

# El registro paleontológico de las Aves del “Mesopotamiense” (Formación Ituzaingó; Mioceno tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos, Argentina

Jorge I. NORIEGA<sup>1</sup> y Federico L. AGNOLIN<sup>2,3</sup>

**Abstract:** *THE PALEONTOLOGICAL RECORD OF BIRDS OF THE “MESOPOTAMIENSE” (ITUZAINGÓ FORMATION, LATER MIOCENE-PLIOCENO) OF THE ENTRE RÍOS PROVINCE, ARGENTINA.*-The fossil record of birds coming from the “Mesopotamian” levels (Upper Miocene) of the Ituzaingó Formation (Upper Miocene-Pliocene) at the Entre Ríos Province in Argentina consists in 16 taxa grouped in 8 families (Rheidae, Anatidae, Anhingidae, Palaelodidae, Phoenicopteridae, Ciconiidae, Gruidae, and Phorusrhacidae) and 6 orders. The assemblage is dominated by waterbirds (darters, ducks, flamingos, storks, and cranes) adapted to wetlands, marshes, and forested areas along the margins of the incipient Paraná river. The presence of open savanna areas developed farther from the river margins are inferred by the records of some terrestrial birds such as rheas and phororhacids.

**Resumen:** *EL REGISTRO PALEONTOLÓGICO DE LAS AVES DEL «MESOPOTAMIENSE» (FORMACIÓN ITUZAINGÓ, MIOCENO TARDÍO-PLIOCENO) DE LA PROVINCIA DE ENTRE RÍOS, ARGENTINA.*- El registro paleontológico de las Aves del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío) de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, Argentina, consiste en 16 taxones agrupados en ocho familias (Rheidae, Anatidae, Anhingidae, Palaelodidae, Phoenicopteridae, Ciconiidae, Gruidae y Phorusrhacidae) y seis órdenes. El conjunto está dominado por aves acuáticas (biguás-víbora, patos, flamencos, cigüeñas y grullas) adaptadas a humedales, pantanos y áreas forestadas a lo largo de las márgenes del incipiente río Paraná. Se puede también inferir la presencia de áreas abiertas tipo sabana desarrolladas más allá de la ribera a partir de los registros de aves netamente terrestres como los ñandúes y fororrácidos.

**Key words:** Miocene, birds, Mesopotamiense.

**Palabras clave:** Mioceno, Aves, Mesopotamiense.

## Introducción

Los niveles más basales de la Formación Ituzaingó, aflorantes en las barrancas orientales del río Paraná y sus principales tributarios, desde poco más al norte de la ciudad de Paraná y hasta La Paz en la provincia de Entre Ríos, han brindado una importante diversidad de vertebrados continentales (Cione *et al.*, 2000). Los niveles portadores, conocidos tradicionalmente como “Mesopotamiense” o “Conglomerado osífero” (Frenguelli, 1920), se presentan en forma de bancos conglomerádicos compuestos de arenas blanquecinas, ocre y amarillento-rojizas y clastos de arcillas, con una exposición muy saltuaria y en discordancia erosiva sobre los niveles marinos de la Formación Paraná (Aceñolaza, 1976). La antigüedad del “Conglomerado osífero” ha sido largamente debatida (Pascual y Odreman Rivas, 1971), aunque actualmente existe suficiente consenso entre los paleontólogos de vertebrados en atribuirle al Mioceno tardío (Edad Huayqueriense) en base al significado biocronológico de la fauna de mamíferos incluidos (Cione *et al.*, 2000).

<sup>1</sup> Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, CICYTTP-CONICET, Mater y España (3105) Diamante, Entre Ríos, E-mail: [cidnoriega@infoaire.com.ar](mailto:cidnoriega@infoaire.com.ar)

<sup>2</sup> Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Av. Angel Gallardo, 470 (1405). Buenos Aires, Argentina, E-mail: [fedeagnolin@yaboo.com.ar](mailto:fedeagnolin@yaboo.com.ar)

<sup>3</sup> Área Paleontología. Fundación de Historia Natural “Félix de Azara”. Departamento de Ciencias Naturales y Antropología. CEBBAD - Universidad Maimónides. Valentín Virasoro 732 (1405BDB). Buenos Aires, Argentina.

La presente contribución comprende una síntesis actualizada de la composición taxonómica de la avifauna del “Mesopotamiense”, con comentarios sobre sus taxones más representativos. Se ilustran con fotografías los materiales novedosos y aquellos éditos previamente no figurados. Además, incluye una discusión final sobre aspectos paleobiogeográficos y paleoambientales que surgen del análisis de la composición de dichas aves.

## Sistemática

El registro fósil comprende, hasta el momento, 16 taxones incluidos en ocho familias y seis órdenes de aves. El estado muy fragmentario de gran parte de los ejemplares nos llevó a ser cautos en las asignaciones sistemáticas, impidiendo en muchos casos alcanzar determinaciones certeras inferiores a las categorías de familia o tribu.

Además, se rectifica información brindada en un listado preliminar (Noriega y Agnolin, 2006), descartándose del mismo los registros de Vulturidae y Accipitridae.

Las referencias específicas sobre la naturaleza de los ejemplares fósiles citados, los repositorios y los números de colección, se detallan principalmente cuando se citan nuevos materiales. La información referente a ejemplares previamente estudiados se encuentran resumidas en Patterson y Kraglievich (1960), Noriega (1994; 1995; 2002), Alvarenga y Höfling (2003), Noriega y Piña (2004) y Areta *et al.* (2007). Se sigue el arreglo sistemático de Alvarenga y Höfling (2003) para los Phorusrhacidae. La totalidad de las medidas está dada en milímetros.

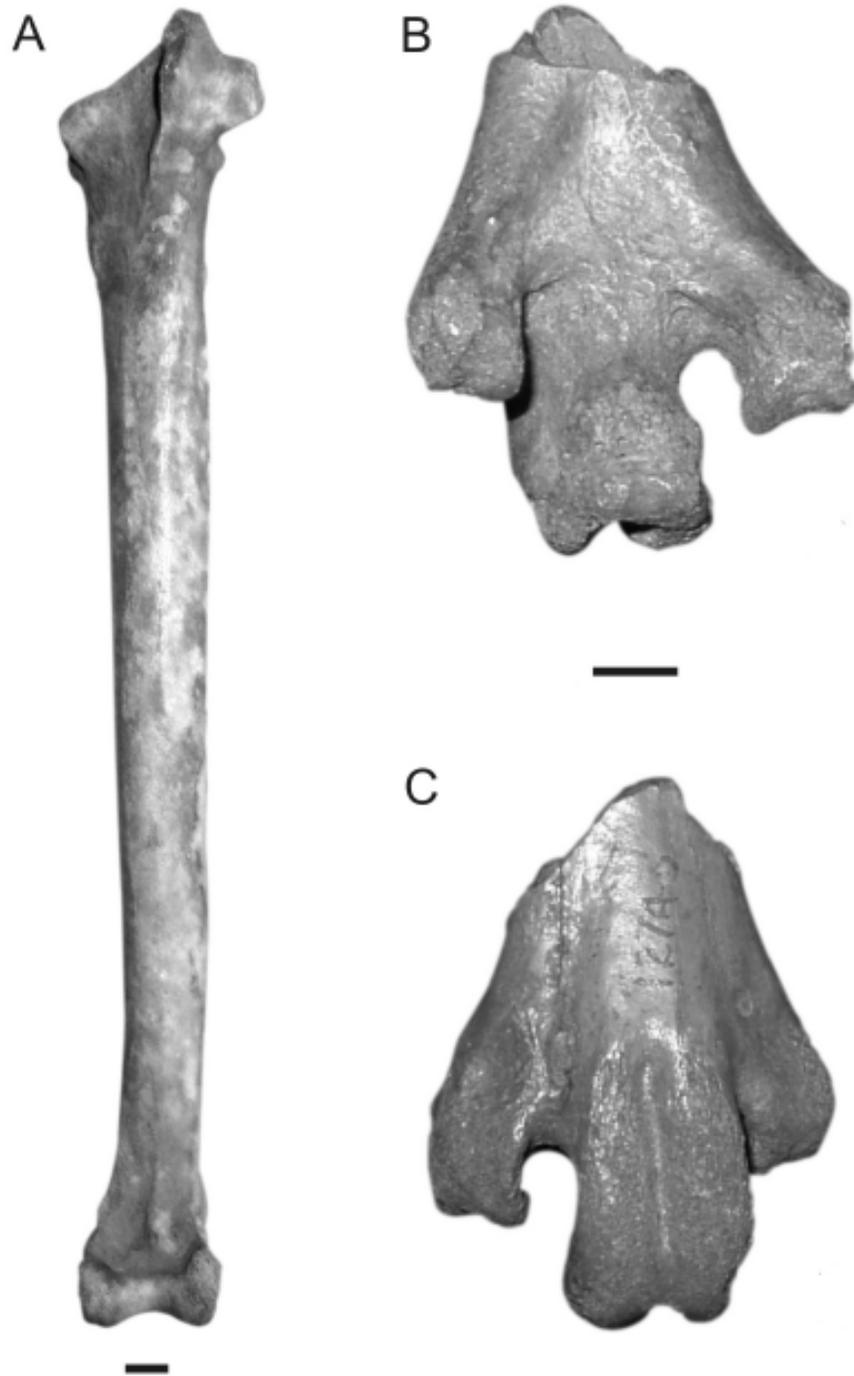
El listado de los taxones se detalla a continuación:

- Orden Rheiformes (Forbes, 1884)
- Familia Rheidae (Bonaparte, 1849)
- Género *Pterocnemia* Gray
- *Pterocnemia* sp.
- (Fig. 1 A-C)

**COMENTARIOS.** El Orden Rheiformes integra una ancestral radiación de aves gondwánicas, mayoritariamente cursoriales y no voladoras, conocidas como el clado de las Ratites o Paleognatas. Comprende actualmente a los ñandúes (*Rhea americana*) y choiques (*Pterocnemia pennata*), reunidos en una única familia endémica de Sudamérica. El registro fósil del grupo se extiende al Paleoceno de Brasil y de la Patagonia argentina, siendo llamativamente escasos en lo que resta del amplio período Terciario y más abundantes en el Cuaternario (Cuello, 1988; Alvarenga, 1983; Tambussi y Noriega, 1996).

Los materiales no pudieron asignarse a ninguna de las especies vivientes o extinguidas conocidas, exhibiendo un mosaico de caracteres novedosos sumados a otros observables en las especies de *Rhea* y *Pterocnemia* (Noriega, 1995). A los ejemplares originalmente descritos por Noriega (1995), deben sumarse cuatro nuevos tarsometatarsos distales (MACN PV 12735, 12743, 12737, 12740; Fig. 1 B-C), un tibiotarso completo (CICYTTP-PV-A-157; Fig. 1 A) y un fémur incompleto (MACN PV 17751).

Los tarsometatarsos del “Mesopotamiense” se asemejan claramente a los de *Pterocnemia* en la lateralización de la ecto y entotróclea y, consecuentemente, presentan anchos surcos intertrocleares (Fig. 1 B-C); en tanto que en *Rhea* son reducidos. Ambas trócleas se ubican algo más proximales respecto a la mesotróclea en comparación con las formas vivientes. Los márgenes de los rebordes mesotrocleares se continúan proximalmente como dos suaves indicaciones en la diáfisis; en tanto que en *Rhea* estas prolongaciones son casi imperceptibles y en *Pterocnemia* finalizan abruptamente a nivel del foramen distal.



**Figura 1.** *Pterocnemia* sp. *Tibiotarso*, CICCYYTP-PV-A-157; en vista anterior, **A.** Tarsometatarso, MACN PV 12743, en vista posterior, **B.** y anterior, **C.** Escala 1 cm.

Los dos ejemplares representados por tibiotarsos muestran una marcada afinidad morfológica con *Pterocnemia* (Fig. 1 A). Así, la superficie articular interna de la extremidad proximal es muy similar a la observada en *Pterocnemia* en forma y tamaño, es decir más amplia que en *Rhea*. La inserción ligamentaria es poco saliente, como en *Pterocnemia*, en tanto que en *Rhea* es muy prominente. El borde externo de la cresta cnemial externa es semejante al de *Pterocnemia*, i.e. abultado, romo, y menos proyectado lateralmente que en *Rhea*, en donde remata en un proceso agudo. En vista proximal, la cresta cnemial interna es corta y de base ensanchada, similar en configuración a *Pterocnemia*, es decir menos proyectada anteriormente que en *Rhea*. El área de articulación de la fibula está menos pronunciada que en *Pterocnemia* y aún mucho menos que en *Rhea*. La prominencia para la inserción del ligamento interno es continua con aquella para el ligamento transversal, como en *Pterocnemia*; en tanto que en *Rhea* ambas superficies están interrumpidas por la escotadura conformada por la porción más distal del surco tendinoso. El surco tendinoso está muy excavado y bien delimitado como en *Pterocnemia*, extendiéndose más proximalmente que en *Rhea*; en tanto que en *Rhea* es más superficial y con límites más difusos. El cóndilo externo está menos expandido posteriormente que en *Rhea*, como en *Pterocnemia*, por lo que su contorno es menos elíptico. La prominencia ligamentaria externa está, al igual que en *Pterocnemia*, poco pronunciada y en posición algo más distal que en *Rhea*, en la que es bien notoria y más proximal. La cara medial del cóndilo interno está menos excavada que en *Rhea*, similar a lo observado en *Pterocnemia*. Los rebordes posteriores de los cóndilos externo e interno son proximalmente más convergentes y algo menos paralelos que en *Rhea*, por lo que el surco intercondilar posterior se angosta proximalmente como sucede en *Pterocnemia*. Un suave reborde transversal une los bordes condilares posteriores proximalmente en los ejemplares fósiles, en tanto que este resalto está bien remarcado en *Pterocnemia* y ausente en *Rhea*. La diáfisis se presenta algo más aplanada que en *Pterocnemia* en su sección inmediatamente proximal al surco intercondilar posterior y aún mucho más que en *Rhea*.

Las medidas de CICYTTP-PV-A-157 son las siguientes: ancho transversal máximo de la epífisis distal, 37; profundidad del cóndilo interno, 33, 25; profundidad del cóndilo externo 33; ancho transversal mínimo de la diáfisis, 21, 60; profundidad mínima de la diáfisis, 15, 25; ancho transversal máximo de la epífisis proximal, 42, 36.

Considerando que la mayor afinidad morfológica de los fósiles se da con las formas de *Pterocnemia*, así como que la totalidad de los tarsometatarsos pueden referirse a un mismo taxón, al igual que los tibiotarsos, resulta plausible pensar que todos los ejemplares corresponden a dicho género. Asimismo, consideramos que las diferencias detectadas con las formas vivientes de *Pterocnemia* permitirían en un futuro erigir una nueva especie.

- Orden Anseriformes (Wagler, 1831)
- Familia Anatidae Leach, 1820
- Subfamilia Dendrocheninae Livezey y Martin, 1988
- Género y especie indeterminados
- Subfamilia Anatinae
- Género y especie indeterminados

**COMENTARIOS.** La subfamilia Dendrocheninae está compuesta por los géneros *Mionetta* Livezey y Martin y *Dendrochen* Miller del Mioceno temprano de Europa y América del Norte, respectivamente (Livezey y Martin, 1988). Es un primitivo grupo de anátidos con más afinidades con los patos silbones (Dendrocygninae), los cisnes y gansos (Anserinae), que con los verdaderos patos (Anatinae). Sin embargo, las relaciones de parentesco entre las formas fósiles y vivientes mencionadas, así como cuestiones nomenclaturales surgidas de análisis filogenéticos que las incluyen junto a otros taxones de anátidos sudamericanos extintos (e.g. *Cayaoa bruneti* Tonni, 1979), se encuentran actualmente bajo revisión (Noriega *et. al.*, en preparación). De cualquier manera, su

presencia en el “Mesopotamiense” amplía el registro de los dendroqueninos desde el punto de vista cronológico y geográfico al Mioceno tardío del Hemisferio Sur (Noriega, 1995).

El anátido Anatinae consiste en un único fragmento muy incompleto, deteriorado y poco informativo de tibiotarso (MACN PV 11257). Se asigna a la subfamilia Anatinae por presentar el cóndilo externo extendido más distalmente que el interno y el surco intercondilar posterior relativamente estrecho. El tibiotarso aquí descrito es indistinguible del género *Anas* (Campbell, 1979; Woolfenden, 1961).

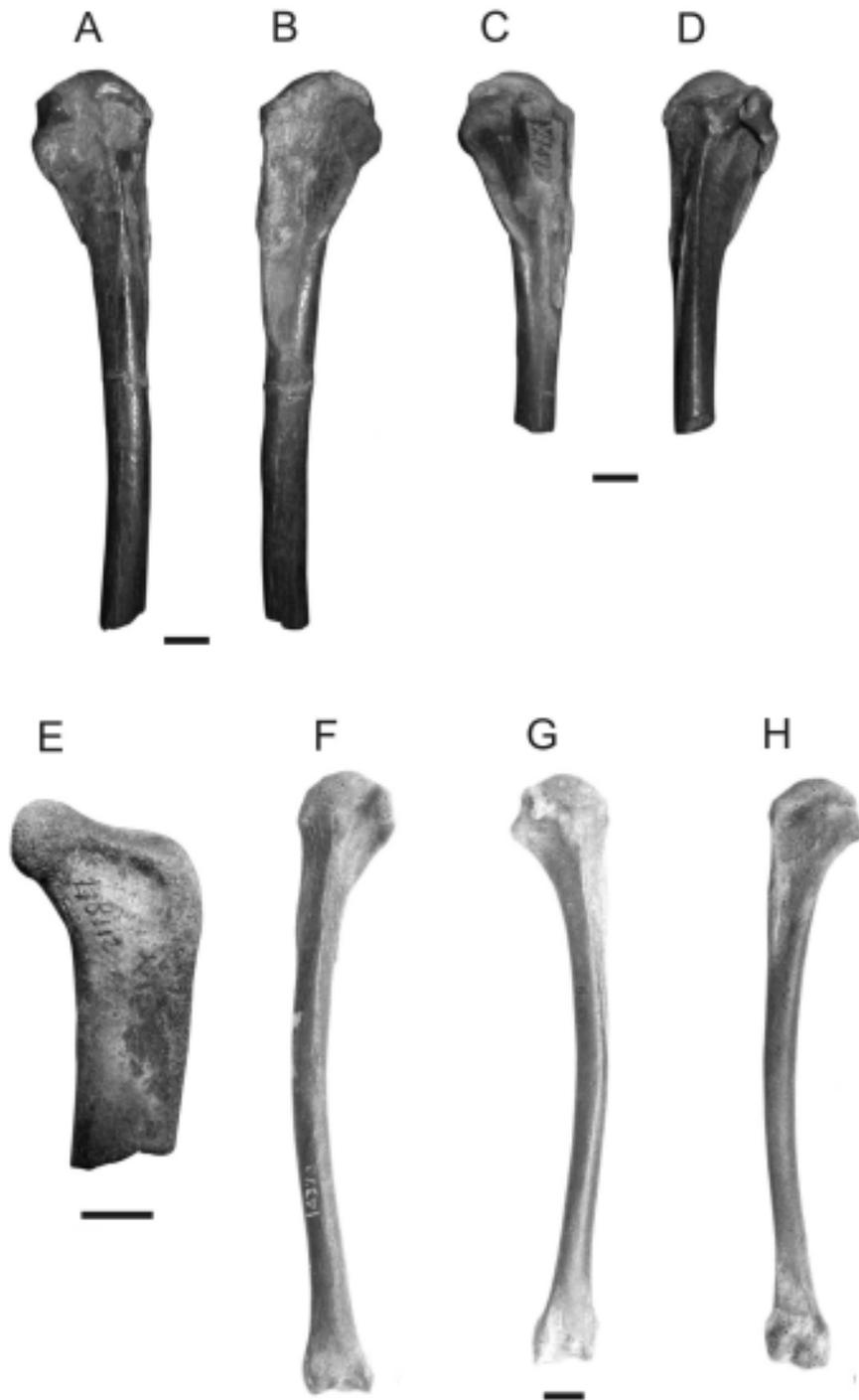
- Orden Pelecaniformes Sharpe, 1891
- Familia Anhingidae Reichenbach, 1849
- *Macranbinga paranensis* Noriega, 1992  
(Fig. 2 A-D)

**COMENTARIOS.** Se trata de un biguá-víbora, cuyo tamaño supera ampliamente al de cualquiera de las especies vivientes y se halla entre las formas fósiles integrantes de la gran radiación de anhingidos gigantes del Mioceno de América del Sur. Su masa corporal fue estimada recientemente en 5, 4 kg (Noriega, 2001). El análisis morfo- funcional elaborado en base a distintos elementos del esqueleto apendicular (pelvis, fémur, tibiotarso, tarsometatarso, coracoides, húmero y carpometacarpo) permitió inferir mecanismos de locomoción aérea y acuática muy similares a los empleados por los miembros de la familia Phalacrocoracidae (cormoranes o biguáes), considerada tradicionalmente como el grupo hermano de los Anhingidae (Noriega, 2001). Asimismo, estudios filogenéticos preliminares ubican a *Macranbinga paranensis* muy cercanamente emparentada con “*Anbinga fraileyi*” Campbell 1996 y, a ambas especies, más derivadas que *Meganbinga chilensis* Alvarenga 1995 (Noriega y Alvarenga, 2002).

En esta contribución damos a conocer nuevos materiales que completan el conocimiento acerca de la morfología del húmero (MACN PV 12736, 12747, 12748; Fig. 2 A-D), más específicamente de su extremidad proximal, y del extremo proximal del tibiotarso (MACN PV 12741) de *Macranbinga paranensis*; elementos apendiculares, estos últimos, que se conocían parcialmente a partir de ejemplares incompletos o muy erodados (Noriega, 2002).

En MACN PV 12736 y 12747 (Fig. 2 A-D) pueden apreciarse los siguientes caracteres que los diferencian de *Anbinga anbinga* y son idénticos a los observados por Campbell (1996) en “*Anbinga fraileyi*”: tuberosidad externa menos prominente; cresta principal de la diáfisis (*margo caudalis*) bien marcada y confluyente con la inserción del *ligamentum coracobumeralis*; fosa neumática e impresión del *m. coracobrachialis cranialis* más superficiales; inserción del *m. pectoralis* indivisa en porciones proximal y distal; sulcus ligamentosus transversus proporcionalmente más excavado ventralmente.

MACN PV 12741 es asignado a *Macranbinga paranensis* por su tamaño y proporciones, ambos coincidentes con las de los extremos distales de tibiotarsos descritos por Noriega (2002). Las diferencias con la especie sudamericana viviente *Anbinga anbinga* residen principalmente en la presencia de la cresta patelar más baja que la cresta cnemial externa y la cresta cnemial lateral, en vista proximal, de contorno triangular. Estos dos caracteres son compartidos también con el taxón extinto del Perú “*Anbinga fraileyi*”, lo que refuerza la inclusión de este último dentro del género *Macranbinga*, tal como fuera sugerido por autores previos (Rinderknecht & Noriega, 2002; Noriega & Alvarenga, 2002; Noriega, 2002).



**Figura 2.** *Macranhinga paranensis*. Húmeros, MACN PV 12736 y 12747; en vistas anconal, **A.** y **D.**, y palmar, **B.** y **C.**, respectivamente. *Macranhinga ranzii*. Fémur, MACN PV 14371; en vista anterior, **E.** *Anhinga minuta*. Húmeros, MACN PV 14373 y 14379; en vista anconal, **F.** **G.**, y palmar, **H.**, respectivamente. Escala 1 cm.

- *Macranbinga ranzii* Alvarenga y Guilherme, 2003

(Fig. 2 E)

**COMENTARIOS.** Se trata de un biguá-víbora del género *Macranbinga*, cuyo tamaño supera en más de un 20 % a las restantes especies del género (i.e. *M. paranensis*; "*A. fraileyi*"), constituyendo una de las especies más grandes del género; siendo, sin embargo, de tamaño menor que los materiales referidos a *Giganbinga* (véase más adelante). Esta especie ha sido basada en un fémur incompleto, al que fueron referidos numerosos elementos postcraneos, todos ellos procedentes del Mio-Plioceno del río Acre, en Brasil (Alvarenga y Guilherme, 2003). El material aquí reportado (MACN PV 14371; Fig. 2 E) consiste en un extremo proximal de fémur izquierdo que es referible a *Macranbinga* por los caracteres citados por Noriega (2002), incluyendo la diáfisis femoral robusta, cresta trocántérica más desarrollada que en *Anbinga* e impresiones obturadoras fuertemente desarrolladas. El gran tamaño de MACN PV 14371 permite referirlo a la especie *M. ranzii* (Ancho transversal proximal, 30; ancho mínimo de la diáfisis, 16; diámetro de la cabeza femoral,  $\approx 13$ ), siendo de tamaño mayor que *M. paranensis* (Ancho transversal proximal, 22, 5; ancho mínimo de la diáfisis, 11, 5; diámetro de la cabeza femoral, 12; Noriega, 2002; Areta *et al.* 2007).

Constituye la primera cita de *M. ranzii* para la Argentina.

- cf. *Giganbinga* Rinderknecht y Noriega, 2002

- cf. *Giganbinga* sp.

**COMENTARIOS.** El género *Giganbinga*, con su especie tipo *G. keiyuensis*, se reconoció originalmente para el Plioceno-Pleistoceno de Uruguay en base a una pelvis y sinsacro articulados (Rinderknecht y Noriega, 2002). Posteriormente, Areta *et al.* (2007) dieron a conocer el extremo distal de un fémur procedente del "Mesopotamiense" (MACN PV 12179) que atribuyeron tentativamente a este género. Se trata de un ejemplar cuya masa corporal fue estimada en 17, 7 kg, excediendo muy ampliamente a la especie viviente *Anbinga anbinga* (1, 25 kg) y aún muy superior a otras formas fósiles gigantes conocidas, incluyendo a *G. keiyuensis* con 12, 8 kg (Areta *et al.*, 2007).

- cf. *Anbinga minuta* Alvarenga y Guilherme, 2003

(Fig. 2 F-H)

**COMENTARIOS.** Este taxón fue erigido por Alvarenga y Guilherme (2003) sobre la base de un tibiotarso (Holotipo depositado en la Universidad Federal de Acre, UFAC 4720) y un húmero casi completo (Paratipo, UFAC 4719) provenientes de la región brasileña de Acre (Formación Solimões; Mioceno-Plioceno). En su diagnosis, Alvarenga y Guilherme (2003) señalan que el ejemplar referido a *Anbinga minuta* es de menor tamaño que *Anbinga anbinga* y difiere de las especies vivientes del género por presentar: la cresta principal de la diáfisis (*margo caudalis*) dirigida hacia la cabeza humeral y no hacia la tuberosidad interna o ventral; la fosa olecraneana más superficial; y la impresión del *m. brachialis anticus* más ancha, con su borde distal más profundo y menos oblicuo.

Noriega (1995) dio a conocer seis húmeros aislados procedentes del "Mesopotamiense" (MLP 88-IX-20-7/8; MACN PV 14373, 14379, 13508, 13510; Fig. 2 F-H), algunos completos y otros parciales, pero sin llevar las determinaciones más allá del nivel familiar; sin embargo, señaló que estos materiales probablemente representarían a una nueva especie de *Anbinga*. Estos ejemplares están caracterizados por presentar la diáfisis muy curvada y la fosa neumática cerrada, sugiriendo esta configuración la probable incapacidad de vuelo de la especie (Noriega, 1995). Si bien la morfología de estos húmeros del "Mesopotamiense" es suficientemente distinta a la de las espe-

cies conocidas de aningas vivientes, la configuración de la cresta principal de la diáfisis, la fosa olecraneana y, en menor medida, la inserción del m. brachialis anticus, la asemejan mucho a la observada en *A. minuta*. Por el contrario, el tamaño habría sido similar al de la viviente *Anbinga anbinga* y, por lo tanto, algo mayor que *A. minuta*.

Será necesario contar con material adicional y más completo para ajustar la asignación sistemática de nuestros materiales e incrementar el conocimiento de *A. minuta* que, hasta el momento, está representada tan sólo por un húmero.

- Orden Charadriiformes (Huxley, 1867)
- Familia Palaelodidae (Stejneger, 1885)
- Género *Palaelodus* Milne Edwards, 1863
- *Palaelodus* cf. *ambiguus* Milne Edwards, 1863  
(Fig. 3 H-I)

**COMENTARIOS.** Los palelódidos constituyen un grupo extinguido de flamencos, con una distribución cosmopolita durante gran parte del Cenozoico que incluyó a Europa, Australia, América del Norte y el actual territorio de Brasil en América del Sur (Cheneval, 1983; Cheneval y Escuillié, 1992; Alvarenga, 1990). El género *Palaelodus* se encuentra representado por cinco especies extinguidas de flamencos primitivos de proporciones gráciles (Baird y Vickers Rich, 1998). El registro del género en Sudamérica se restringe a escasos materiales de *Palaelodus* aff. *ambiguus* colectados en sedimentos del Oligo-Mioceno de Brasil (Alvarenga, 1990).

En este trabajo referimos el extremo distal de un tarsometatarso derecho (MACN PV 12756; Fig. 3 H-I) al género *Palaelodus*. Este material es asignable a la familia Palaelodidae y se distingue de los Phoenicopteridae por presentar: la diáfisis metatarsal transversalmente comprimida; la superficie articular de la tróclea IV orientada proximalmente; la tróclea metatarsal II transversalmente comprimida y conectada a la diáfisis metatarsal en un ángulo más o menos recto; la tróclea metatarsal II más larga y, en vista medial, su ápice no está dirigido acentuadamente hacia atrás como en Phoenicopteridae (Cheneval, 1983; Alvarenga, 1990; Baird y Vickers Rich, 1998). Más aún, entre los Palaelodidae, MACN PV 12756 es referible a *Palaelodus* por la siguiente combinación de caracteres: cara anterior de la diáfisis metatarsiana aplanada y estrecha; foramen vascular distal amplio, continuándose en un profundo y bien delimitado surco extensor; tróclea III no dirigida anteriormente y carente de una bien marcada concavidad que la delimite proximalmente (Cheneval, 1983; Baird y Vickers Rich, 1998). Debido a su naturaleza fragmentaria, MACN PV 12756 no puede ser referido con absoluta seguridad a ninguna especie de *Palaelodus*; sin embargo, es notable su coincidencia en medidas y morfología con materiales referibles a *Palaelodus ambiguus* (Alvarenga, 1990).

Sus medidas son las siguientes: Ancho transversal máximo de la epífisis distal, 16, 6; ancho transversal máximo de la diáfisis, 5, 66; profundidad de la diáfisis, 7, 5; profundidad de la tróclea III, 12, 25; ancho transversal de la tróclea III, 6, 2; ancho transversal de la tróclea II, 5, 3.

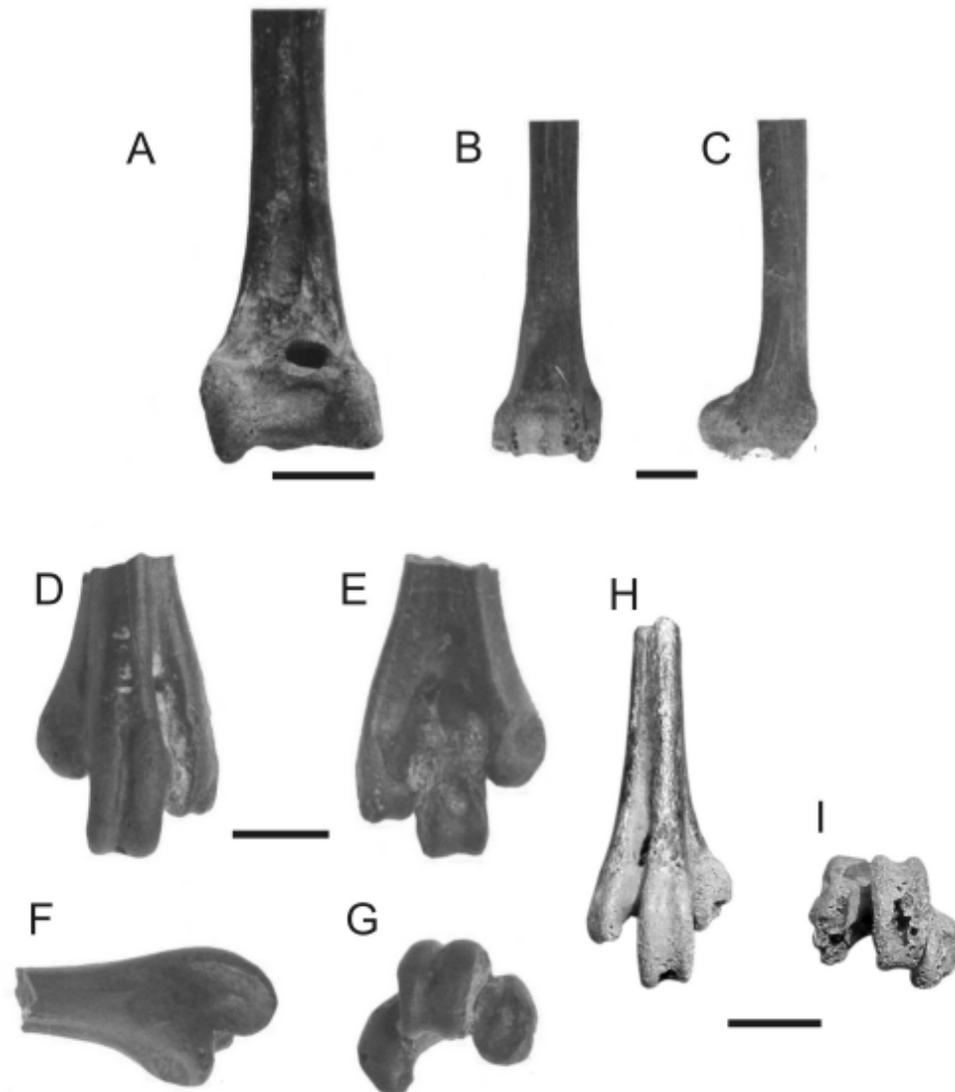
- Género *Megapalaelodus* Miller, 1944
- *Megapalaelodus* sp.  
(Fig. 3 A-G)

**COMENTARIOS.** El género *Megapalaelodus* incluye a numerosas especies de flamencos grandes y robustos que, conjuntamente con aquellas del género *Palaelodus*, son incluidas en la extinta familia Palaelodidae (Cheneval, 1983). Sólo dos ejemplares referibles a *Megapalaelodus* se conocen de Argentina: los extremos distales de un tibiotarso derecho (MLP 88-IX-20-13; Fig. 3 A-C) y de un tarsometatarso izquierdo (MACN PV 14361; Fig. 3 D-G), ambos procedentes del "Mesopotamiense". Estos materiales constituyen los únicos registros del género *Megapalaelodus* en Sudamérica.

MLP 88-IX-20-13 ha sido ya discutido con anterioridad en un trabajo previo (Noriega, 1995).

MACN PV 14361 (Fig. 3 D-G) es referible a *Megapaloelodus* por presentar: la diáfisis metatarsal transversalmente ensanchada y anteroposteriormente comprimida; la tróclea III elongada; las trócleas II y III con superficies articulares reducidas; la tróclea metatarsal III bien proyectada anteriormente; y los surcos intertrocleares extremadamente amplios y profundos (Noriega, 1994; Baird y Vickers Rich, 1998).

Sus medidas son las siguientes: Profundidad de la diáfisis por encima del nivel de las bases trocleares, 7, 5; ancho transversal de la diáfisis por encima del nivel de las bases trocleares, 11, 6; ancho transversal de la epífisis distal, 20, 5; ancho transversal de la tróclea III, 8, 5; profundidad de la tróclea III, 11; largo de la tróclea III, 14; ancho transversal de la tróclea IV, 6, 4; ancho transversal de la tróclea II, 6, 25.



**Figura 3.** *Megapaloelodus* sp. Tibiotarso, MLP 88-IX-20-13; en vistas anterior, **A.**, posterior, **B.**, y lateral, **C.** Tarsometatarso, MACN PV 14361; en vistas anterior, **D.**, posterior, **E.**, lateral, **F.**, y proximal, **G.** *Palaelodus* cf. *ambiguus*. Tarsometatarso, MACN PV 12756; en vistas anterior, **H.**, y distal, **I.** Escala 1 cm.

- Familia Phoenicopteridae Bonaparte, 1831
- Subfamilia Phoenicopterinae Bonaparte, 1831
- Género y especie indeterminados

**COMENTARIOS.** El registro de flamencos modernos en América del Sur está restringido al Mioceno tardío-Plioceno de Argentina y Uruguay (Ubilla *et al.*, 1990), Oligoceno tardío de Brasil (Alvarenga, 1990) y a neoespecies cuaternarias (Cuello, 1980).

El estado de preservación del extremo proximal del tarsometatarso aquí analizado (MACN PV 14362) impiden una asignación sistemática más ajustada; sin embargo, es muy semejante su morfología a la observada en el género actual *Phoenicopterus* (Noriega, 1995).

Damos a conocer en esta contribución un nuevo ejemplar referible a Phoenicopterinae. Se trata de un fragmento de ulna (MACN 12751), consistente en aproximadamente la mitad proximal de la diáfisis con su respectiva epífisis. El largo máximo conservado es de *c.*96 mm. El estado de preservación impide profundizar el análisis sistemático.

- Orden Ciconiiformes Garrod, 1874
- Familia Ciconiidae Sundevall, 1836
- Tribu Mycteriini Mayr y Cottrell, 1979
- cf. *Mycteria* sp.
- (Fig. 4 E-F)

**COMENTARIOS.** Este registro confirma la presencia de los Mycteriini, tribu de cigüeñas estrictamente americanas, en el Terciario superior de América del Sur y amplía sustancialmente su biocrón, ya que la mayoría de los registros previos están concentrados en el Cuaternario (Cuello, 1988; Noriega, 1994; 1995).

Los ejemplares recuperados, consistentes en sólo dos tarsometatarsos muy fragmentarios (MLP 88-IX-20-14; MACN PV 13509; Fig. 4 E-F), presentan una morfología muy similar a la del género *Mycteria* y diferente a la de *Jabiru* y *Ciconia*. Ambos son referibles a la tribu Mycteriini por los siguientes caracteres: en vista distal, trócleas metatarsales relativamente poco expandidas anteroposteriormente; diáfisis pobremente comprimida anteroposteriormente y con el surco metatarsiano anterior muy amplio y excavado proximalmente; surco para el foramen distal profundo; rebordes laterales de la tróclea III agudos; tróclea IV posicionada muy posteriormente; trócleas II y IV más alineadas o paralelas al eje de la diáfisis (Noriega, 1994; Suárez y Olson, 2003). Los materiales aquí reportados son prácticamente indistinguibles de *Mycteria americana*, aunque algo más robustos.

- Tribu Ciconiini Mayr y Cottrell, 1979
- cf. *Ciconia* sp.
- (Fig. 4 A-D)

**COMENTARIOS.** Se trata de un tarsometatarso (MACN PV 12749; Fig. 4 C-D) y un húmero (MACN PV 12744; Fig. 4 A-B) sólo parcialmente conservados, muy semejantes a los de *Ciconia*.

MACN PV 12749 es referible a la tribu Ciconiini por presentar la diáfisis más grácil que aquellas de los tarsometatarsos pertenecientes a las otras tribus de la familia y por el marcado estrechamiento que presenta en su extremidad distal (Howard, 1942). Adicionalmente, difiere de *Mycteria* (tribu Mycteriini) por exhibir: el surco intertroclear externo más amplio; el foramen distal más reducido y el surco distal que lo aloja poco marcado; los rebordes trocleares más amplios; y la impresión para el hallux elongada y aguda. Difere de *Jabiru* (tribu Leptoptilini) por numerosos caracteres destacables: foramen distal ubicado más distalmente; tróclea II menos excavada; y rebordes trocleares de la tróclea III pronunciados. MACN PV 12749 es referible a

*Ciconia* por presentar el tarsometatarso grácil y estrechado transversalmente por sobre las trócleas distales; la diáfisis metatarsal bien comprimida anteroposteriormente por sobre las trócleas distales; los rebordes trocleares de la tróclea III redondeados; el reborde distal de faceta metatarsal I poco pronunciado; en vista distal, la tróclea I bien estrechada posteriormente y las proyecciones posteriores de las trócleas adoptan una disposición en “U” invertida más pronunciada que en los Mycteriini (Howard, 1942; Noriega, 1994; Suárez y Olson, 2003; Boles, 2005; Agnolin, 2006a). MACN PV 12749 difiere de *C. maguari* y *C. ciconia* por presentar las trócleas menos orientadas posteriormente. Sus medidas son las siguientes: Ancho transversal máximo de la epífisis distal a nivel de las bases trocleares, 20, 25; ancho transversal máximo de la tróclea III, 8, 15; ancho transversal máximo de la tróclea IV, 6, 20.

MACN PV 12744 es referible a *Ciconia* por los siguientes caracteres: depresión braquial poco profunda y situada distalmente; borde interno del surco tricúspital externo prominente; y ectepicóndilo muy desarrollado y proyectado palmarmente (Howard, 1942; Tonni, 1984; Boles, 2005). El ancho transversal máximo de la epífisis distal es de *c.*32 mm.

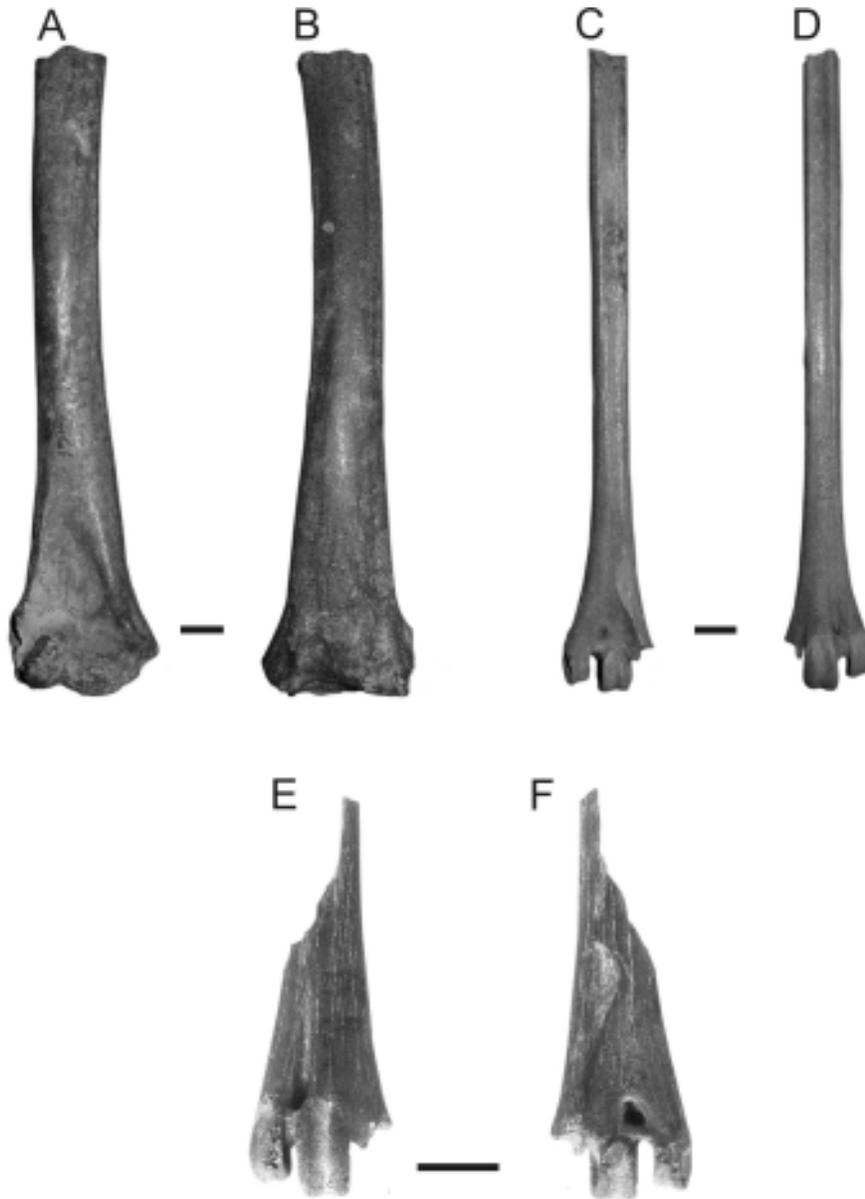
En ambos casos, los materiales conservados no permiten profundizar las asignaciones sistemáticas.

- Orden Ralliformes (Bonaparte 1854)
- Familia Gruidae Vigors, 1825
- Subfamilia Gruinae Vigors, 1825
- Género *Grus* Pallas, 1766
- cf. *Grus* sp.
- (Fig. 5 A-C)

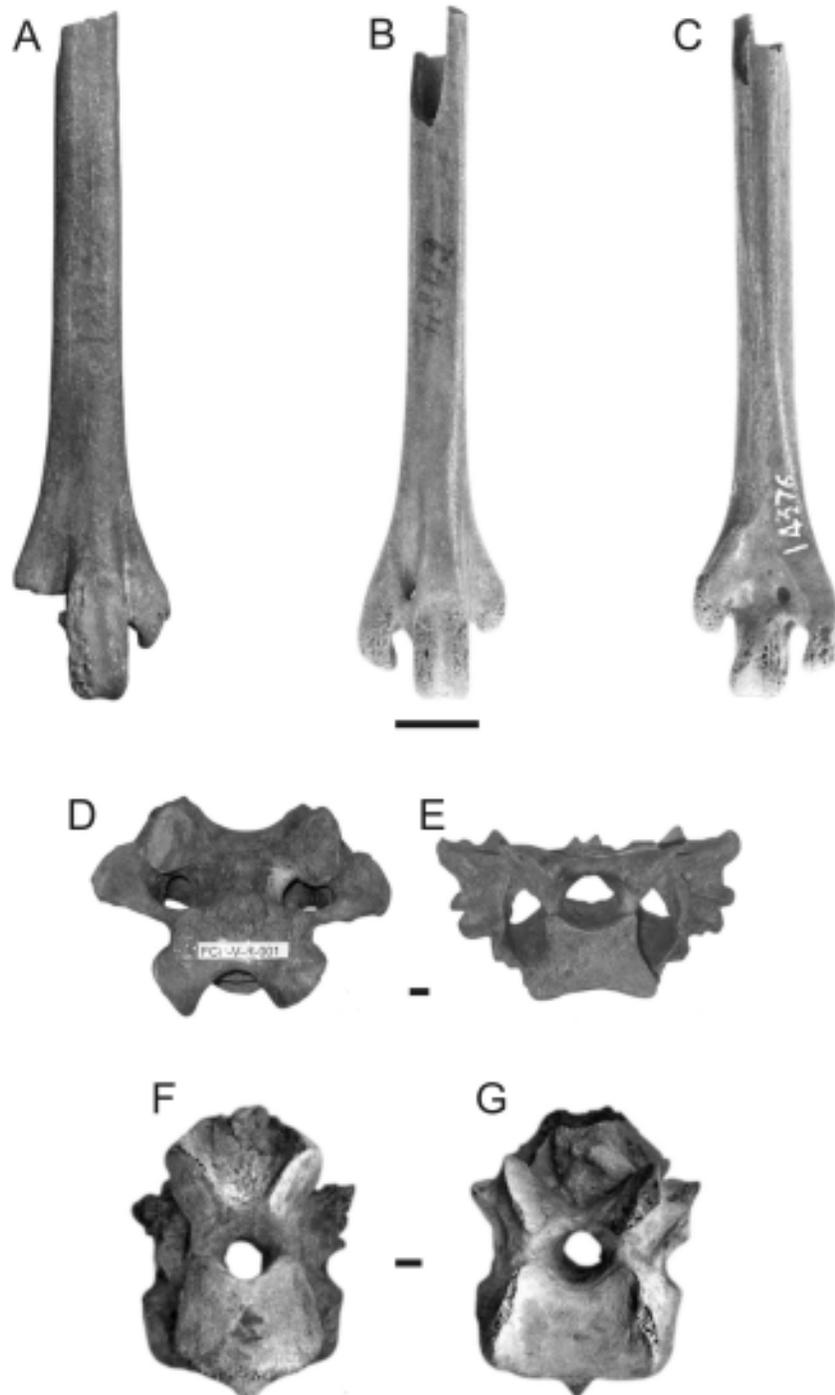
**COMENTARIOS.** La familia de las grullas, Gruidae, es conocida tempranamente en el registro paleontológico desde el Eoceno de Inglaterra, con abundantes reportes procedentes del Paleógeno y Neógeno de Eurasia y también, a partir del Oligoceno, en América del Norte (Feduccia, 1996; Göhlich, 2003). Hasta el momento se desconocían formas fósiles de grullas en América del Sur. Las grullas vivientes constan de quince especies distribuidas en cuatro géneros, habitando la totalidad de los continentes con la excepción de Sudamérica y Antártida.

El ejemplar MACN PV 14376 (Fig. 5 B-C), consistente en el extremo distal de un tarsometatarso derecho, fue descrito y erróneamente asignado por Noriega (1994, 1995) a un género y especie indeterminados de Rallidae. Una reciente revisión del mismo, enriquecida por el descubrimiento de la extremidad proximal y la porción faltante de la diáfisis del mismo ejemplar en antiguas colecciones de la institución, que se hallaba rotulada como perteneciente a otro ejemplar y bajo distinta numeración (MACN PV 14367) que la porción distal, permitió reasignarlo a la familia Gruidae (Noriega y Agnolin, 2006). Un segundo ejemplar, algo más grande y robusto, consistente también en otro fragmentario tarsometatarso derecho (MACN PV 12738 Fig. 5 A), con idéntica procedencia geográfica y estratigráfica, se sumó al lote analizado.

Los materiales se compararon con Cariamidae (*Cariamida cristata* y *Chunga burmeisteri*), Aramididae (*Aramis guarana*), varios géneros de Rallidae (*Aramis*, *Fulica*, *Rallus*, *Porzana*, *Porphyriops* y *Porphyryula*), todos ejemplares pertenecientes a las colecciones del Museo de La Plata; y con las especies vivientes de Gruidae (*Grus grus*, MNHN 1997-416, 1997-102 y 1996-54; *Anthropoides virgo*, MNHN 2000-98; *Anthropoides paradisea*, MNHN 1885-11; *Balearica pavonina* CICYTTP-ZV-AGR-78), así como con las paleoespecies europeas *Pliogrus pentelici* (MNHN s/Nro.) y *Palaeogrus excelsa* (MNHN-Av 8557, 8558 y 8559), depositadas en el Museo Nacional de Historia Natural de París.



**Figura 4.** Cf. *Ciconia* sp. Húmero, MACN PV 12744; en vista palmar, **A.**, y anconal, **B.** Tarsometatarso, MACN PV 12749; en vista posterior, **C.**, y anterior, **D.** Cf. *Mycteria* sp. Tarsometatarso, MLP 88-IX-20-14; en vista anterior, **E.**, y posterior, **F.** Escala 1 cm.



**Figura 5.** Cf. *Grus* sp. Tarsometatarso, MACN PV 12738; en vista anterior, **A**. Tarsometatarso, MACN 14376; en vista anterior, **B**., y posterior, **C**. *Devincenzia pozzi*. Vértebra cervical, FCP-V-R-001; en vista dorsal, **D**., y posterior, **E**. Vértebra torácica, MLP 88-IX-20-17; en vista posterior, **F**., y anterior, **G**. Escala 1 cm.

Los ejemplares MACN PV 14376 y 12738 se distinguen de los Cariamidae y Aramididae comparados por presentar: surcos intertrocleares más anchos, con ecto y entotrócleas más dirigidas lateral y medialmente, mesotróclea más robusta que las demás y oblicua (en vista distal) y entotróclea más proximal que la ectotróclea.; es decir que el tarsometatarso de los cariámidos y arámidos es más generalizado, con trócleas subiguales en tamaño, dispuestas más o menos a la misma altura, y paralelas entre sí y respecto al plano sagital (Noriega, 1994). Asimismo, ambos ejemplares del “Mesopotamiense” se diferencian de los Rallidae por tener la entotróclea mucho menos proyectada hacia atrás, la ectotróclea más dirigida lateralmente y los surcos intertrocleares anchos, con el consecuente ensanchamiento de la epífisis distal (Noriega, 1994). La asignación de los materiales fósiles a la familia Gruidae se sustenta en la presencia de una entotróclea corta y moderadamente dirigida hacia atrás, de una ectotróclea abierta lateralmente, así como de una moderada torsión medial de la ecto y mesotróclea.

Respecto a la extremidad proximal, MACN PV 14367 presenta la prominencia intercotilar más baja y menos prominente que en *Palaeogrus excelsa*, así como el reborde calcaneal I más reducido y menos proyectado caudalmente. En *Pliogrus pentilici*, dicha prominencia es más ancha y globosa. El cótilo externo es proporcionalmente pequeño y de contorno subcuadrangular, en tanto que en *Palaeogrus excelsa* y *Pliogrus pentilici* consta de una superficie más amplia y subelíptica. Los cótilos externo e interno se ubican aproximadamente a la misma altura y levemente proyectados en sentido lateral y medial, respectivamente; mientras que en *Palaeogrus excelsa* y *Pliogrus pentilici*, dicho cótilo es claramente más alto o proximal que el externo y ambos cótilos tienen los bordes medial y lateral, respectivamente, más expandidos. La *tuberosita retinaculi* y el surco matatarsiano anterior son menos profundos que los observados en ambas especies fósiles europeas comparadas.

Respecto a la extremidad distal del tarsometatarso, MACN PV 14376 y 12738 tienen, en vista distal, el borde medial de la tróclea II algo menos dirigida caudalmente y la tróclea IV menos torsionada medialmente que en las formas comparadas.

Considerando los caracteres descriptos precedentemente, las grullas del “Mesopotamiense” muestran una gran afinidad morfológica con aquellas especies vivientes incluidas en los géneros comparados de la subfamilia Gruinae, *Grus* y *Anthropoides*, y notorias diferencias con aquellas pertenecientes a los Balearicinae (i.e. *Balearica pavonina*). Sin embargo, en ningún caso las similitudes encontradas fueron suficientes para permitir una asignación directa a alguno de los taxones vistos, siendo además necesario completar las comparaciones con especies aún no disponibles (v.gr. *Grus americana*, *Grus canadensis*). Asimismo, consideramos que será imprescindible el hallazgo de nuevos, más completos y diagnósticos elementos esqueléticos para ajustar la hipótesis sistemática con más precisión.

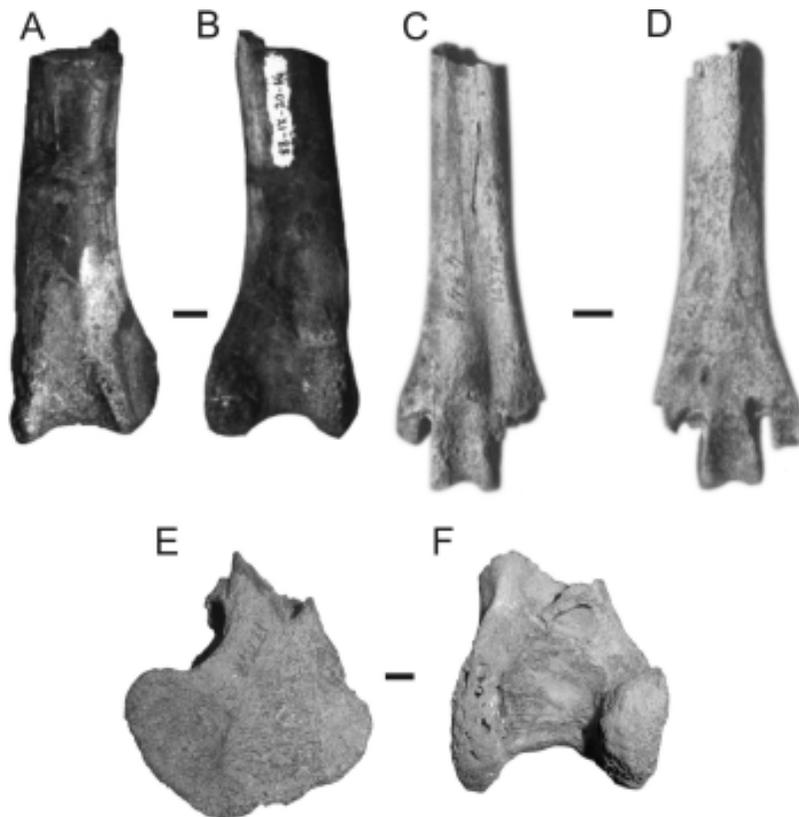
Las medidas de los fragmentos proximal y distal, pertenecientes en realidad a un mismo individuo, son las siguientes: MACN PV 14367, ancho transversal máximo de la epífisis proximal, 17, 80; profundidad de la epífisis proximal conservada,  $\approx$  15, 2; MACN PV 14376, ancho transversal máximo de la epífisis distal, 18; profundidad de la diáfisis, 6, 7; ancho de la diáfisis a nivel de las bases trocleares, 9, 7.

- Familia Phorusrhacidae Ameghino, 1889
- Subfamilia Phorusrhacinae Ameghino, 1889
- *Devincenzia pozzi* (Kraglievich, 1931)  
(Fig. 5 D-G)
  
- Subfamilia Patagornithinae Mercerat, 1897
- *Andalgalornis steulleti* (Kraglievich, 1931)  
(Fig. 6 A-D)

- Phorusrhacidae
  - Género y especie indeterminados
- (Fig. 6 E-F)

**COMENTARIOS.** Los fororracos (Phorusrhacidae) son ralliformes cursoriales con una amplia distribución cronológica y geográfica en el Terciario de América del Sur. Los taxones descritos hasta el momento en el “Mesopotamiense” se corresponden con los morfotipos de los grandes (Phorusrhacinae) y los medianos (Patagornithinae) depredadores cursoriales con nula capacidad de vuelo (Patterson y Kraglievich, 1960; Alvarenga y Höflich, 2003). Las especies de fororracos del “Mesopotamiense” están débilmente sustentadas o son consideradas de dudosa validez, ya que están basadas en materiales muy fragmentarios de huesos no homólogos.

Sin embargo, reportes recientes de nuevos ejemplares parecen ratificar la presencia de al menos tres formas asignables a las subfamilias previamente reconocidas para el “Mesopotamiense” (Noriega, 2000; Noriega y Agnolin, 2006). Así, dos enormes vértebras no asociadas entre sí, una torácica (MLP 88-IX-20-17; Fig. 5 F-G) y otra cervical (FCP-V-R-001; Fig. 5 D-E), presentan dimensiones comparables con aquellas esperables para un animal de la talla de *Devincenzia pozzi* (Phorusrhacinae), conocida previamente para el “Mesopotamiense” por un fragmento distal de tarsometatarso derecho (MACN PV 6554) asociado a la falange ungueal del dígito II (MACN PV 6681), una porción de sínfisis mandibular (MACN PV 6933) y el extremo distal de un tibiotarso izquierdo (MACN PV 13243) (Kraglievich, 1931; Patterson y Kraglievich, 1960; Alvarenga y Höflich, 2003; Agnolin, 2006b).



**Figura 6.** *Andalgornis stelleti*. Tibiotarso, MLP 88-IX-20-16; en vista posterior, **A.**, y anterior, **B.** Tarsometatarso, MACN PV 14374; en vista anterior, **C.**, y posterior, **D.** Tibiotarso, MACN PV 17748; vista interna, **E.**, y anterior a **F.** Escala 1 cm.

Los extremos distales de un tibiotarso izquierdo (MLP 88-IX-20-16; Fig. 6 A-B) y un tarsometatarso izquierdo (MACN PV 14374; Fig. 6 C-D) no asociados, pero indudablemente referibles a los Patagornithinae por morfología y tamaño, nos permiten asignarlos tentativamente a *Andalgalornis steulleti* (Kraglievich, 1931). Los Patagornithinae son fororacos de mediana talla que presentan tibiotarsos y tarsometatarsos proporcionalmente más largos y delgados que los de los Phorusrhacinae (Alvarenga y Höfling, 2004). Las medidas de estos ejemplares son las siguientes: MLP 88-IX-20-16, ancho transversal máximo de la epífisis distal, 36; ancho transversal máximo de la diáfisis, 22; profundidad de la diáfisis, 15, 1; ancho de la fosa intercondilar, 12; ancho del cóndilo interno, 11, 4; profundidad del cóndilo interno, 37, 2; ancho del cóndilo externo, 12, 9; profundidad del cóndilo externo, 32, 7; MACN PV 14374, ancho transversal máximo de la epífisis distal a nivel de las bases trocleares, 37; ancho transversal de la diáfisis, 20; profundidad de la diáfisis, 17, 5; profundidad de la tróclea III, 25, 4; ancho transversal de la tróclea IV, 17; profundidad de la tróclea II, 21; ancho transversal de la tróclea IV, 8, 1.

Alvarenga y Höfling (2003) consideran que las especies por ellos sinonimizadas en *Andalgalornis steulleti* (i.e. *Phororhacos steulleti* y *Phororhacos deantieri* del "Mesopotamiense", junto con *Andalgalornis ferax* del Huayqueriense de Catamarca) podrían ser taxones diferentes, pero entienden que por el momento el material disponible no es suficiente para corroborar tal hipótesis.

Finalmente, El tercero de los Phorusrhacidae es reconocido a partir de los extremos distales de otros dos tibiotarsos (MACN PV 17748 y 17749; Fig. 6 E-F). Resultan sus dimensiones comparables a aquellas observadas en las especies de *Phorusrhacos* (Phorusrhacinae) y *Mesembriornis* (Mesembriornithinae); es decir que ambos ejemplares son claramente menores y más gráciles que el tibiotarso referido a *Devincenzia pozzi*, así como mucho mayores y robustos que aquellos de los Patagornithinae y Psilopterinae. MACN PV 17748 y 17749 presentan los siguientes caracteres: cresta para el *peroneus profundus* del tibiotarso bien desarrollada; fosa intercondilar anterior más amplia y mucho menos excavada que en *Andalgalornis* y *Mesembriornis*; cóndilos bien prolongados anteriormente; fosa intercondilar posterior amplia, poco excavada y relativamente alta, comparable a la de *Patagornis* y *Mesembriornis*. En MACN PV 17748, los bordes distales de ambos cóndilos son más rectilíneos que en *Andalgalornis* y *Mesembriornis* (Fig. 6 E-F). El cóndilo externo presenta el contorno algo más subelíptico y menos circular que en *Andalgalornis* y *Mesembriornis*. En vista anterior, el ancho del cóndilo externo es proporcionalmente más angosto que en *Mesembriornis* y se inicia en posición más distal que en *Mesembriornis*. En *Mesembriornis*, el borde craneal del cóndilo externo está a nivel del puente supratendinoso. En vista medial, el cóndilo interno está algo menos proyectado anteriormente que en *Andalgalornis* y *Mesembriornis*, con su extremo dirigido cranealmente a diferencia de lo observado en ambos géneros. El cóndilo interno presenta una disposición más distal que en *Mesembriornis*, presentando una amplia superficie entre su borde más craneal y la abertura distal del canal tendinoso; a pesar de exhibir un fuerte desgaste erosivo en sus paredes, el cóndilo interno resulta más angosto que en *Mesembriornis*.

El estado fragmentario y deterioro del ejemplar, sumado a la ausencia de diagnósticos precisos que sirvan para distinguir las diferentes subfamilias de Phorusrhacidae a partir de la morfología de la epífisis tibiotarsal distal, permiten llevar la asignación sistemática con certeza sólo hasta el nivel familiar.

Las medidas de MACN PV 17748 son las siguientes: Ancho transversal máximo de la epífisis distal, 53, 5; Ancho de la diáfisis a nivel del puente supratendinoso, 34, 4; En vista anterior, ancho de la fosa intercondilar, 29; ancho del cóndilo interno, 15; profundidad del cóndilo interno, 60; ancho del cóndilo externo, 14; profundidad del cóndilo externo, 51.

## Discusión

En esta contribución se resume aquella información acerca del registro paleornitológico en el “conglomerado osífero” o “Mesopotamiense” de la provincia de Entre Ríos (Fm. Ituzaingó) previamente documentada en los trabajos de Patterson y Kraglievich (1960), Noriega (1994; 1995; 2002), Alvarenga y Höfling (2003), Noriega y Piña (2004) y Areta *et al.* (2007). El hallazgo y estudio de nuevos materiales, así como la profundización del análisis sistemático en algunos de los ya conocidos, nos permitieron ajustar hipótesis sistemáticas previas e incrementar el conocimiento de la diversidad taxonómica de dicha paleocomunidad, tal el caso de los rheididos, anhíngidos, palelódidos, cicónidos, gruídos y fororrácidos. En otros casos, los novedosos ejemplares posibilitaron ampliar el conocimiento acerca de la morfología de taxones ya descriptos.

El estudio de las aves fósiles del “Mesopotamiense” resulta interesante desde el punto de vista cronológico y paleozoogeográfico. El Mioceno tardío es un momento del tiempo geológico clave a la hora evaluar los efectos del “Gran Intercambio Biótico Americano” (GABI) sobre las comunidades de vertebrados del Terciario en América del Sur, ya que se ubica cronológicamente anterior a la conexión definitiva de ambas Américas a partir del establecimiento del puente panameño.

El registro paleontológico de América del Sur indica que los grupos de aves no voladoras o con reducida capacidad de vuelo, imposibilitadas para cruzar importantes barreras de agua, evolucionaron en completo aislamiento durante gran parte del Terciario (Tambussi y Noriega, 1996). Este es el caso de los Rheiformes, Tinamiformes, Phorusrhacidae y Opisthocomidae. Asimismo, algunas buenas voladoras, como los Teratornithidae y los Passeriformes “Suboscines”, tampoco habrían cruzado hasta que el istmo de Panamá no estuvo definitivamente conformado (Tambussi y Noriega, 1996; Noriega, 1998). Sin embargo, muchos otros grupos de aves voladoras mantuvieron importantes vínculos intercontinentales a pesar de las barreras fisiográficas que los separaban. Son ejemplos entre las aves del “Mesopotamiense”, los anátidos dendroqueninos, los flamencos palelodinos y los gruídos. Estas presencias refuerzan las hipótesis previas de Martin (1983) y Rasmussen y Kay (1992) a favor de la existencia de un significativo contacto anterior al Plioceno entre las avifaunas de América del Sur con aquellas de Europa y especialmente de América del Norte.

La reconstrucción paleoambiental más parsimoniosa con el predominio de aves netamente acuáticas y/o vadeadoras en la avifauna del “Mesopotamiense” como los biguá-víboras, flamencos, patos, cigüeñas y grullas, sugiere la presencia de tierras bajas, pantanosas y arboladas a lo largo de este sector de la llanura de inundación del incipiente río Paraná. Por otro lado, el registro de aves cursoriales de gran porte como ñandúes y fororacos indicaría una fragmentación del ambiente boscoso en áreas más abiertas de tipo sabana y humedales en las adyacencias de las márgenes ribereñas (Noriega, 1994; 1995). Cabe señalar que esta hipótesis paleoambiental es coincidente con la evidencia aportada por el estudio de los mamíferos del “Mesopotamiense” (Cione *et al.*, 2000).

## Bibliografía

- Aceñolaza, F.G. 1976. Consideraciones bioestratigráficas sobre el Terciario marino de Paraná y alrededores. *Acta Geológica Lilloana*, 13: 91-107.
- Agnolin, F.L. 2006a. Presencia de *Ciconia maltha* (Aves, Ciconiidae) en el Pleistoceno Inferior-Medio del Valle de Tarija, Bolivia. *Revista Española de Paleontología*, 21: 39-41.
- Agnolin, F.L. 2006b. Posición sistemática de algunas aves fororracoideas (Gruiformes; Cariamae) Argentinas. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat.*, 8: 27-33.

- Alvarenga, H.M.F. 1983. Uma ave ratita do Paleoceno brasileiro: bacia calcária de Itaboraí, estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Boletim do Museu Nacional (Rio de Janeiro), Geologia*, 41: 1-11.
- Alvarenga, H.M.F. 1990. Flamingos fósseis da Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil: Descrição de nova espécie. *An. Acad. Bras. Ci.*, 62 (4): 335-345.
- Alvarenga, H.M.F y Guilherme, E. 2003. The anhingas (Aves: Anhingidae) from the Upper Tertiary (Miocene-Pliocene) of Southwestern Amazonia. *Journ. Vert. Paleont.*, 23: 614-621.
- Alvarenga, H. y Höfling, E. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae. *Pap. Avulsos Zool.*, 43 (4): 55-91.
- Areta, J.I; Noriega, J.I. y Agnolin, F.L. 2007. A giant darter (Pelecaniformes: Anhingidae) from the Upper Miocene of Argentina and weight calculation of fósil Anhingidae. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 243 (3): 343-350.
- Baird, R.F., y Vickers Rich, P. 1998. *Palaelodus* (Aves: Palaelodidae) from the Middle to Late Cainozoic of Australia. *Alcheringa*, 22: 135-151.
- Boles, W.E. 1993. *Pengana robertbolesi*, a peculiar bird of prey from the Tertiary of Riversleigh, northwestern Queensland, Australia. *Alcheringa*, 17: 19-25.
- Boles, W. 2005. A review of the Australian fossil storks of the genus *Ciconia* (Aves: Ciconiidae), with the description of a new species. *Records of the Australian Museum*, 57: 165-178.
- Campbell, K.E. 1979. The non-passerine Pleistocene avifauna of the Talara Tar Seeps, northwestern Peru. *Contrib. Royal Ontario Mus.*, 118: 1-203
- Campbell, K.E. 1996. A new species of giant *Anhinga* (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) from the upper Miocene (Huayquerian) of amazonian Perú. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Contrib. Sci.*, 460: 1-9.
- Cheneval, J. 1983. Révision du genre *Palaelodus* Milne-Edwards, 1863 (Aves, Phoenicopteriformes) du gisement aquitanien de Saint-Gérard-Le-Puy (Allier, France). *Geobios*, 16 (2): 179-191.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M., Bond, M., Carlini, A., Casciotta, J., Cozzuol, M., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F., Noriega, J.I., Scillato-Yané, G. J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos, eastern Argentina. En: F.G.Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), El Neógeno de Argentina, *Insugeo, Serie Correlación geológica*, 14: 191-237.
- Cuello, J. 1980. Lista de las aves fósiles de la región Neotropical y de las islas Antillanas. *Paula-Coutiana*, 2: 3-79.
- Feduccia, A. 1996. *The origin and evolution of birds*. Yale University Press, New Haven and London, 420 pp.
- Frenquelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 14: 55-256.
- Göhhlich, U.B. 2003. A new crane (Aves: Gruidae) from the Miocene of Germany. *Journ. Vert. Paleont.*, 23 (2): 387-393.
- Howard, H. 1942. A review of the American fossil storks. *Carnegie Instit. Wash. Publ.*, 530: 189-204.
- Kraglievich, L. 1931. Contribución al conocimiento de las aves fósiles de la época arauco-entrerrriana. *Physis*, 10: 304-315.
- Kraglievich, L. 1932. Una gigantesca ave fósil del Uruguay, *Devincenzia gallinali* n. gen. n. sp. , tipo de una nueva familia Devincenziidae del orden Stereornithes. *An. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, 2 (3): 323-353.
- Livezey, B.C. y Martin, L. 1988. The systematic position of the Miocene anatic *Anas* (?) *blanchardi* Milne-Edwards. *Journ. Vert. Paleont.*, 8 (2): 196-211.
- Martin, L. 1983. The origin and early radiation of birds. En: *Perspectives in Ornithology*, Essays presented for the Centennial of the American Ornithologists' Union (Brusch, A.H y Clark, G.A., eds.), Cambridge University Press, New York: 291-338.
- Noriega, J.I. 1994 (Inédito). *Las Aves del "Mesopotamiense" de la provincia de Entre Ríos, Argentina*. Tesis Doctoral Nro. 611, Facultad de Ciencias Naturales, UNLP, La Plata, Argentina, 162 pp.
- Noriega, J.I. 1995. The avifauna from the "Mesopotamian" (Ituzaingó Formation: Upper Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 181: 141-148.
- Noriega, J.I. 1998. Aspectos paleozoogeográficos del registro de los Passeriformes (Aves) del Plioceno y Pleistoceno en la provincia de Buenos Aires. *V Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses*, Vol. 1: 65-71.
- Noriega, J.I. 2000. Nuevos restos de Phororhacidae (Aves: Gruiformes) del Mesopotamiense (Fm. Ituzaingó; Mioceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana*, 37: 31R.
- Noriega, J.I. 2001. Body mass estimation and locomotion of the Miocene pelecaniform bird *Macranhinga*. *Acta Paleontologica Polonica*, 46: 115-128.
- Noriega, J.I. 2002. Additional material of *Macranhinga paranensis* Noriega 1992 (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) from the "Mesopotamian" (Ituzaingó Formation; Upper Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina". En: Z. Zhou and F. Zhang (Eds.) *Proceedings of the 5th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution*, China Science Press, Beijing: 51-61.
- Noriega, J.I. y Alvarenga, H. 2002. Phylogeny of the Tertiary giant anhingas (Pelecaniformes: Anhingidae) from South America. En: Z. Zhou and F. Zhang (Eds.) *Proceedings of the 5th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution*, China Science Press, Beijing: 41-49.
- Noriega, J. I. y Agnolin, F.L. 2006. Nuevos aportes al conocimiento de la avifauna del "Mesopotamiense" (Mioceno Tardío, Formación Ituzaingó) en Entre Ríos, Argentina. *9º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Academia Nacional de Ciencias*. Córdoba, Provincia de Córdoba, Argentina, Resúmenes: 53.

- Noriega, J.I. y Piña, C.I. 2004. Nuevo material de *Macranhinga paranensis* Noriega, 1992 (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) del Mioceno Superior de la Formación Ituzzaingó, provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana*, 41(1): 115-118.
- Olson, S.L. 1991. The fossil record of the genus *Mycteria* (Ciconiidae) in North America. *The Condor*, 93: 1004-1006.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana*, 8 (3-4): 372-412.
- Patterson, B. y Kraglievich, L. 1960. Sistemática y nomenclatura de las aves Fororracoideas del Plioceno argentino. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata*, 1 (1): 1-51.
- Rasmussen, D. y Kay, R. 1992. A Miocene anHINGA from Colombia, and comments of the zoogeographic relationships of South America Tertiary's avifauna. En: Campbell, K.E. (Ed.). Papers in Avian Paleontology honoring Pierce Brodkorb, *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, 36: 225-230.
- Rinderknecht, A. y Noriega, J.I. 2002. Un nuevo género de Anhingidae (Aves: Pelecaniformes) del Plioceno-Pleistoceno de Uruguay (Formación San José). *Ameghiniana*, 39 (2): 183-192.
- Suárez, W. y Olson, S.L. 2003. New records of storks (Ciconiidae) from Quaternary asphalt deposits in Cuba. *The Condor*, 105: 150-154.
- Tambussi, C.P. y Noriega, J.I. 1996. Summary of the avian fossil record from the southern South America. En: (Arratia, G. Ed.) Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30: 245-264.
- Tambussi, C.P.; Ubilla, M. y Perea, D. 1999. The youngest large carnassial bird (Phorusrhacidae, Phorusrhacinae) from South America (Pliocene-Early Pleistocene of Uruguay). *Jour. Vert. Paleont.*, 19 (2): 404-406.
- Tonni, E.P. 1984. Dos nuevas aves para el Pleistoceno del Sud-sudeste de la provincia de Buenos Aires. *Resúmenes Primeras Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, La Plata: 12.
- Ubilla, M.; Perea, D.; Tambussi, C.P. y Tonni, E.P. 1990. Primer registro fósil de Phoenicopteridae (Aves: Charadriiformes) para el Uruguay (Mio-Plioceno). *An. Acad. Bras. Ci.*, 62 (1): 61-68.
- Woolfenden, G.E. 1961. Postcranial osteology of the Waterfowl. *Bulletin of the Florida State Museum*, 6: 1-129.

**Recibido:** 12 de Febrero de 2008

**Aceptado:** 17 de Mayo de 2008

