

UNA NUEVA ESPECIE DE ÑANDÚ (AVES: RHEIDAE) DEL MIOCENO TARDÍO DE LA MESOPOTAMIA ARGENTINA



FEDERICO L. AGNOLIN^{1,2} Y JORGE I. NORIEGA³

¹Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Av. Angel Gallardo, 470, 1405 Buenos Aires, Argentina. fedeagnolin@yahoo.com.ar.

²Área Paleontología, Fundación de Historia Natural "Félix de Azara". Departamento de Ciencias Naturales y Antropología. CEBBAD-Universidad Maimónides. Valentín Virasoro 732, 1405BDB Buenos Aires, Argentina.

³Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, CICYTTP-CONICET, Materi y España, 3105 Diamante, Entre Ríos. cidnoriega@infoaire.com.ar

Resumen. Se describe una nueva especie de ñandú, *Pterocnemia mesopotamica* sp. nov. (Aves: Rheidae), del Mioceno tardío de la Mesopotamia argentina. Los ejemplares estudiados provienen de la base de la Formación Ituzaingó (= "Conglomerado osífero" o "Mesopotamiense") que aflora en las barrancas del río Paraná en las cercanías de la capital de la provincia de Entre Ríos. Se trata de una forma grácil y de pequeña talla, comparable en tamaño al ñandú petiso o choique (*P. pennata*), caracterizada por la acentuada divergencia de las trócleas del tarsometatarso. De la misma localidad y el mismo nivel estratigráfico, se reportan restos muy fragmentarios de un fémur y un húmero identificados como Rheidae indet. Un tarsometatarso aislado, procedente de la Formación Aisol en la provincia de Mendoza, es atribuido a *Pterocnemia* cf. *P. mesopotamica* sp. nov. De confirmarse este último registro, el biocrón del nuevo taxón podría extenderse desde el Mioceno tardío (Edad Huayqueriense) hasta el Mioceno medio (Edad Friasense).

Palabras clave: Rheidae. *Pterocnemia*. Mioceno tardío. Mesopotamia. Argentina.

Abstract. A NEW SPECIES OF RHEA (AVES: RHEIDAE) FROM THE LATE MIOCENE OF THE MESOPOTAMIA IN ARGENTINA. A new species of rhea, *Pterocnemia mesopotamica* sp. nov. (Aves: Rheidae), from the late Miocene of Mesopotamia in Argentina is described. Specimens come from the base of the Ituzaingó Formation (= "Conglomerado osífero" or "Mesopotamiense"), which crops out along the cliffs of the Paraná river near the homonymous city in Entre Ríos Province. *Pterocnemia mesopotamica* sp. nov. is a slender and small-bodied bird, similar in size to the lesser rhea or choique (*P. pennata*), and characterized by the marked divergence of the tarsometatarsal trochleae. Fragmentary remains of a femur and a humerus, identified as Rheidae indet., are also reported from the same locality and horizon. An isolated tarsometatarsus, coming from the Aisol Formation in Mendoza Province, is referred to *Pterocnemia* cf. *P. mesopotamica* sp. nov. If this record is confirmed, the biochron of the new taxon would extend back from the late Miocene (Huayquerian Age) to the middle Miocene (Friasian Age).

Key words: Rheidae. *Pterocnemia*. Late Miocene. Mesopotamia. Argentina.

La Familia Rheidae abarca especies de aves no voladoras vulgarmente denominadas ñandúes o choiques. Se encuentra actualmente representada por dos géneros y especies exclusivamente sudamericanos, *i.e.* *Rhea americana* (Linnaeus) y *Pterocnemia pennata* (d'Orbigny). Sin embargo, los estudios moleculares de Sibley y Monroe (1990), sumados a nuevos enfoques sistemáticos (Nores, 2008), coinciden en agrupar a ambas especies dentro del único género *Rhea* Brisson. En esta contribución preferimos seguir el arreglo sistemático tradicional (Folch, 1992) por considerar que numerosos caracteres osteológicos, al menos los analizados en los segmentos más distales del miembro posterior (tibiometatarso y tarsometatarso), ameritan la distinción de dos géneros entre las formas vivientes.

El registro fósil más antiguo de la familia lo constituye, con dudas, *Diogenornis fragilis* Alvarenga, 1983, del Paleoceno

medio de Brasil, ya que recientemente se señaló su mayor afinidad filogenética con el grupo australiano Casuariidae (Alvarenga, 2010). También del Paleoceno medio, pero en este caso de la provincia de Chubut (Argentina), proceden falanges pedales proximales pertenecientes a un Rheidae indeterminado robusto (Tambussi, 1995). El registro del Terciario falta hasta reaparecer en el Mioceno temprano-medio (Edad Santacrucense) de Argentina con *Opisthodactylus patagonicus* Ameghino, 1891. En la descripción original, Ameghino (1891, 1895) consideró a esta especie cercanamente relacionada a los Phorusrhacidae. Sin embargo, la revisión posterior de Patterson y Kraglievich (1960) permitió incluir a *O. patagonicus* entre los Rheidae. Recientemente, se dieron a conocer restos fragmentarios atribuidos a *Pterocnemia* sp. para el Mioceno tardío (Edad Huayqueriense) de La Pampa (Cenizo *et al.*, 2011). Para el Plioceno temprano

(Edad Montehermosense) de la provincia de Buenos Aires se reconocen dos especies robustas, *Heterorhea dabbenei* Rovereto, 1914, e *Hinasuri nebuensis* Tambussi, 1995. Ambos taxones están basados en elementos esqueléticos aislados y no comparables entre sí. Adicionalmente, el registro del Cuaternario incluye a las especies extintas *Rhea anchorenensis* (Ameghino y Rusconi, 1932) y *Rhea fossilis* Ameghino, 1882, ambas del Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires. También existen abundantes registros referibles a las neoespecies *R. americana* y *P. pennata* en localidades de Brasil, Argentina, Uruguay y Chile (Brodkorb, 1963; Cuello, 1988; Mones, 1986; Tambussi y Acosta Hospitaleche, 2002; Picasso *et al.*, 2010).

El propósito del presente trabajo es describir y nominar los restos de Rheidae procedentes del Mioceno de las provincias de Entre Ríos y Mendoza, Argentina. En análisis previos, los materiales estudiados de la Mesopotamia se habían referido preliminarmente a *Pterocnemia* (Noriega, 1995; Noriega y Agnolin, 2008).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales estudiados consisten en especímenes completos y fragmentos de tarsometatarsos y tibiotarsos, así como también fragmentos de un fémur y un húmero. Proviene mayoritariamente de los niveles basales de la Formación Ituzaingó, en localidades próximas a la ciudad de Paraná, Entre Ríos, y un ejemplar aislado de la Formación Aisol, en las cercanías de Mina Zitro, Mendoza (Fig. 1).

Las comparaciones incluyeron a *P. pennata* y *R. americana*, así como a las especies extintas *R. fossilis* y *O. patagonicus*. *Heterorhea dabbenei* y *R. anchorenensis* fueron excluidas del análisis porque sus holotipos no pudieron ser localizados y sus descripciones originales, así como sus respectivas ilustraciones, no brindan la información necesaria para una adecuada comparación.

Se utilizó principalmente la terminología anatómica elaborada por Howard (1929) y la de Baumel y Witmer (1993) sólo para indicar aquellos accidentes anatómicos no contemplados por aquel autor.

Abreviaturas. FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago, EEUU; MACN-Pv, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MASP, Colección del Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “Profesor Antonio Serrano”, Paraná, Argentina; MHNT, Museu de História Natural de Taubaté, Taubaté, Brasil; MLP, Colección de Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Argentina.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Orden RHEIFORMES (Forbes, 1884)

Familia RHEIDAE Bonaparte, 1849

Género *Pterocnemia* Gray, 1871

Especie tipo. *Rhea pennata* d'Orbigny, 1834; Gray, 1871.

Pterocnemia mesopotamica sp. nov.

Figura 2

Derivación del nombre. *Mesopotamica*, por la Mesopotamia argentina, región geográfica de procedencia del material tipo.

Diagnosis. Especie extinta de *Pterocnemia* diagnosticable sobre la base de la siguiente combinación de caracteres del tarsometatarso: (1) epífisis distal ensanchada transversalmente, con las trócleas II y IV dispuestas en forma similar a *P. pennata*, más divergentes que en *Rhea*, pero menos que en *Opisthodactylus patagonicus*; (2) tróclea II menos extendida distalmente y más desplazada medialmente que en *Rhea* y *P. pennata*; (3) tróclea IV más acortada proximodistalmente

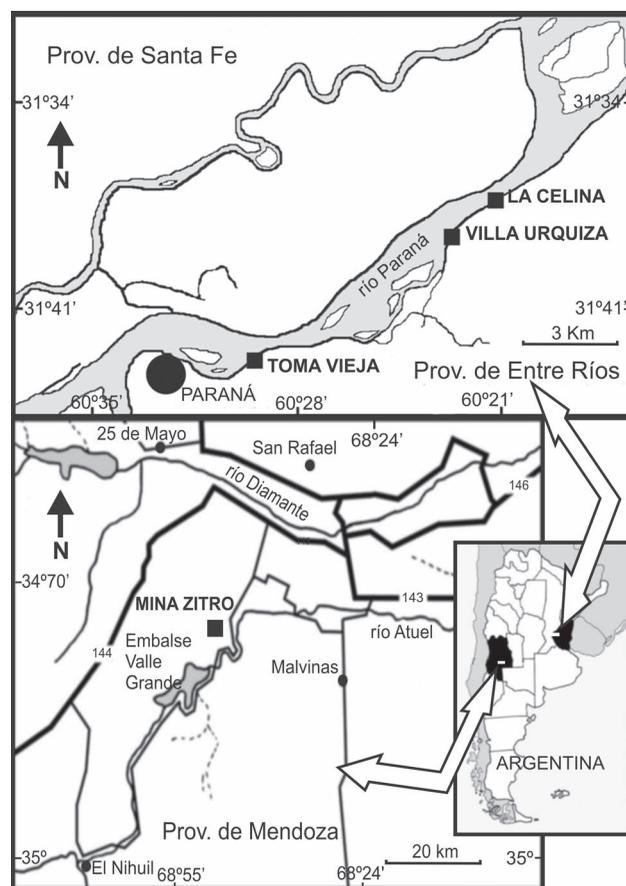


Figura 1. Mapa de ubicación geográfica de los sitios fosilíferos en la ciudad de Paraná, provincia de Entre Ríos, y en Mina Zitro, provincia de Mendoza, Argentina/ location map of the fossiliferous sites at Paraná city, Entre Ríos Province, and Mina Zitro, Mendoza Province, Argentina.

que en *Rhea*, pero menos que en *O. patagonicus*, similar en extensión a *P. pennata*; (4) superficies articulares de las trócleas II y IV limitadas por rebordes trocleares subparalelos en vista distal, como en *P. pennata* y en la tróclea IV de *O. patagonicus*, en tanto que en *Rhea* son convergentes cranealmente; (5) trócleas más ensanchadas en sentido lateromedial que en *Rhea*, similares en configuración a *P. pennata*, aunque intermedias respecto a las marcadamente anchas de *O. patagonicus*; (6) rebordes trocleares medial y lateral de las trócleas II y IV, respectivamente, menos prominentes caudalmente que en *Rhea* y *P. pennata*, en tanto que el reborde lateral de la tróclea IV es similar en proyección caudal al de *O. patagonicus*; (7) diáfisis comprimida craneocaudalmente por encima del nivel de las trócleas en forma más acentuada que en *Rhea* y *P. pennata*, similar a *O. patagonicus*.

Diagnosis. *Extinct species of Pterocnemia diagnosable on the basis of the following combination of characters of the tarsometatarsus: (1) distal end transversally broadened, with similar spread of trochleae II and IV to P. pennata, more marked than in Rhea, but less than in Opisthodactylus patagonicus; (2) trochlea II less distally extended and more medially directed than in Rhea and P. pennata; (3) trochlea IV more proximodistally shortened than in Rhea, but less than in O. patagonicus, similar to P. pennata in distal extension; (4) articular facets of trochleae II and IV limited by subparallel trochlear borders in distal view, like in P. pennata and the trochlea IV of O. patagonicus, whereas they converge cranially in Rhea; (5) trochleae more lateromedially widened than in Rhea, similar to the condition in P. pennata, intermediate with respect to those markedly widened of O. patagonicus; (6) medial and lateral borders of trochleae II and IV, respectively, less prominent caudally than those of Rhea and P. pennata, whereas the caudal projection of the lateral border of trochlea IV is similar to that of O. patagonicus; (7) shaft more markedly compressed craniocaudally above the level of trochleae than in Rhea and P. pennata, similar to O. patagonicus.*

Holotipo. MACN-Pv 12743, extremo distal de tarsometatarso derecho (Fig. 2.1–6). Colecciones paleontológicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

Material referido. 41-XII-13-928, extremo distal de tarsometatarso izquierdo; MACN-Pv 12735, extremo distal de tarsometatarso derecho; MACN-Pv 12737, extremo distal de tarsometatarso izquierdo juvenil; MACN-Pv 12740, extremo distal de tarsometatarso izquierdo juvenil sin la tróclea IV.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Los materiales provienen de la localidad Toma Vieja, ubicada sobre las ba-

rancas del río Paraná en la ciudad homónima, capital de la provincia de Entre Ríos, Argentina (Fig. 1). Fueron exhumados de la base de la Formación Ituzaingó, en niveles informalmente conocidos como “Conglomerado osífero” o “Mesopotamiense” (Frenguelli, 1920), referibles al Mioceno tardío (Edad Huayqueriense; Cione *et al.*, 2000).

Descripción. *Pterocnemia mesopotamica* sp. nov. se asemeja a *P. pennata* y *O. patagonicus* en la expansión lateral y medial de las trócleas IV y II, respectivamente, que son más divergentes que en *R. americana* y *R. fossilis*; consecuentemente, los surcos intertrocleares son más anchos que en estos taxones.

La tróclea II está menos prolongada distalmente y más dirigida medialmente que en las especies comparadas de *Rhea* y en *P. pennata*. Además, se presenta menos proyectada caudalmente que en *Rhea*. Su faceta articular se encuentra menos desarrollada en sentido craneocaudal y más ensanchada lateromedialmente que en *Rhea*, como en *P. pennata* y sin alcanzar el diámetro de *O. patagonicus*. En vista distal, se observa que los rebordes trocleares son subparalelos como en *P. pennata* y *O. patagonicus*, en tanto que en *Rhea* éstos convergen cranealmente. En vista caudal, la superficie articular es reducida y sus márgenes convergen proximalmente, mientras que en las demás formas comparadas dicha superficie está más desarrollada y la convergencia de sus bordes está menos marcada.

La tróclea III es proporcionalmente más alargada que en *P. pennata* y que en *Rhea* en relación a las trócleas II y IV. El surco longitudinal es más profundo que en *R. americana* y *R. fossilis*, delimitado proximalmente sobre la cara anterior por una fosa o concavidad bien definida y sólo esbozada en *P. pennata* (Tambussi y Tonni, 1985). Los rebordes trocleares se continúan proximalmente sobre la cara craneal de la diáfisis como elevaciones suavemente insinuadas, al igual que en *P. pennata*, en tanto que en las especies de *Rhea* lo hacen en forma más marcada. Estos rebordes finalizan abruptamente a nivel del foramen distal en *P. mesopotamica* sp. nov. y su congénere viviente, por lo que la tróclea III queda diferenciada de la diáfisis más netamente que en *R. americana* y *R. fossilis*. En vista distal, la tróclea III es más asimétrica que en *Rhea*, al igual que en *P. pennata* y *O. patagonicus*, por presentar el reborde troclear medial más prominente que el lateral.

La tróclea IV es más corta proximodistalmente que en *Rhea*, pero menos que en *O. patagonicus*, con una extensión equivalente a la de *P. pennata*. Su faceta de articulación con la falange presenta un ancho transversal similar al de *P. pennata*, mayor que en *R. americana* y menor que en *O. patagonicus* (Tab. 1). Sobre la cara craneal y proximalmente a la carilla articular, presenta una fosa o concavidad bien marcada. Exhibe

márgenes subparalelos entre sí y el lateral más proyectado caudalmente que el medial, en un grado mayor al que se observa en *R. americana* y *P. pennata*, similar al de *O. patagonicus*. A semejanza de *P. pennata*, presenta una divergencia de la tróclea IV más marcada que en *Rhea*, aunque menor que en *O. patagonicus*. Asimismo, se ubica menos retraída caudalmente que en *R. americana* (Tambussi y Tonni, 1985) y *R. fossilis*.

En relación a la tróclea III, las trócleas II y IV de *P. mesopotamica* sp. nov. y *P. pennata* son levemente más craneales que las de *R. americana* y *R. fossilis*. Esta disposición se hace evidente en vista distal, ya que el arco que forman las tres trócleas presenta una concavidad en dirección caudal mucho menor que en *R. americana* y *R. fossilis*, condición semejante a la observada en *P. pennata*.

La diáfisis se encuentra craneocaudalmente más comprimida que en *R. americana*, *R. fossilis* y *P. pennata* a nivel proximal de las trócleas, lo que, sumado a la disposición más divergente de las trócleas II y IV, acentúa el aspecto deprimido de la epífisis distal. Una condición semejante existe en *O. patagonicus* según lo señala el propio Ameghino (1895). El foramen vascular distal y el surco que lo aloja son de mayor tamaño que los de *R. americana* y *P. pennata*, aunque es pro-

bable que este carácter carezca de valor taxonómico, ya que es altamente variable.

Pterocnemius cf. *P. mesopotamica* sp. nov.

Figura 3

Material referido. FMNH-PA-36 (MHNT s/nº, calco del anterior), tarsometatarso izquierdo completo.

Procedencia geográfica y estratigráfica. El ejemplar proviene de Corral El Aguacito, cerca de Mina Zitro, 3,5 km al norte del Cañón del río Atuel, provincia de Mendoza, Argentina (Fig. 1). Formación Aisol (Mioceno medio-tardío). El material fue colectado por Bryan Patterson y José Luis Minoprio en el año 1952.

Descripción. La porción más distal de la diáfisis y la respectiva epífisis del ejemplar FMNH-PA-36 (calco MHNT s/nº) no muestran diferencias significativas respecto a la morfología descrita previamente en los ejemplares del “Mesopotamien-se”, aunque sus medidas son ligeramente menores; así por ejemplo, la gracilidad de este espécimen queda bien evidenciada en el reducido diámetro transversal de la diáfisis (Tab. 1). La porción distal de la diáfisis, por encima de las trócleas metatarsianas es comprimida craneocaudalmente y ensanchada transversalmente. En la extremidad proximal, los cotilos

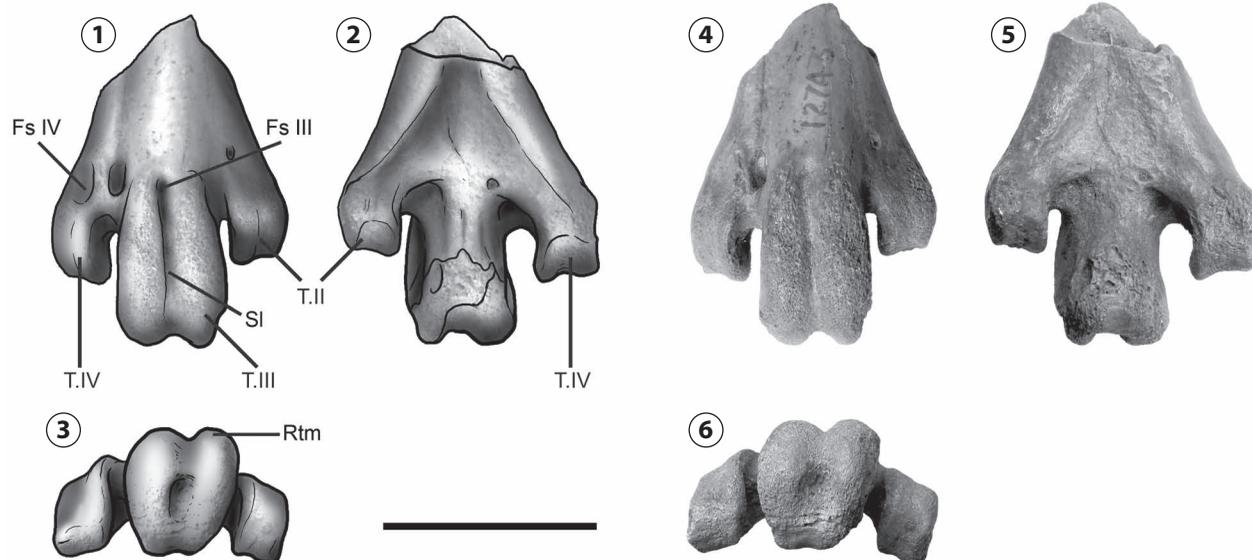


Figura 2. Holotipo de *Pterocnemius mesopotamica* sp. nov., MACN-Pv 12743, extremo distal de tarsometatarso derecho, esquema y original/ holotype of *Pterocnemius mesopotamica* sp. nov., MACN-Pv 12743, distal end of right tarsometatarsus, drawing and original. **TI**, tróclea I/ trochlea I; **TII**, tróclea II/ trochlea II; **TIII**, tróclea III/ trochlea III; **Fs III**, fosa proximal de la tróclea III/ proximal fossa of trochlea III; **SI**, surco longitudinal de la tróclea III/ longitudinal groove of trochlea III; **Fs IV**, fosa proximal de la tróclea IV/ proximal fossa of trochlea IV; **Rtm**, reborde troclear medial/ medial trochlear ridge; **1, 4**, vista craneal/ cranial view; **2, 5**, vista caudal/ caudal view; **3, 6**, vista distal/ distal view. Escala/ scale= 20 mm.

interno y externo resultan subiguales en superficie y forma, en tanto que, en *R. americana* y *R. fossilis*, el cotilo interno es algo más amplio y elíptico que el externo. El surco metatarsiano anterior es menos profundo que en *R. americana* y *R. fossilis* en los tercios proximal y medio de la diáfisis, debido a que los rebordes metatarsianos lateral y mesial presentan alturas similares, al igual que en *P. mesopotamica* sp. nov. y en *P. pennata*, en tanto que el reborde metatarsiano mesial es notablemente más elevado o prominente que el lateral en las especies de *Rhea* comparadas. Sin embargo, dicho surco se encuentra mejor definido en el tercio distal del ejemplar FMNH-PA-36, al igual que en *P. mesopotamica* sp. nov. y *P. pennata*, debido a que los rebordes mantienen una elevación constante, siendo más profundo que en *R. americana* y *R. fossilis*, en los que la altura de los rebordes se atenúan distalmente. El surco metatarsiano posterior es más reducido y menos marcado distalmente que en *R. americana* y *R. fossilis*, similar a *P. mesopotamica* sp. nov. y *P. pennata*. El reborde metatarsiano lateral externo es claramente más prominente que el mesial, sobre todo en el tercio

medio de la diáfisis, como en *P. pennata*; en *R. americana* y *R. fossilis*, dichos rebordes presentan similar proyección caudal. En vista lateral, el desarrollo diferencial del reborde posterior lateral queda evidenciado en la gran profundidad de esta cara de la diáfisis y, a la vez, en la formación de una amplia convexidad más marcada que en *R. americana* y *R. fossilis*. El reborde calcaneal I se extiende, como en *P. pennata*, más distalmente que en *R. americana*.

Comentarios. A pesar de la similitud observada entre los tarsometatarsos, referimos el ejemplar FMNH-PA-36 a *Pterocnemia* cf. *P. mesopotamica* sp. nov. por su menor tamaño respecto de los especímenes sobre los que se basa el nuevo taxón.

***Pterocnemia* sp.
Figuras 4–5**

Material referido. CICYTTP-PV-A-157, tibiotarso izquierdo completo (Fig. 4.1–9); MASP 555, porción distal de diáfisis y epífisis distal de tibiotarso izquierdo (Fig. 5.1–10); CI-

TABLA 1 - Dimensiones (mm) comparadas de los tarsometatarsos de *Pterocnemia mesopotamica* nov. sp. y *P. cf. mesopotamica* (FMNH-PA-36, molde MHNT). Los asteriscos indican medidas estimadas a partir de Ameghino (1895) y Rovereto (1914)/ comparative measurements (mm) of tarsometatarsi of *Pterocnemia mesopotamica* nov. sp. and *P. cf. mesopotamica* (FMNH-PA-36, Molde MHNT). Asterisks indicate measurements estimated from Ameghino (1895) and Rovereto (1914).

	MACN- Pv-12743	MACN- Pv-12735	MLP 41-XII- 13-928	FMNH-PA-36 (Molde)	<i>P. pennata</i> MLP670/676	<i>R. americana</i> MLP 881/880	<i>H. dabbenei</i>	<i>O. patagonicus</i>
Ancho entre trócleas II y IV	41,32	42,15	41,70	37,00	41,50 41,30	38,50 35,00	* 43,00	50,00*
Ancho diafisario sobre las trócleas distales	23,00	22,70	21,90	20,00	21,00 21,00	21,00 20,00	-	25,00 34,00
Ancho diafisario	-	16,80	-	13,10	15,50	16,00 17,00	20,00	-
Profundidad diafisaria (externa)	-	15,20	-	15,00	17,50	12,78	-	-
Ancho de la base de la tróclea III	16,43	15,86	14,50	14,60	15,00 15,00	13,80 15,00	-	17,00*
Diámetro máximo de la tróclea III	18,34	17,76	18,00	16,75	18,00 18,00	17,50 16,65	25,00	20,00
Largo total de la tróclea III	25,00	26,26	27,50	26,00	30,00 30,00	30,00 26,00	14,00	26,00*
Diámetro máximo de la tróclea II	10,00	10,00	11,00	10,00	11,00 11,00	10,00 10,60	15,00	-
Diámetro máximo de la tróclea IV	10,90	10,60	13,00	12,00	11,55 12,00	11,50 10,80	16,00	14,00
Ancho máximo del surco intertroclear externo	4,80	4,90	5,40	3,58	4,20 4,20	3,50 3,50	-	4,00*
Largo total	-	-	-	273,00	299 296	301,20 304,90	-	-

CYTTP-PV-A-322, porción distal de diáfisis y epífisis distal.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Los materiales provienen de la misma localidad y nivel estratigráfico que los de *P. mesopotamica* sp. nov. (Fig. 1).

Descripción. Los tibiotarsos referidos a *Pterocnemias* sp. presentan proporciones semejantes a las de *R. americana* y *P. pennata* (Tab. 2). Sin embargo, muestran una mayor afinidad morfológica con los de *P. pennata*. Es destacable la gracilidad de la diáfisis, presentándose más comprimida craneo-caudalmente que en *P. pennata* y aún mucho más que en *R.*

americana en su sección inmediatamente proximal al surco intercondilar posterior.

La superficie articular mesial de la extremidad proximal es muy similar en forma y tamaño a la observada en *P. pennata* y *R. americana*, aunque sus márgenes son algo más angulosos. El margen lateral de la cresta cnemial externa es semejante al de *P. pennata*, i.e., abultado, romo y menos proyectado lateralmente que en *R. americana*, en donde dicho margen culmina en un proceso agudo. En vista proximal, la cresta cnemial interna es corta y de base ensanchada, similar en configuración a *P. pennata*, menos proyectada cranealmente que en *R. americana*. Su margen más interno forma distalmente sobre la diáfisis un reborde filoso o cresta de menor extensión que el exhibido por *P. pennata* y *R. americana*. Más aún, en esta última especie, dicho reborde constituye una lámina aguda bien proyectada sobre la diáfisis y que se continúa distalmente en forma de una línea intermuscular. A semejanza de *P. pennata* y a diferencia de *R. americana*, la *facies gastrocnemialis* de la cresta cnemial interna es notablemente cóncava y menos extendida distalmente que en *R. americana*, siendo esta morfología consecuencia de la menor proyección y de la dirección del borde interno de la cresta cnemial interna sobre la diáfisis. El área de articulación de la fíbula es similar a la de *P. pennata* y *R. americana*, algo más extendida distalmente que en esta última. El diámetro transversal del *sulcus intercnemialis* es mayor que en *R. americana* y algo menor que en *P. pennata*.

La prominencia para la inserción del ligamento interno es continua con aquella para el ligamento transversal, como en *P. pennata*, en tanto que en *R. americana* ambas superficies se encuentran interrumpidas por la escotadura conformada por la porción más distal del surco tendinoso. El surco tendinoso se presenta muy excavado y bien delimitado, como en *P. pennata*, extendiéndose algo más proximalmente y menos distalmente que en *R. americana*, en la que es algo más superficial y con límites más difusos.

El cóndilo externo está menos expandido caudalmente que en *R. americana*, como en *P. pennata*, por lo que su contorno es menos elíptico. La prominencia ligamentaria externa está poco pronunciada, al igual que en *P. pennata*, y en posición algo más distal que en *R. americana*, en la que es bien notoria y proximal.

La cara medial del cóndilo interno está menos excavada que en *R. americana* y presenta la concavidad ligamentaria y la prominencia ligamentaria interna menos pronunciadas, una condición similar a la observada en *P. pennata* (Tonni y Laza, 1980). En vista caudal, los rebordes de la *trochlea*

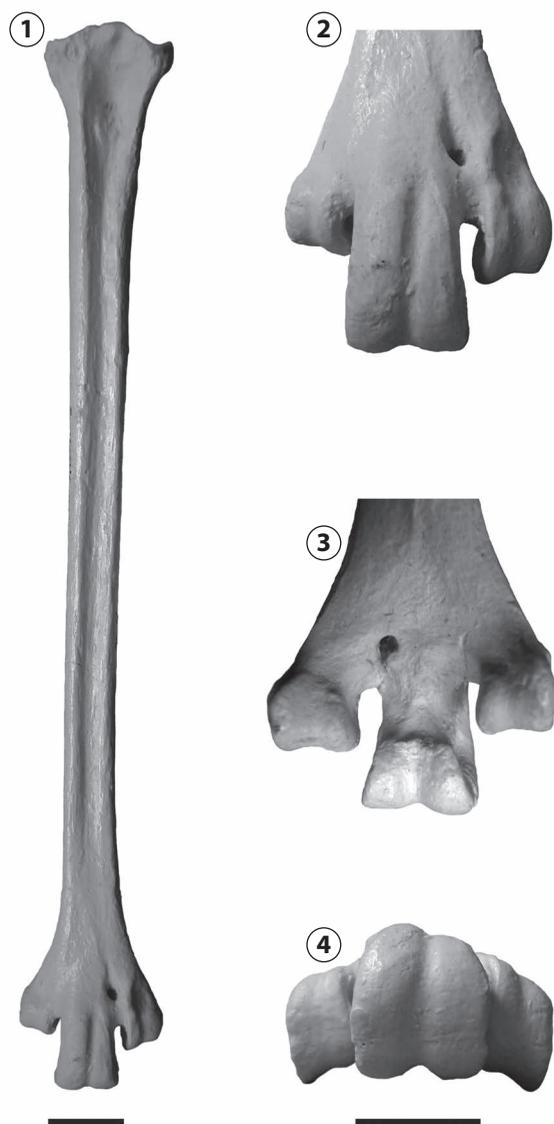


Figura 3. *Pterocnemias* cf. *P. mesopotamica* sp. nov., MHNT s/nº (calco de FMNH-PA-36), tarsometatarso izquierdo/ (cast of FMNH-PA-36), left tarsometatarsus. **1**, vista craneal/ cranial view; **2**, vista craneal de la extremidad distal/ cranial view of distal end; **3**, vista caudal de la extremidad distal/ caudal view of distal end; **4**, vista distal de la extremidad distal/ distal view of distal end. Escala/ scale = 20 mm.

cartilaginis tibialis son proximalmente más convergentes que en *R. americana*; por ello, el surco intercondilar se angosta proximalmente como en *P. pennata*. Al igual que en esta última especie, una suave cresta transversal une proximalmente los rebordes condilares caudales en los ejemplares fósiles atribuidos a *Pterocnemia* sp., mientras que en *R. americana* dicha cresta se encuentra aún más desarrollada.

Comentarios

Como surge de la descripción, los tres tibiotarsos procedentes del “Mesopotamiense” pueden asignarse sin dudas al género *Pterocnemia* sobre la base de sus caracteres morfológicos, exhibiendo no obstante algunas diferencias con *P. pennata*. Sus medidas y proporciones son similares a las de *P. pennata* (Tab. 2) y congruentes con las de los especímenes (tarsometatarsos) sobre los que se basa el nuevo taxón (Tab. 1). Por lo expuesto, resulta factible suponer que los tibiotarsos pertenezcan también al nuevo taxón.

RHEIDAE indet.

Material referido. MACN-Pv 1775, diáfisis incompleta de fémur derecho. MACN-Pv 14375, extremidad proximal muy incompleta de húmero izquierdo.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Barrancas del río Paraná, en la ciudad homónima, provincia de Entre Ríos, Argentina (Fig. 1). Base de la Formación Ituzaingó (“Conglomerado osífero” o “Mesopotamiense”), Mioceno tardío.

Descripción

Fémur. El fragmento conservado es muy semejante en tamaño y proporciones a las diáfisis de los ejemplares comparados de *P. pennata* y *R. americana*; sin embargo, difiere de ambas especies en presentar la línea intermuscular posterior algo menos marcada. Adicionalmente, es distinguible del fémur de *Hinasuri nehuensis* por ser más grácil y porque su diáfisis presenta una sección circular en lugar de elíptica (Tambussi, 1995).

Húmero. Está representado por un fragmento proximal que incluye la epífisis y parte de la diáfisis muy incompletas y erosionadas. El material es semejante en tamaño y proporciones al húmero de *R. americana* y *P. pennata*. La diáfisis es recta, a semejanza de la de *R. americana*, y algo más curva que en *P. pennata*. La superficie de inserción para el *m. latissimus dorsi posterioris* se encuentra menos desarrollada que en *R. americana*, pero más que en *P. pennata*. El surco bicipital es similar al de las formas actuales comparadas.

Comentarios

Los materiales MACN-Pv 1775 y MACN-Pv 14375 son considerados aquí como indeterminables a nivel genérico y específico debido a su fragmentario estado de preservación y por carecer de caracteres diagnósticos inequívocos. El hecho de haber referido hasta el momento la totalidad de los materiales estudiados procedentes del “Mesopotamiense” a un mismo género, *i.e.*, los tarsometatarsos a *P. mesopotamica* sp. nov. y los tibiotarsos a *Pterocnemia* sp., nos induce a pensar

TABLA 2 - Medidas de los tibiotarsos de *Pterocnemia mesopotamica* nov. sp., *Pterocnemia pennata* (MLP 670/676) y *Rhea americana* (MLP 880/881) / measurements of tibiotarsi of *Pterocnemia mesopotamica* nov. sp., *Pterocnemia pennata* (MLP 670/676), and *Rhea americana* (MLP 880/881).

	CICYTTP-PV-A-157	MASP 555	CICYTTP-PV-A-322	<i>P. pennata</i>	<i>R. americana</i>
Ancho transverso máximo de la epífisis distal	37	39	36,35	37,38 34,89	40,54 40,10
Profundidad del cóndilo interno	33,25	35	31,95	35,95 34,00	35,37 38,30
Profundidad del cóndilo externo	33	31,70	30,29	35,20 31,70	35,00 36,60
Ancho transverso mínimo de la diáfisis	21,60	21,80	-	20,95 20,44	20,85 21,20
Profundidad mínima de la diáfisis	15,25	16,50	13,20	16,32 16,00	16,34 19,20
Ancho transverso máximo de la epífisis proximal	42,36	-	-	44,00 43,65	47,10 48,80
Ancho de la base de la cresta cnemial externa	18,64	-	-	14,22 13,00	12,46 14,50
Largo total	341,15	-	-	342,00 333,28	308,70 312,60

que el fémur y el húmero descriptos podrían también pertenecer a dicho género. Sin embargo, hasta el hallazgo de ejemplares más completos, preferimos considerar estos restos como Rheididae indet.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Aspectos sistemáticos

La morfología de los distintos tarsometatarsos y tibio-

tarsos de Rheididae registrados en el “Mesopotamiense” confirman su pertenencia al género *Pterocnemia*. Más aún, los caracteres exclusivos reconocidos en el holotipo y los demás materiales referidos permiten la distinción de *P. mesopotamica* sp. nov. como una entidad específica clara. Además, la congruencia en las medidas de los distintos ejemplares de tarsometatarsos y de tibiotarsos entre sí y la coherencia existente en las proporciones de ambos tipos de elementos

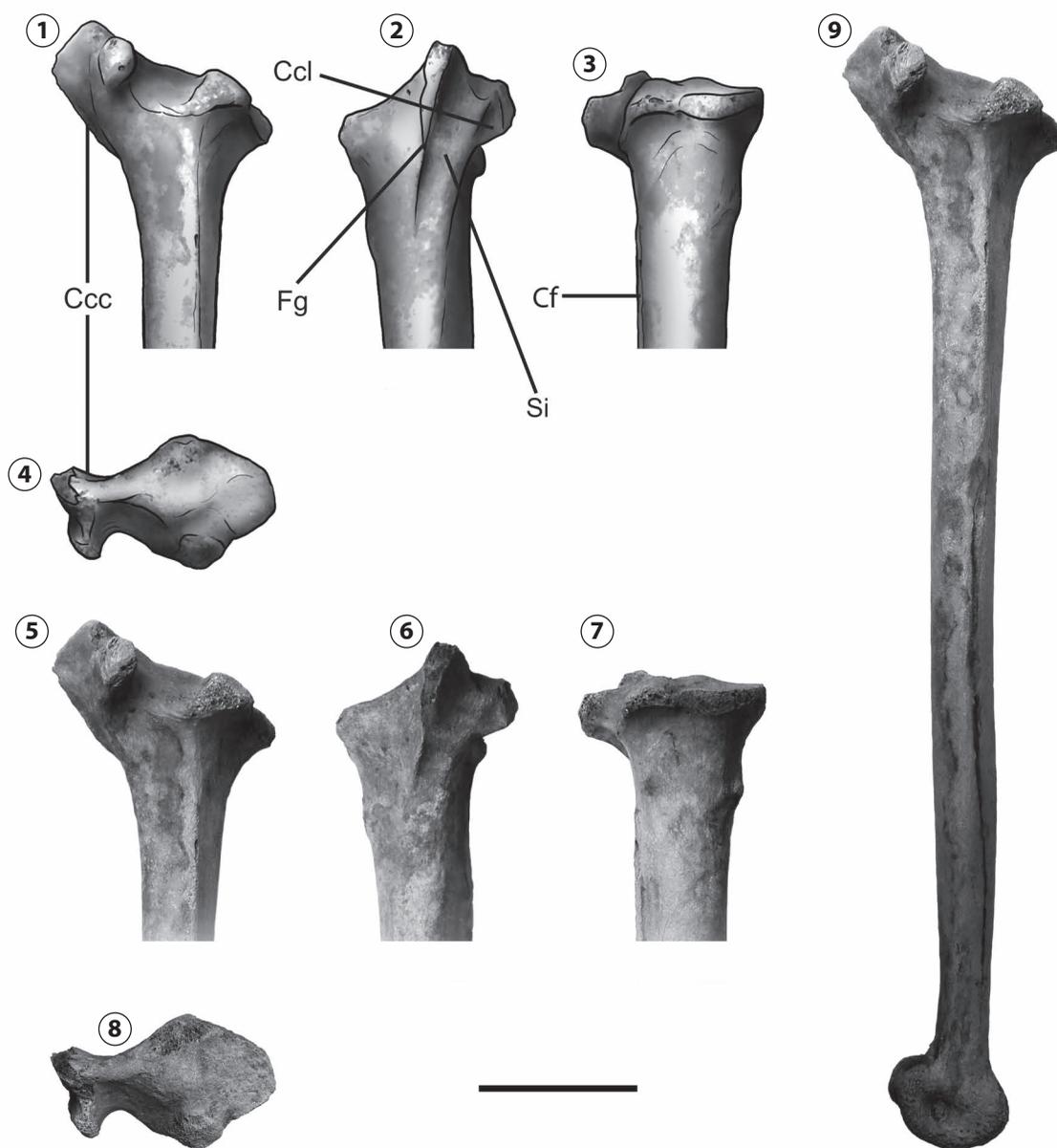


Figura 4. *Pterocnemia* sp., CICYTTP-PV-A-157, extremo proximal de tibiotarso izquierdo/ proximal end of left tibiotarsus. **1, 5**, vista lateral, esquema y original/ lateral view, drawing and original; **2, 6**, vista craneal, esquema y original/ cranial view, drawing and original; **3, 7**, vista caudal, esquema y original/ caudal view, drawing and original; **4, 8**, vista proximal, esquema y original/ proximal view, drawing and original; **9**, tibiotarso completo en vista lateral/ complete tibiotarsus in lateral view. **Ccc**, cresta cnemial externa/ outer cnemial crest; **Ccl**, cresta cnemial interna/ inner cnemial crest; **Cf**, cresta fibular/ fibular crest; **Fg**, facies gastrocnemialis; **Si**, sulcus intercnemialis. Escala/ scale= 50 mm.

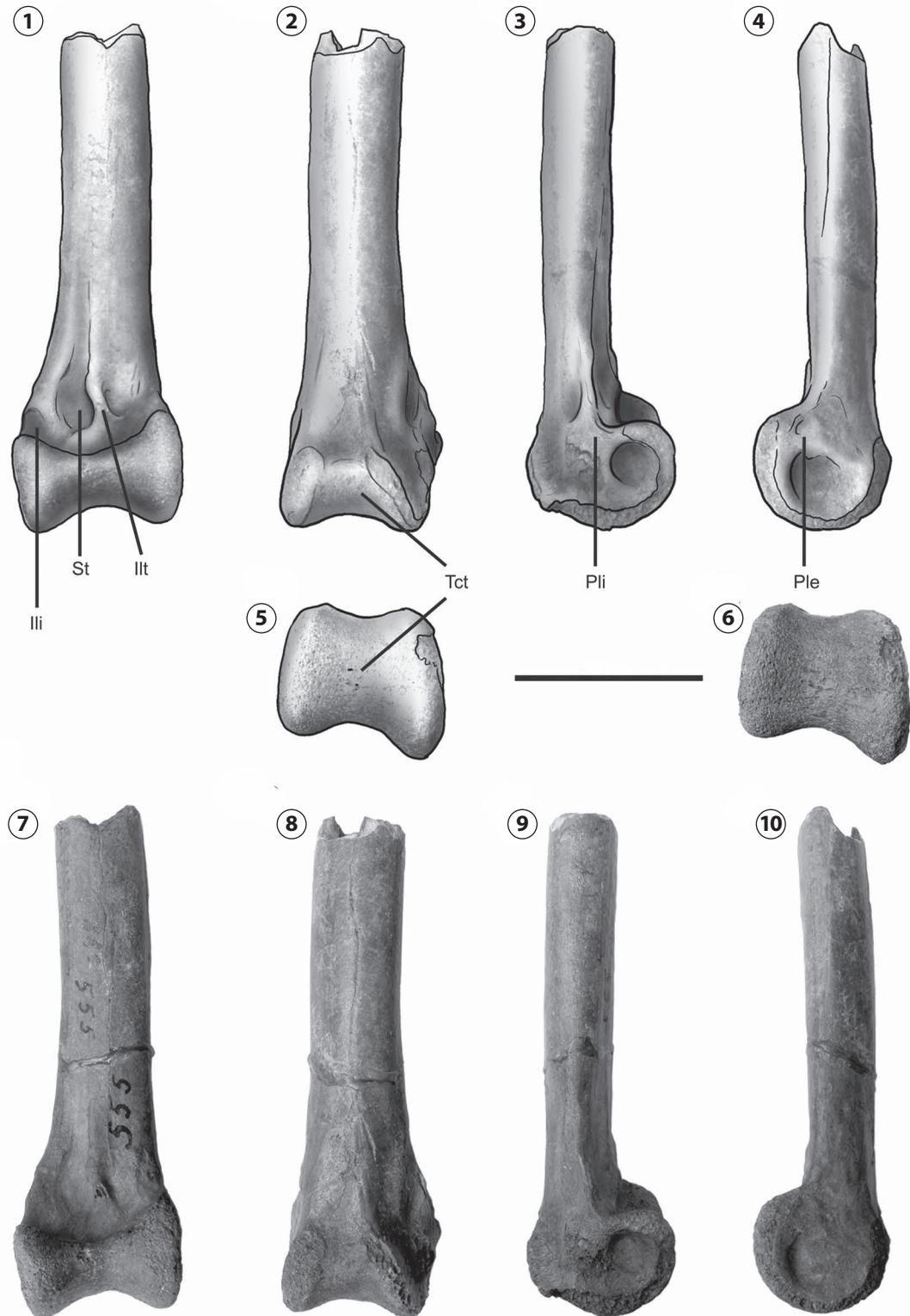


Figura 5. *Pterocnemia* sp., MASP 555, esquema y original, porción de diáfisis y extremo distal de tibiotarso izquierdo/ *drawing and original, fragment of shaft and distal end of left tibiotarsus*. **Ili**, inserción del ligamento interno/ *attachment of internal ligament*; **St**, sulcus tendineus/ *tendinal groove*; **Ilt**, inserción del ligamento transverso/ *attachment of transverse ligament*; **Tct**, trochlea cartilaginosa tibialis/ *trochlea cartilaginosa tibialis*; **Pli**, prominencia ligamentaria interna/ *internal ligamentary prominence*; **Ple**, prominencia ligamentaria externa/ *external ligamentary prominence*. **1, 6**, vista craneal/ *cranial view*; **2, 7**, vista caudal/ *caudal view*; **3, 8**, vista medial/ *medial view*; **4, 9**, vista lateral/ *lateral view*; **5, 10**, vista distal/ *distal view*. Escala/ *scale*= 50 mm.

esqueléticos sugieren que todos estos materiales podrían ser asignados confiablemente a un mismo taxón, a pesar de no haber sido encontrados en asociación directa.

Tambussi (1995) sugirió la existencia de dos morfotipos dentro de la familia Rheidae. Por un lado, el representado por el género y la especie extintos *Diogenornis fragilis* del Paleoceno de Brasil (Alvarenga, 1983). Este morfotipo se había caracterizado no sólo por su tamaño pequeño y la notoria gracilidad del miembro posterior, sino también por la robustez y el mayor desarrollo del húmero, caracteres claramente distintos de los presentes en los restantes ñandús fósiles y vivientes. Sin embargo, el propio Alvarenga (2010) reconoció recientemente la mayor afinidad de *D. fragilis* con ratites australianas (Casuariidae) que con Rheidae. El segundo morfotipo, caracterizado por su gran tamaño y robustez corporal, se corresponde con la anatomía y las proporciones típicas de los ñandús, compartidas por la nueva especie aquí descrita, resultando ser el único morfotipo conocido para la familia al excluirse a *D. fragilis* de la misma.

ASPECTOS CRONOLÓGICOS

La edad de la Formación Ituzaingó ha sido ampliamente debatida, siendo asignada al lapso temporal Mioceno tardío-Plioceno (Cione *et al.*, 2000; Aceñolaza, 2004, 2007) o al Plio-Pleistoceno (Herbst, 2000). Más específicamente, el “Mesopotamiense” o “Conglomerado osífero”, base de la Fm. Ituzaingó, se ha referido a la Edad Huayqueriense a partir de la evidencia biocronológica aportada por los mamíferos (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Marshall *et al.*, 1983; Cione *et al.*, 2000). Varios de los taxones de mamíferos del “Mesopotamiense” fueron también reportados en unidades geológicas del Mioceno tardío-Plioceno del Noroeste argentino (formaciones Andalhuala, Corral Quemado y Toro Negro) y de la región Pampeana (formaciones Epecuén, Cerro Azul, Chapadmalal y Monte Hermoso) (Cione *et al.*, 2000). Sin embargo, no se han podido establecer hasta el momento correlaciones biocronológicas entre el “Mesopotamiense” y la Formación Aisol de Mendoza.

En la Formación Aisol se han reportado recientemente dos niveles fosilíferos atribuibles a distintas edades: uno que integra la sección basal de la unidad y que es referido al Mioceno medio (probablemente de Edad Friasense s.s. o Colloncureense); el otro, incluido en la parte media del perfil tipo, es atribuido al Mioceno tardío (no más antiguo que la Edad Huayqueriense) (Forasiepi *et al.*, 2009, 2011). Los niveles aflorantes en las cercanías de Mina Zitro, de donde proviene el ejemplar FMNH-PA-36, serían los más antiguos

de la secuencia (A. Forasiepi, com. pers.), aunque son necesarios estudios geológico-paleontológicos más exhaustivos para confirmarlo. Lamentablemente, tampoco contamos con la información original de colección de este ejemplar, que brinde detalles acerca de una posición estratigráfica precisa dentro de la Formación Aisol.

De esta forma, la antigüedad del ejemplar FMNH-PA-36 procedente de Mendoza debe circunscribirse al lapso Mioceno medio-tardío, pudiendo ser por lo tanto más antiguo o coetáneo de *P. mesopotamica* sp. nov. de Entre Ríos. Hasta tanto se clarifiquen los aspectos cronológicos y bioestratigráficos vinculados con el registro fósil de las formaciones Aisol e Ituzaingó, sustentamos de manera inequívoca la presencia de *P. mesopotamica* sp. nov. en la Edad Huayqueriense de la Mesopotamia, lo que constituye uno de los registros más antiguos y mejor fundamentados del género *Pterocnemia*. Sin embargo, no podemos descartar la posible extensión de su biocrón entre las edades Friasense y Huayqueriense para la región de Cuyo.

AGRADECIMIENTOS

A H.M.F. Alvarenga (MHNT), C. Cerutti, G. Bahler, G. Ibargoyen, J. Peña (MASP), A. Kramarz, S.M. Álvarez (MACN), A. Forasiepi (MHN de San Rafael), M. Reguero, C. Tambussi y F. Degrange (MLP), por facilitar el acceso y estudio de los ejemplares depositados en sus respectivas instituciones; W. Simpson (FMNH), por brindar información acerca de la procedencia de un ejemplar; R. Kemer, por la donación de material fósil; J. González y J. Ricle, por las ilustraciones; E. Cerdeño, por su trabajo de edición; C. Tambussi y C. Acosta Hospitaleche, por la revisión del manuscrito. Los proyectos PICT-ANPCYT 2007-392 y PIP-CONICET 2008-886 financiaron el trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Aceñolaza, F.G. 2004. Paleobiogeografía de la Región Mesopotámica. En: F.G. Aceñolaza (Ed.), Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino III, *Miscelánea INSUGEO* 12: 25–30.
- Aceñolaza, F.G. 2007. Sinopsis estratigráfica de la Mesopotamia. En: F.G. Aceñolaza (Ed.), Geología y recursos geológicos de la Mesopotamia argentina, *Serie de Correlación Geológica INSUGEO* 22: 43–109.
- Alvarenga, H. 1983. Una ave ratite do Paleoceno Brasileiro: bacía calcária de Itaboraí, estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Boletim Museu Nacional do Rio de Janeiro, Geologia* 41: 1–7.
- Alvarenga, H. 2010. *Diogenornis fragilis* Alvarenga, 1985, restudied: a South American ratite closely related to Casuariidae. *25th International Ornithological Congress* (Campos do Jordão), Abstracts: 143.
- Ameghino, F. 1882. Catálogo explicativo de las colecciones de antropología y paleontología de Florentino Ameghino. *Exposición Continental Sudamericana, Anexo A*: 35–42.
- Ameghino, F. 1891. Enumeración de las aves fósiles de la República Argentina. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 441–453.
- Ameghino, F. 1895. Sobre las aves fósiles de Patagonia. *Boletín del Instituto Geográfico de Argentina* 15: 501–602.
- Ameghino, C. y Rusconi, C. 1932. Una nueva subespecie de avestruz fósil

- del pampeano inferior "*Rhea americana anchorensis*" subsp. n. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 114: 38–42.
- Baumel, J.J. y Witmer, L.M. 1993. Osteología. En: J.J. Baumel, S.A. King, J.E. Breazile, H.E. Evans y J.C. Venden Berge (Eds.), *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Publications of the Nuttall Ornithological Club* 23: 45–132.
- Bonaparte, C.L. 1849. *Conspectus generum avium*. Lugduni Batavorum Academiae Typographum 1: 1–543.
- Brodtkorb, P.B. 1963. Catalogue of fossil birds. Part I. (Archaeopterygiformes through Ardeiformes). *Bulletin of the Florida State Museum* 7: 179–93.
- Cenizo, M.M., Tambussi, C.P. y Montalvo, C.I. 2011. Late Miocene continental birds from the Cerro Azul Formation in the Pampean region (central-southern Argentina). *Alcheringa* 103: 1–22.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J.I., Scillato Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos Province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina, Serie de Correlación Geológica INSUGEO* 14: 191–237.
- Cuello, J. 1988. Lista de las aves fósiles de la región Neotropical y de las islas antillanas. *Paula-Coutiana* 2: 3–79.
- Folch, A. 1992. Family Rheidae (Rheas). En: J. del Hoyo, A. Elliot y J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World*, vol. 1, Lynx Edicions, Barcelona, p. 84–89.
- Forasiepi, A.M., Goin, F. y Martinelli, A.G. 2009. Contribution to the knowledge of the Sparassocynidae (Mammalia, Metatheria, Didelphoidea), with comments on the age of the Aisol Formation (Neogene), Mendoza Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1252–1263.
- Forasiepi, A.M., Martinelli, A.G., de la Fuente, M., Diéguez, S. y Bond, M. 2011. Paleontology and stratigraphy of the Aisol Formation (Neogene), San Rafael, Mendoza. En: J.A. Salfity y R.A. Marquillas (Eds.), *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*, SCS Publisher, Salta, p. 135–154.
- Frenguelli, 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55–256.
- Gray, G.R. 1871. *Hand-list of genera and species of birds, distinguishing those contained in the British Museum*, Taylor and Francis, Londres, 350 p.
- Herbst, R. 2000. La Formación Ituzzaingó (Plioceno). Estratigrafía y distribución. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina, INSUGEO* 14: 181–190.
- Howard, H. 1929. The avifauna of Emerville shellmound. *University of California Publications in Zoology* 32: 301–394.
- Marshall, L.G., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy. Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*: 1–93.
- Mones, A. 1986. Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I: Lista preliminar y bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 82: 1–625.
- Nores, M. 2008. Proposal #348. South American Classification Committee, American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~remesen/SACCBaseline.html>.
- Noriega, J.I. 1995. The avifauna from the "Mesopotamian" (Ituzzaingó Formation: Upper Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 141–148.
- Noriega, J.I. y Agnolin F.L. 2008. El registro paleontológico de las Aves del "Mesopotamiense" (Formación Ituzzaingó; Mioceno tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino III, INSUGEO, Miscelánea* 17: 271–290.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, E.O. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372–412.
- Patterson, B. y Kraglievich, J.L. 1960. Sistemática y nomenclatura de las Aves Forrracoideas del Plioceno Argentino. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata* 1: 1–52.
- Picasso, M.B., Degrange, F.J., Mosto, M.C. y Tambussi, C.P. 2010. Un individuo juvenil de *Pterocnemia pennata* (Aves: Rheidae) en el Pleistoceno de la región Pampeana: implicancias ontogenéticas y ambientales. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 28: 192–200.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 25: 1–247.
- Sibley, C.G. y Monroe, B.L. 1990. *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale University Press, New Haven y Londres, 1111 p.
- Tambussi, C.P. 1995. The fossil Rheiformes from Argentina. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 121–129.
- Tambussi, C.P. y Acosta Hospitaleche, C. 2002. Reidos (Aves) cuaternarios de Argentina: inferencias paleoambientales. *Ameghiniana* 39: 95–102.
- Tambussi, C.P. y Tonni, E.P. 1985. Aves del sitio arqueológico Los Toldos, Cañadón de Las Cuevas, provincia de Santa Cruz (República Argentina). *Ameghiniana* 22: 69–74.
- Tonni, E.P. y Laza, J. 1980. Las aves de la Fauna Local Paso Otero (Pleistoceno tardío) de la provincia de Buenos Aires. Su significación ecológica, climática y zoogeográfica. *Ameghiniana* 17: 313–322.

doi: 10.5710/AMGH.v49i2(492)

Recibido: 16 de mayo de 2011**Aceptado:** 20 de diciembre de 2011