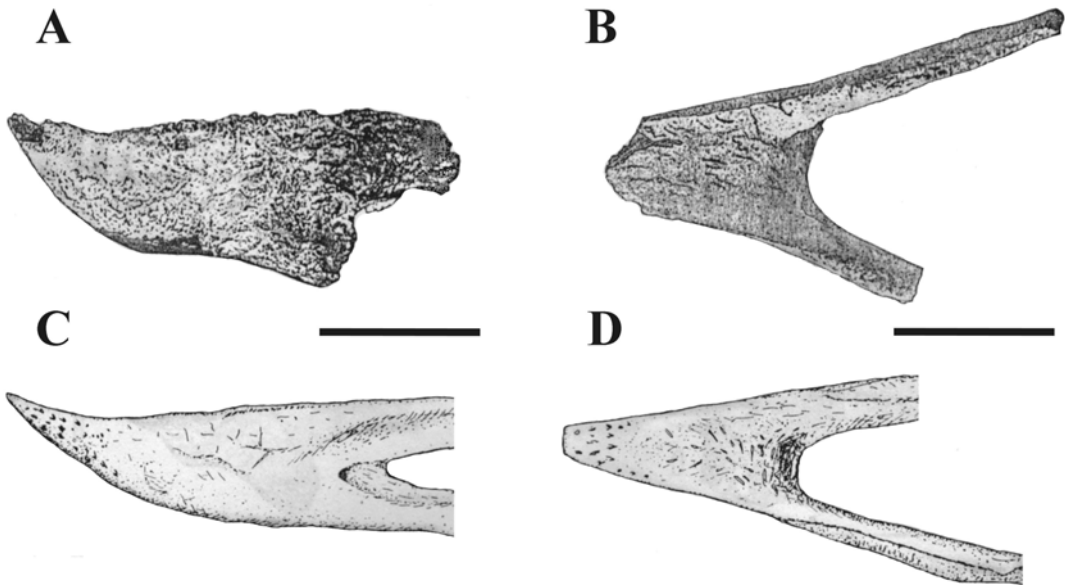


Fig. 4. Sínfisis mandibular de: (A-B) *Brontornis burmeisteri* en vistas (A) lateral; (B) dorsal; (C-D) *Paraphysornis brasiliensis* en vistas (C) lateral; (D) dorsal. Escala 10 cm. Modificado de Alvarenga (1993).

Carece de puente supratendinoso, a diferencia del resto de los Anseriformes y de los Phorusrhacidae, siendo esta característica una posible autapomorfía del género patagónico (véase discusión en Alvarenga & Hofling, 2003). El cóndilo distal interno se proyecta medialmente, como es característico de los Anseriformes (Moreno & Mercerat, 1891; Alvarenga, 1982).

Tarsometatarso (Fig. 5). El tarsometatarso es uno de los elementos mejor conocidos de *Brontornis*, encontrándose extensas descripciones en Moreno & Mercerat (1891) y Ameghino (1895). La diáfisis metatarsiana exhibe proporciones muy robustas y se presenta anteroposteriormente comprimida (Alvarenga & Hofling, 2003). Proximalmente, el tarsometatarso se distingue de los Phorusrhacidae por presentar el tubérculo intercotilar hipertrofiado, presentando una gran extensión lateromedial, como ocurre en los Anseriformes (Andors, 1992). El cótilo proximal interno es muy amplio, siendo casi el doble del externo, como ocurre en *Diatryma* (Matthew & Granger, 1917). El hipotarso se posiciona lateralmente, tal como ocurre en los Anseriformes (Livezey, 1997) y en el Phorusrhacidae *Physornis* (Alvarenga, 1993). El hipotarso no posee perforaciones y presenta la forma de un bloque macizo de contorno subtriangular, a semejanza del existente en los Gastornithidae (Martin, 1992). La cresta hipotarsal medial se presenta muy desarrollada, a semejanza de *Diatryma* (Martin, 1992), Dromornithidae

y Anhimidae (Alvarenga, 1999). En el Phorusrhacidae *Physornis* existe también una cresta hipotarsal de morfología semejante, pero su extensión posterior es mucho menor, y se encuentra orientada en sentido medial (Alvarenga, 1993). Distalmente al hipotarso existe una cresta ancha y saliente que se continúa hasta el tercio distal diafisario. Esta cresta se encuentra ausente o reducida en los Phorusrhacidae, mientras que se presenta bien desarrollada en *Gastornis* y *Diatryma*. En vista posterior, la impresión para el hallux es amplia y profunda (Ameghino, 1895), como en otros Anseriformes (véase Livezey, 1997). Adicionalmente el extremo distal de tarsometatarso es muy semejante al de los Anseriformes basales *Diatryma* y Dromornithidae en presentar el foramen vascular distal reducido, la tróclea III de gran tamaño y robusta, superando holgadamente a las trócleas externas y la tróclea II reducida en tamaño. La tróclea III del tarsometatarso presenta una fuerte proyección dorsomedial de la superficie articular, un rasgo único de *Brontornis* (Alvarenga & Höfling, 2003).

Falanges. Las falanges preungueales de *Brontornis* se caracterizan por ser extremadamente anchas y robustas, con su cara inferior lisa (Ameghino, 1895). Las falanges ungueales son de sección subtriangular, con su cara inferior plana y su extremo distal redondeado (Dolgopolsky de Sáez, 1927), presentando proximalmente amplias expansiones laterales (=«apófisis basilares» de

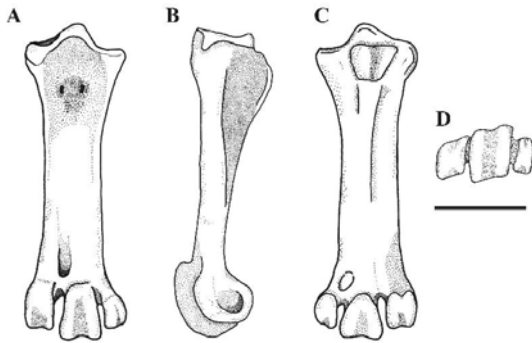


Fig. 5. *Brontornis burmeisteri*. Tarsometatarso derecho en vistas: (A) anterior; (B) lateral izquierda; (C) posterior; (D) distal. Escala 10 cm.

Moreno & Mercerat, 1891) como aquellas existentes en *Diatryma* e *Ibandornis* (Dromornithidae; Rich, 1992). Esta combinación de caracteres se encuentra ausente en los Phorusrhacidae, incluyendo a formas robustas como *Paraphysornis* y *Physornis*, en los cuales, las falanges ungueales son muy curvas, agudas, de sección subcircular y carecen de expansiones próxi-molaterales (Alvarenga, 1982; 1993; Alvarenga & Höfling, 2003).

DISCUSION

Como fuera citado más arriba, *Brontornis* carece de los siguientes caracteres sinapomórficos que sustentan Phorusrhacidae (Patterson & Kraglievich, 1960; Alvarenga & Höfling, 2003): 1) *Hipotarso cuadrangular en vista proximal y subtriangular en vista posterior*. En contraposición, el hipotarso en *Brontornis* presenta contorno subtriangular en vista proximal, debido al gran desarrollo de la cresta hipotarsal medial y en vista posterior, se encuentra bien expandido lateralmente y se posiciona más distalmente que en los Phorusrhacidae, 2) *Falanges ungueales fuertemente curvadas* (50-1). En *Brontornis* las falanges presentan la superficie inferior prácticamente plana y de sección subtriangular, mientras que en los Phorusrhacidae las falanges son más elongadas y exhiben una sección subcircular (Dolgopol de Sáez, 1927). 3) *Rostro estrecho y elongado* (1-0). En *Brontornis* no se han preservado elementos rostrales; sin embargo, la porción conservada de la sínfisis mandibular sugiere que el rostro de *Brontornis* sería relativamente corto y ancho (Patterson & Kraglievich, 1960; Alvarenga & Höfling, 2003), a diferencia de los Phorusrhacidae.

El único carácter derivado presente tanto en los Phorusrhacidae como en *Brontornis* es la pre-

sencia de una sólida sínfisis mandibular, característica que también se encuentra presente en los Anseriformes *Diatryma* y Dromornithidae, así como en numerosos Anseres, lo que sugiere una distribución equívoca de este carácter. El resto de los caracteres citados como diagnósticos de Phorusrhacidae (e.g., conformación de los extremos proximal y distal del húmero, morfología pélvica) no se encuentran preservados en los materiales conocidos de *Brontornis* (Alvarenga & Höfling, 2003). Asimismo, la cercanía filogenética entre *Brontornis* y los Phorusrhacidae *Paraphysornis* y *Physornis* (los que en conjunto conformaban la subfamilia Brontornithinae; *sensu* Alvarenga & Höfling, 2003) ha sido fundamentada sobre la base de la gran robustez de la sínfisis mandibular y la cortedad dorsoventral y compresión anteroposterior del tarsometatarso (Alvarenga & Höfling, 2003); caracteres todos estos relacionados con la graviportalidad, encontrándose presentes también en los anseriformes basales de gran tamaño *Diatryma*, *Gastornis* y Dromornithidae (Andors, 1992; Martin, 1992; Rich, 1992). En conclusión, no existen caracteres que permitan sustentar la inclusión de *Brontornis* en los Phorusrhacidae.

Por otro lado, el género patagónico es aquí referido a los Galloanserae por presentar el cuadrado con sólo dos cóndilos articulares distales (18-1) (Andors, 1992; Cracraft & Clarke, 2001), característica derivada que lo aleja de los Phorusrhacidae y la mayoría de las aves Neornithes. Asimismo, *Brontornis* puede ser referido a los Anseriformes sobre la base de las siguientes sinapomorfías: 1) cóndilo articular medial del cuadrado anteroposteriormente comprimido y mediolateralmente expandido (19-1); 2) proceso orbital del cuadrado dorsoventralmente expandido (22-1); 3) surco intercondilar distal del tibiotarso amplio y poco profundo (42-1); 4) cóndilo medial del tibiotarso anteroposteriormente elongado (43 -1); 5) cóndilo interno del tibiotarso fuertemente dirigido medialmente (44-1); 6) prominencia intercotilar del tarsometatarso amplia y profunda (46-1); 7) falanges ungueales anchas y ventralmente aplanadas, con amplias expansiones proximales (51-1). Adicionalmente, al igual que en los demás Anseriformes, la porción conservada del cuadrado de *Brontornis* sugiere la ausencia de una profunda concavidad en el margen inferior del proceso orbital del cuadrado (21-1) (Andors, 1992). Más aún, *Brontornis* es incluido en un clado que excluye al basal *Diatryma* y se compone de los Anseres y los Dromornithidae, por presentar: 1) proceso pterigoideo del cuadrado dirigido dorsalmente (24-1) y 2) sínfisis mandibular corta y ensanchada (27-1). *Bron-*

ornis, por otro lado, carece de numerosos caracteres derivados presentes en Dromornithidae y Anseres, como ser, la faceta del cuadrado para el yugal bien desarrollada (20-1).

La Familia Brontornithidae fue establecida por Moreno & Mercerat (1891) para incluir a *Brontornis*. Posteriormente, los brontornítidos fueron considerados como una subfamilia de los Phorusrhacidae (Brodkorb, 1967; Alvarenga & Höfling, 2003) y en esta agrupación, junto a *Brontornis*, fueron incluidos los géneros *Physornis* y *Paraphysornis* (Brodkorb, 1967; Alvarenga, 1993; Alvarenga & Höfling, 2003). En consecuencia, con la exclusión de *Brontornis* (genotipo de Brontornithinae) de los Phorusrhacidae, la agrupación que abarca a los géneros *Physornis* y *Paraphysornis* ha quedado innominada, y es por eso que aquí es red denominada Physornithinae nov., teniendo como genotipo al monotípico *Physornis* Ameghino, 1895, cuya única especie es *P. fortis* Ameghino, 1895, del Oligoceno de Patagonia (Tonni, 1980).

En este trabajo se ha llevado a cabo un análisis filogenético basado en caracteres principalmente osteológicos para ubicar taxonómicamente al género *Brontornis*. Al efectuarse dicho análisis se han obtenido también algunos interesantes resultados con respecto al ordenamiento sistemático del conjunto de los Anseriformes. De acuerdo con numerosos autores (e.g. Andors, 1992; Murray & Megirian, 1998) *Diatryma* es aquí considerado el Anseriformes más basal. Este taxón es seguido por *Brontornis*, que se ha propuesto aquí como el grupo hermano del clado Dromornithidae + Anseres (Fig. 1, Nodo 1). La familia extinta Dromornithidae Rich, 1980, del Terciario de Australia, ha sido considerada desde su descripción original como perteneciente a las aves ratites (Rich, 1980). Sin embargo, en un estudio reciente, Murray & Megirian (1998) han comprobado la cercana relación entre los dromornítidos y los Anseriformes, considerando al taxón australiano como el grupo hermano de la familia viviente Anhimidae. En concordancia, en el análisis aquí presentado, los Dromornithidae son incluidos dentro de los Anseriformes. En contraposición, el taxón australiano es considerado como el grupo hermano del clado Anseriformes y no de los Anhimidae como fuera propuesto por aquellos autores (Fig. 1, Nodo 2). Murray & Megirian (1998) basaron la relación de parentesco entre Dromornithidae y Anhimidae sobre la base de los siguientes caracteres derivados: 1) Procesos uncinados de las costillas ausentes. Los procesos uncinados de las costillas se presentan ausentes en los géneros vivientes de la familia Anhimidae (i.e. *Chauna*,

Anhima; Beddard, 1898) y en *Bullockornis* (Dromornithidae). Del mismo modo estos procesos se encuentran ausentes en el Anseriformes basal *Diatryma* (Matthew & Granger, 1917), indicando que esta característica debería ser considerada como plesiomórfica para dicha agrupación taxonómica, y no sería exclusiva del clado Anhimidae + Dromornithidae; 2) Ausencia de fontanelas occipitales y articulación rostopterigoidea presente. La ausencia de fontanelas y la conformación rostopterigoidea han sido aquí consideradas como diagnósticas de un nodo más inclusivo (i.e. Galloanserae; Cracraft & Clarke, 2001); por lo tanto, ambas características son consideradas como plesiomórficas para los Anseriformes; 3) Receso cónico de la mandíbula profundo (30-1). Esta característica presenta una amplia distribución dentro de los Anseres, encontrándose presente en *Diatryma* (Mathew & Granger, 1917), *Anseranas* y numerosos Anatidae (véase Livezey, 1997) y consecuentemente se lo indica en este trabajo como diagnóstico de los Anseriformes. En conclusión, todos los caracteres citados por Murray y Megirian (1998) para sustentar la monofilia de Anhimidae + Dromornithidae son aquí considerados como plesiomórficos o de distribución equívoca dentro de los Anseriformes.

En el presente trabajo, las familias Anhimidae y Anseranatidae forman un grupo monofilético bien sustentado (Fig 1, Nodo 3). La cercanía filogenética entre estas dos familias ha sido sostenida con anterioridad por Olson & Feduccia (1980), Feduccia (1996), Mourer Chauviré (1992) y Sibley & Ahlquist (1990), estos últimos basados en datos moleculares. Adicionalmente, Woolfenden (1961) ha encontrado numerosas similitudes en el postcráneo de estas dos familias. Una fuerte crítica a la hipótesis propuesta por los autores antedichos ha sido sostenida principalmente por Livezey en numerosos trabajos (e.g. 1986, 1997; véase también Ericson, 1997) en los cuales los Anseranatidae son propuestos como grupo hermano de los Anatoidea. Un estudio y análisis detallado de los caracteres que sustentan al clado *Anseranas* + Anatoidea será el propósito de un futuro trabajo. Sin embargo, es remarcable que ciertos caracteres citados por Livezey presentan, en realidad una distribución más amplia dentro de los Anseriformes (e.g. *Diatryma*, Anhimidae) y los Galliformes, como ser: proceso coronoideo de la mandíbula bien diferenciado, presencia de articulación rostopterigoidea, proceso yugal del maxilar de posición ventral al maxilopalatino y cuerpo de la primera vértebra sacro-lumbar comprimido lateralmente.

Con respecto a los hábitos, *Brontornis*, al igual que *Diatryma* ha sido considerado históricamente como un carroñero graviportal de gran tamaño (Tonni, 1977; Alvarenga & Höfing, 2003). Recientemente, después del detallado análisis lle-vado a cabo por Andors (1992), *Diatryma* ha sido propuesto como un folívoro de gran tamaño. Al igual que el género Norteamericano, *Brontornis* presenta algunos caracteres mandibulares rela-cionados con la herbivoría, como ser la mandí-bula muy alta (especialmente en su sector poste-rior), con una sínfisis acortada y fuerte, y tomia mandibulares estrechos adelante y anchos pos-teriormente; todas estas características conside-radas en conjunto, sugieren hábitos folívoros para *Brontornis* (Witmer & Rose, 1991; Andors, 1992). Del mismo modo, la inclusión del género patagónico en los Anseriformes, cuyos represen-tantes vivientes son predominantemente herbí-voros, constituye evidencia indirecta de la posi-ble dieta herbívora del taxón extinto (véase Witmer & Rose, 1991).

CONCLUSIONES

En conclusión, la reconsideración sistemática de *Brontornis* sugiere una mayor complejidad taxonómica en las avifaunas fósiles de Sudamérica, puesto que los únicos taxones de gran tamaño y sin capacidad de vuelo conocidos eran los Phorusrhacidae (Gruiformes) y los Rheidae (Rheiformes), a los que ahora se agregan los Anseriformes. Asimismo, puede verificarse que durante parte del Terciario existió a nivel mundial una radiación de grandes Anseriformes graviportales basales que abarcó a los Gastornithidae, distribuidos en el Eoceno del Hemisferio Norte, los Dromornithidae Mio-Pleistocénicos de Oceanía y los Brontornithidae en el Mioceno de Sudamérica y posiblemente en el Eoceno de Antártida (Case *et al.* 1987; Alvarenga & Höfing, 2003).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a S. Bargo (MLP), M. Reguero (MLP), J. Bonaparte (MACN), J. Navas (MACN) y P. Tubaro (MACN) el acceso a las colecciones paleontológicas y osteológicas a su cargo. Finalmente hago extensivo mi agradecimiento a H. Alvarenga y J.I. Noriega por sus agudas observaciones y críticas que mejoraron notablemente la calidad del manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

Acosta Hospitaleche, C., C. P. Tambussi & M. A. Reguero. 2001. Catálogo de los tipos de aves fósiles

del Museo de La Plata. *Serie Técnica y Didáctica del Museo de La Plata* 41: 1-28.

- Alvarenga, H. 1982. Uma gigantesca ave fóssil do Cenozoico brasileiro: *Physornis brasiliensis* sp. n. *Anais Acad. Bras. Cienc.* 54: 697-712.
- 1993. *Paraphysornis* novo gênero para *Physornis brasiliensis* Alvarenga, 1982 (Aves: Phorusrhacidae). *Anais Acad. Bras. Cienc.* 65: 403-406.
- 1999. A fossil screamer (Anseriformes: Anhimidae) from the Middle Tertiary of Southeastern Brazil. *Smith. Contrib. Paleobiol.* 89: 223-230. Alvarenga, H. & E. Höfing. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae. *Papéis Avulsos de Zoologia* 43: 55-91.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Acad. Nac. Cienc. Córdoba* 6: 1-1028.
- 1895. Sur les oiseaux fossiles de Patagonie. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 15: 501-602.
- Andors, V. A. 1992. Reappraisal of the Eocene ground-bird *Diatryma* (Aves: Anserimorphae). *Mus. Nat. Hist. Los Angeles County, Sci. Ser.* 36: 109-126.
- Andrews, C. 1899. On the extinct birds of Patagonia, I, The skull and skeleton of *Phororhacos inflatus* Ameghino. *Trans. Zool. Soc. London* 15: 55-86.
- Baumel, J. J. & L. M. Witmer. 1993. Osteology. En: J. J. Baumel, A. S. King, J. E. Brazile, H. E. Evans & J. C. Vanden Berge (eds.) *Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium*: pp. 45-132. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts.
- Beddard, E. E. 1898. *The structure and classification of birds*. Longmans, Green and Co., London, England. 345 pp.
- Brodkorb, P. 1967. Catalogue of fossil birds. Part III (Ralliformes, Ichthyornithiformes, Charadriiformes). *Bull. Flor. State Mus.* 11: 99-220.
- Bourdon, E. 2005. Osteological evidence for sister group relationships between pseudo-toothed birds (Aves: Odontopterygiformes) and waterfowls (Anseriformes). *Naturwissenschaften* 92: 586-591.
- Case, J. A., M. Woodburne & D. Chaney. 1987. A gigantic phororhacoid (?) bird from Antarctica. *J. Paleont.* 61: 1280-1284.
- Cope, E. D. 1876. On a gigantic bird from the Eocene of New Mexico. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 28: 10-11.
- Cracraft, J. 1988. The major clades of birds. En: Benton, M. J. (ed.) *The phylogeny and classification of the tetrapods I*: 339-361. Clarendon Press, Oxford United Kingdom.
- Cracraft, J. & J. Clarke. 2001. The basal clades of modern birds. En: Gauthier J y Gall LF (eds.) *New perspectives on the origin and early evolution of birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John Ostrom*: pp. 143-156. Peabody Museum of Natural History, Yale University press.
- Dolgopol De Sáez, M. 1927. Las aves corredoras fósiles del Santacrucense. *An. Soc. Cient. Arg.* 103: 145-160.
- Dzerzhinsky, F. Y. 1995. Evidence for common ancestry of the Galliformes and Anseriformes. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 325-336.
- Ericson, P. E. 1997. Systematic relationships of the palaeogene family Presbyornithidae (Aves: Anseriformes). *Zool. J. Linnean Soc.* 121: 429-483.

- Feduccia, A. 1996. *The origin and evolution of birds*. Yale University Press, New Haven and London, 420 pp.
- Goloboff, P. 1993. NONA, computer program and software. Distribuido por el autor. Tucumán, Argentina.
- Hébert, E. 1855. Note sur le tibia du *Gastornis parisiensis*. *C.R. Acad. Sc. Paris* 40: 579-582.
- Hou, L. 1980. New form of the Gastornithidae from the Lower Eocene of the Xichuan, Honan. *Verte-brata Palasiatica* 18: 111-115
- Howard, H. 1980. Illustrations of avian osteology taken from «The Avifauna of Emeryville Shellmound». *Contrib. Sci., Nat. Hist. Mus. Los Angeles County* 330: 27-37.
- Kraglievich, L. 1932. Una gigantesca ave fósil del Uruguay, *Devincenzia gallinali* n. gén. n. sp. , tipo de una nueva familia Devincenziidae del orden Ste-reornithes. *An. Mus. Hist. Nat. Montevideo* 2: 323-353.
- Livezey, B. C. 1986. A phylogenetic analysis of Recent anseriform genera using morphological characters. *Auk* 103: 737-754.
- 1997. A phylogenetic analysis of basal Anseriformes, the fossil *Presbyornis*, and the interordinal relationships of waterfowl. *Zool. J. Linnean Soc.* 121: 361-428.
- Martin, L. D. 1992. The status of the Late Paleocene birds *Gastornis* and *Remiornis*. *Mus. Nat. Hist. Los Angeles County, Sci. Ser.* 36: 97-108.
- 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.
- Moreno, F. P. & A. Mercerat. 1891. Catálogo de los pájaros fósiles de la República Argentina conservados en el Museo de La Plata. *An. Mus. La Plata, Paleontología Argentina* 1: 1-71.
- Mourer Chauviré, C. 1992. The Galliformes (Aves) from the Phosphorites du Quercy (France): Systematics and Biostratigraphy. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Sci. Ser.* 36: 67-95.
- Murray, P. F. & D. Megirian. 1998. The skull of dromornithid birds: anatomical evidence for their relationship to Anseriformes. *Rec. South Austr. Mus.* 31: 51-97.
- Olson, S. L. 1985. The fossil record of birds. En: D. Farner, J. King & H. Parkes (eds.): *Avian Biology* 8: 79-252.
- 1999. The anseriform relationships of *Anatalavis* Olson and Parris (Anseranatidae), with a new species from the Lower Eocene London clay. *Smith. Contrib. Paleobiol.* 89: 231-243.
- Olson, S. L. & A. Feduccia. 1980. Relationships and evolution of flamingos (Aves: Phoenicopteridae). *Smith. Contrib. Zool.* 316: 1-73.
- 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.
- Rich, P.V. 1980. The Australian Dromornithidae: a group of extinct large ratites. *Contrib. Sci., Nat. Hist. Mus. Los Angeles County* 330: 93-103.
- 1992. The Australian Dromornithidae: a group of extinct large ratites. *Mus. Nat. Hist. Los Angeles County, Sci. Ser.* 36: 93-104.
- Sibley, C. G. & J. E. Ahlquist. 1990. *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut. 352 pp.
- Sinclair, W. & M. Farr. 1932. Aves of the Santa Cruz beds. *Rep. Princ. Univ. Exped. Patagonia* 7: 157-191.
- Tambussi, C. P. & 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 pale-ontology. *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 245-264.
- Tonni, E. P. 1977. El rol ecológico de algunas aves fororracoideas. *Ameghiniana* 14: 316.
- 1980. The present state of knowledge of the Cenozoic birds of Argentina. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Contrib. Sci.* 330: 104-114.
- Witmer, L. M. & K. D. Rose. 1991. Biomechanics of the jaw apparatus of the gigantic Eocene groundbird *Diatryma*: implications for diet and mode of life. *Paleobiology* 17: 95-120.
- Woolfenden, G. E. 1961. Postcranial osteology of the waterfowl. *Bull. Flor. State Mus., Biol. Sci.* 6: 1-129.

Recibido: 27-XI-2006

Aceptado: 23-V-2007

Apéndice I

Listado de caracteres

- 1- Premaxilar: 0-lateralmente comprimido y dorsoventralmente alto; 1-lateralmente expandido y dorsoventralmente aplanado (Cracraft, 1988).
- 2- Proceso labial del premaxilar: 0-delgado; 1-dorsoventralmente alto (Andors, 1992).
- 3- Septo internarial: 0-imperforado; 1-perforado (Andors, 1992).
- 4- Órbitas, en vista lateral: 0-cercanas al plano dorsal del cráneo; 1-alejadas del plano dorsal del cráneo.
- 5- Proceso zigomático: 0-presente; 1-ausente (Andors, 1992).
- 6- Porción libre del lacrimal: 0-ausente o reducida; 1-presente y bien desarrollada (Andors, 1992).
- 7- Cresta para el músculo aductor externo articular muy bien desarrollada y desplazada al borde inferior del postorbital: 0-ausente; 1-presente.
- 8- Segunda barra yugal fusionada al proceso postorbital para formar un proceso esfenotemporal completo: 0-ausente; 1-presente (Dzerzhinsky, 1995).

- 9- Superficie ventral del proceso postorbital: 0-lisa o levemente excavada; 1-fuertemente excavada (Ericson, 1997).
- 10- Proceso paraoccipital separado del proceso ótico por: 1-una concavidad poco profunda o una línea recta; 1- una amplia concavidad redondeada.
- 11- Fosa temporal: 0-amplia y ubicada pósterodorsalmente; 1-reducida y desplazada pósteroventralmente.
- 12- Fontanelas occipitales: 0-presentes; 1-ausentes (Andors, 1992).
- 13- Basipterigoides medialmente expandido en una lámina transversal: 0-ausente; 1-presente (Andors, 1992).
- 14- Procesos basipterigoideos pedicelados: 0-ausentes; 1-presentes (Murray & Megirian, 1998).
- 15- Pterigoides, con el extremo posterior para su articulación para el cuadrado cilíndrico: 0-ausente; 1-presente (Cracraft & Clarke, 2001).
- 16- Articulación rostropterigoidea: 0-ausente; 1-presente (Cracraft & Clarke, 2001).
- 17- Margen dorsal del cuadrado, en vista lateral: 0-cóncavo; 1-recto (Ericson, 1997).
- 18- Número de cóndilos distales del cuadrado: 0-tres; 1-dos (Cracraft, 1988).
- 19- Cóndilo articular medial del cuadrado: 0-longitud anteroposterior comparada con el ancho lateromedial subiguales; 1-comprimido anteroposteriormente y expandido lateromedialmente (Andors, 1992).
- 20- Cuadrado con faceta caudal para el yugal muy amplia: 0-ausente; 1-presente (Murray & Megirian, 1998).
- 21- Proceso orbital del cuadrado: 0-presenta una gran incisura ventral; 1-incisura ventral obsoleta o ausente (Andors, 1992).
- 22- Proceso orbital del cuadrado: 0-delgado; 1-dorsoventralmente extendido.
- 23- Cuadrado con el proceso para el origen del músculo mandibular profundo externo: 0-ausente; 1-presente (Andors, 1992).
- 24- Proceso pterigoideo del cuadrado: 1- dorsoventralmente reducido, protruyente y redondeado; 2- dorsoventralmente amplio, protruyente y elíptico; 3-dorsoventralmente reducido, poco desarrollado y redondeado.
- 25- Proceso pterigoideo del cuadrado: 0-orientado horizontalmente ; 1-dirigido dorsalmente.
- 26- Lámina interna de los palatinos: 0-presente y bien desarrollada; 1-obsoleta (Ericson, 1997).
- 27- Sínfisis mandibular: 0-antroposteriormente extensa y relativamente elongada (abarca más del 35 % de la longitud mandibular total); 1-antroposteriormente comprimida y lateromedialmente amplia (abarca me-nos del 35 % de la longitud mandibular total).
- 28- Proceso mandibular medial: 0-subigual en toda su longitud; 1-bien expandido distalmente (Andors, 1992).
- 29- Proceso retroarticular de la mandíbula: 0-corto y posteriormente trunco; 1-lateralmente comprimido y posteriormente agudo (Andors, 1992).
- 30- Receso cónico de la mandíbula: 0-ausente o superficial; 1-profundo (Andors, 1992).
- 31- Foramen procoracoides del coracoides: 0-ausente o presente pero pobremente desarrollado; 1-presente y muy amplio.
- 32- Cuello coracoidal: 0-subcilíndrico; 1-lateralmente expandido (Woolfenden, 1961).
- 33- Porción esternal del coracoides fuertemente expandida: 0 -ausente; 1 -presente (Andors, 1992).
- 34- Esternón fuertemente pneumatizado en su cara visceral: 0-ausente; 1-presente (Livezey, 1986).
- 35- Trabécula medial del extremo distal del esternón: 0-aguda y bien proyectada posteriormente; 1-ancha, subcuadrangular y poco proyectada posteriormente.
- 36- Acromion de la escápula: 0-agudo y elongado; 1-acortado (Andors, 1992).
- 37- Extremo distal del húmero comprimido anteroposteriormente y expandido lateromedialmente: 0-ausente; 1-presente (Olson, 1999).
- 38- Extremo distal del radio: 0-de ancho subigual al de la diáfisis ósea; 1-fuertemente expandido distalmente.
- 39- Receso iliaco: 0-profundo; superficial (Andors, 1992).
- 40- Fosa renal de la pelvis: 0-profunda; 1-superficial (Andors, 1992).
- 41- Cresta iliaca caudal: 0-aguda y bien desarrollada; 1-pobremente definida (Andors, 1992).
- 42- Surco intercondilar distal del tibiotarso: 0-estrecho y profundo; 1-amplio y poco profundo (Andors, 1992).
- 43- Cóndilo medial del tibiotarso anteroposteriormente elongado: 0-ausente; 1-presente (Andors, 1992).
- 44- Cóndilo interno del tibiotarso fuertemente dirigido medialmente: 0-ausente; 1-presente (Alvarenga, 1982).
- 45- Tamaño del cóndilo medial comparado con el lateral: 0-cóndilo lateral menor que el medial, o subiguales en tamaño; 0-cóndilo lateral mayor que el medial (Bourdon, 2005).
- 46- Prominencia intercotilar proximal del tarsometatarso: 0-estrecha y baja; 1-amplia y profunda (Andors, 1992).
- 47- Fosa parahipotalar del tarsometatarso: 0-amplia; 1-pequeña (Ericson, 1997).
- 48- Ubicación de la apertura distal del canal extensor del tibiotarso: 0-medial; 1 -centralizada (Ericson, 1997).
- 49- Tróclea II del tarsometatarso: 0-ubicada prácticamente a la misma altura o más abajo que la tróclea IV; 1- posicionada proximalmente (Ericson, 1997).
- 50- Falanges ungueales: 0-agudas, ventralmente curvadas y de sección subtriangular; 1- agudas, ventralmente curvadas y de sección subcircular; 2-redondeadas, ventralmente planas y de sección subtriangular (Dolgopol de Sáez, 1927).
- 51- Falanges ungueales con expansiones proximolaterales: 0-ausentes; 1-presentes.

Apéndice II

Matriz de datos

El estado cero (0) representa la condición plesiomórfica de los caracteres estado; los estados 1-2 representan la condición derivada de los caracteres. El signo de interrogación (?) indica que dicho carácter no se ha preservado en el material disponible del taxón. El guión (-) indica que la región anatómica en cuestión se presenta tan modificada que el estado de carácter no puede ser analizado en un determinado taxón.

Tinamidae 00000 00000 00000 00000 00000 00000 00000 00000 00000 00000 0 Rallidae 00000
 00000 00000 00000 00000 00000 00000 00000 00000 00000 0 *Paraphysornis* 0???? 0???? ?0??
 0?000 00010 ?0100 000?? 010?? ?0001 00001 0 *Tolmodus* 00000 00000 00?00 00000 00010
 00100 000?? 00000 00001 00001 0 *Phorusrhacos* 0???? 0???? ????0 ??00? ????? ?0100 000??
 ?0??? ?0001 00001 0 Galliformes 00000 00000 00000 01100 00120 00010 00000 00000 00000
 00001 0 *Diatryma* 01000 10010 01101 01110 11130 00110 1010? 00011 11111 10100 1 *Brontornis*
 ????? ????? ????? ?1110 ?1?11 ?1??? ????0 ????? ?1111 10-00 1 Dromornithidae 01000 10?10
 1111? 01111 11111 ?11?? 1?-00 ?011 11111 10100 1 Anhimidae 01111 11111 11111 11111
 11111 11111 11111 11111 11111 10101 0 Anseranatidae 11111 11111 10111 11111 11111 11111
 11111 11111 11111 10101 0 Anatoidea 11101 10110 10111 11111 11111 11110 00100 00011
 11111 11111 0