

Un individuo juvenil de *Pterocnemia pennata* (Aves, Rheidae) en el Pleistoceno de la Región Pampeana: implicancias ontogenéticas y ambientales

**Mariana B. J. Picasso^{1,2,*}, Federico J. Degrange^{1,3},
María Clelia Mosto^{1,3} y Claudia P. Tambussi^{1,3}**

¹ División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, La Plata, B1900FWA Buenos Aires, Argentina.

² Agencia Nacional de Promoción Científica y Técnica, Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (AGENCIA-FONCYT), Argentina.

³ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

* mpicasso@fcnym.unlp.edu.ar

RESUMEN

Se da a conocer un individuo juvenil de *Pterocnemia pennata* (MACN 14780) procedente del Bonaerense (Pleistoceno Tardío temprano) de la localidad de Salto (Partido de Salto), en el norte de la provincia de Buenos Aires (Argentina) constituyendo el registro fósil más septentrional de la especie. El individuo consta de miembros posteriores completos y fragmentos del miembro anterior; falanges y vértebras. El objetivo de este trabajo es describir y analizar en los miembros posteriores, aquellos rasgos que puedan ser indicativos de la etapa ontogenética postnatal (juvenil, subadulto y adulto) del fósil. Se analizaron caracteres relacionados con la maduración ósea de las epífisis, regiones proximales y distales de los huesos y la textura del periostio. Los miembros posteriores del ejemplar fósil corresponden a un individuo inmaduro: el fémur carece de la región intercondilar y faltan las epífisis proximales del tibiotarso y del tarsometatarso. Además, en el tarsometatarso la región proximal del cuerpo es expandida, abultada y los metatarsales no están completamente fusionados entre sí. La textura del periostio se caracteriza por presentar numerosos poros en el fémur y estriaciones en el tibiotarso y tarsometatarso, indicativos de inmadurez. La etapa ontogenética puede no ser reconocida cuando sólo se encuentran partes de huesos que no presentan rasgos de inmadurez (e.g., región proximal del fémur; región distal del tibiotarso y/o tarsometatarso). La presencia de *Pterocnemia pennata* en un área fuera de su distribución geográfica actual es una evidencia más que refuerza la hipótesis de la extensión de condiciones áridas en el territorio pampeano durante el Pleistoceno Tardío temprano.

Palabras clave: Palaeognathae, Pleistoceno Tardío temprano, ontogenia postnatal, centros de osificación, Argentina.

ABSTRACT

A juvenile of *Pterocnemia pennata* (MACN 14780) from the Bonaerian (early Late Pleistocene) locality of Salto (Salto district), in the north of Buenos Aires Province, Argentina is presented. This is the northernmost record for the species. The specimen consists of the hind limbs and fragments of fore limbs, phalanxes and vertebrae. The aim of this work is to describe and analyze those features of the hind limb that could indicate the postnatal ontogenetic stage (juvenile, subadult and adult) of the fossil. Characteristics related to the osseous maturation of the epiphyses as well as proximal and distal regions of the bones

and to the periosteum texture were analyzed. The specimen hind limbs showed features which could be attributed to an immature age: the femur lacks the intercondylar region and the proximal epiphyses of the tibiotarsus and tarsometatarsus are absent. In addition, the proximal region of the tarsometatarsus is expanded and bulky and the metatarsals are not completely fused among each other. The texture of the periosteum is characterized by numerous porous in the femur and striations in the tibiotarsus and tarsometatarsus, which are indicative of immaturity. The assignment to the postnatal ontogenetic stage could be misinterpreted if the fragmentary remain belongs to those parts that do not show immaturity features in a juvenile (e.g. proximal region of femur, distal region of tibiotarsus and/or tarsometatarsus). The presence of a new specimen of *Pterocnemia pennata* in a territory outside its current geographical distribution is another evidence that reinforces the hypothesis of arid conditions for this region during the early Late Pleistocene.

Key words: Palaeognathae, early Late Pleistocene, postnatal ontogeny, ossification centers, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Pterocnemia pennata (D'Orbigny, 1834) y *Rhea americana* (Linneo, 1758) conocidos vulgarmente como ñandú petiso y ñandú grande respectivamente, son los únicos representantes vivientes de la familia Rheidae. Endémicas de América del Sur, su distribución se extiende desde el noreste de Brasil hasta el extremo sur de la Patagonia Argentina. En la Argentina, *Pterocnemia pennata* habita regiones áridas, encontrándose en el norte en estepas altoandinas, entre 3500 y 4500 m s.n.m., mientras en el sur ocupa estepas arbustivas, desde el nivel del mar hasta los 2000 m s.n.m. (Folch, 1992; Narosky e Izurieta, 2003) (Figura 1). Ambas especies difieren en tamaño (1.4 m en *Rhea americana* y 1 m en *Pterocnemia pennata* Folch, 1992) y son muy similares en su aspecto externo e incluso en su anatomía esquelética siendo pocos los rasgos que diferencian una especie de la otra (Tambussi y Tonni, 1985). El registro fósil de la familia Rheidae se conoce desde el Paleoceno de Brasil y Argentina (Tambussi, 1995; Tambussi y Noriega, 1996) y cinco especies extintas se han ubicado dentro de la familia (Tambussi, 1995; Tambussi y Acosta Hospitaleche, 2002). El registro fósil de *Pterocnemia pennata* es conocido para el Pleistoceno Tardío de la localidad de Paso Otero (Tonni y Laza, 1980) y para el Pleistoceno Tardío-Holoceno de la localidad de Monte Hermoso (Acosta-Hospitaleche y Tambussi, 2000). Ambos registros están ubicados en el sur de la provincia de Buenos Aires, fuera del área de distribución actual de la especie (Figura 1). Esta provincia forma parte de la región pampeana la cual se caracteriza por su clima templado-cálido con lluvias durante todo el año que varían entre 600 y 1200 mm (Cabrera y Willink, 1973). Estudiamos aquí los materiales pertenecientes a *Pterocnemia pennata* exhumados en sedimentos correspondientes al Bonaerense (Pleistoceno Tardío temprano) en la localidad de Salto ubicada al norte de la provincia de Buenos Aires, Argentina (Figura 1) que constituyen el registro fósil más septentrional para esta especie. Este individuo posee rasgos en sus miembros posteriores atribuibles a un ave inmadura. La diferenciación confiable entre las diversas etapas ontogenéticas de un taxón es crucial tanto para el campo de la paleontología como el de la zooarqueología

(Tumarkin-Deratzian *et al.*, 2006). Recientes investigaciones se han dedicado a encontrar indicadores esquelético-cronológicos que permitan discriminar la etapa ontogenética de un individuo independientemente del tamaño. Un ejemplo de ellas son aquellas en donde se analiza la textura del periostio (Tumarkin-Deratzian *et al.* 2006). Este método es ventajoso ya que no requiere que los materiales estén completos (los cuales son encontrados esporádicamente) o que incluyan regiones informativas sobre la edad como las epífisis (Tumarkin-Deratzian *et al.* 2006 y bibliografía allí

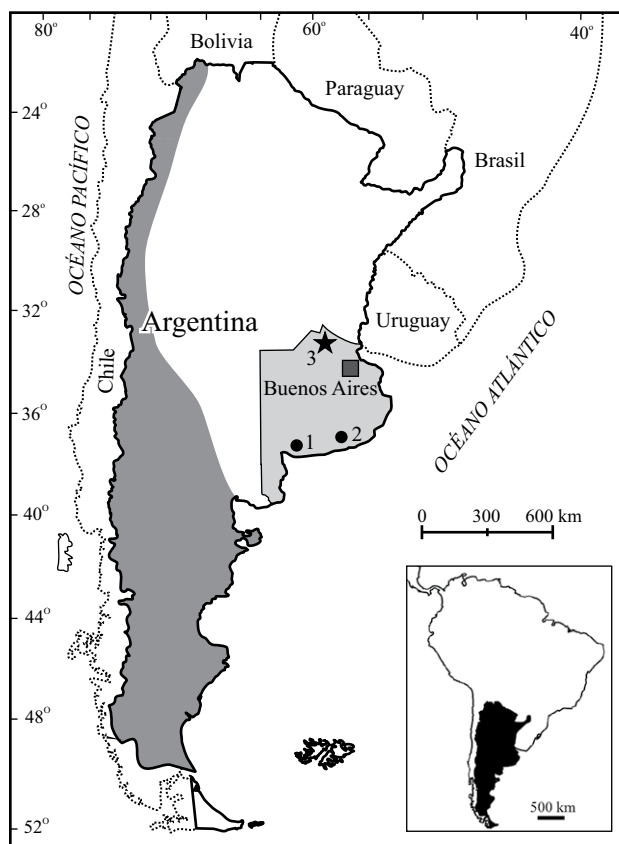


Figura 1. Mapa de la República Argentina con el área de distribución actual (sombreado gris oscuro, según Narosky e Izurieta, 2003) y la localización de los registros fósiles de *Pterocnemia* en la provincia de Buenos Aires (sombreado gris claro): 1: Monte Hermoso, 2: Paso Otero, 3: Salto.

citada). El objetivo de este trabajo es describir y analizar aquellos rasgos que permitan realizar la asignación ontogenética postnatal del fósil utilizando dos aproximaciones: 1) observando aquellos caracteres anatómicos de los huesos largos que indiquen inmadurez y 2) mediante el análisis de la textura del periostio.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material fósil de *Pterocnemia pennata* MACN 14780 pertenece a la Sección Paleontología Vertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia de la ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina (MACN). Fue colectado en 1943 y no había sido descrito hasta la

fecha. Consiste en ambos miembros posteriores completos, faltando únicamente las fibulas, así como algunas falanges pedales, fragmentos del miembro anterior (húmero y ulna) y vértebras (Figura 2). Los huesos del miembro posterior se encuentran en un buen estado general de preservación, si bien algunas zonas están desgastadas o incompletas como el extremo proximal del fémur derecho y el extremo distal del tarsometatarso derecho (Figura 2, 3). La asignación del individuo a la especie *Pterocnemia pennata* fue corroborada siguiendo los caracteres brindados por Tonni y Laza (1980) y Tambussi y Tonni (1985). Los materiales fueron comparados además con individuos actuales tanto adultos como juveniles de *Pterocnemia pennata* depositados en la colección osteológica de referencia de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata (MLP) (Tabla 1).

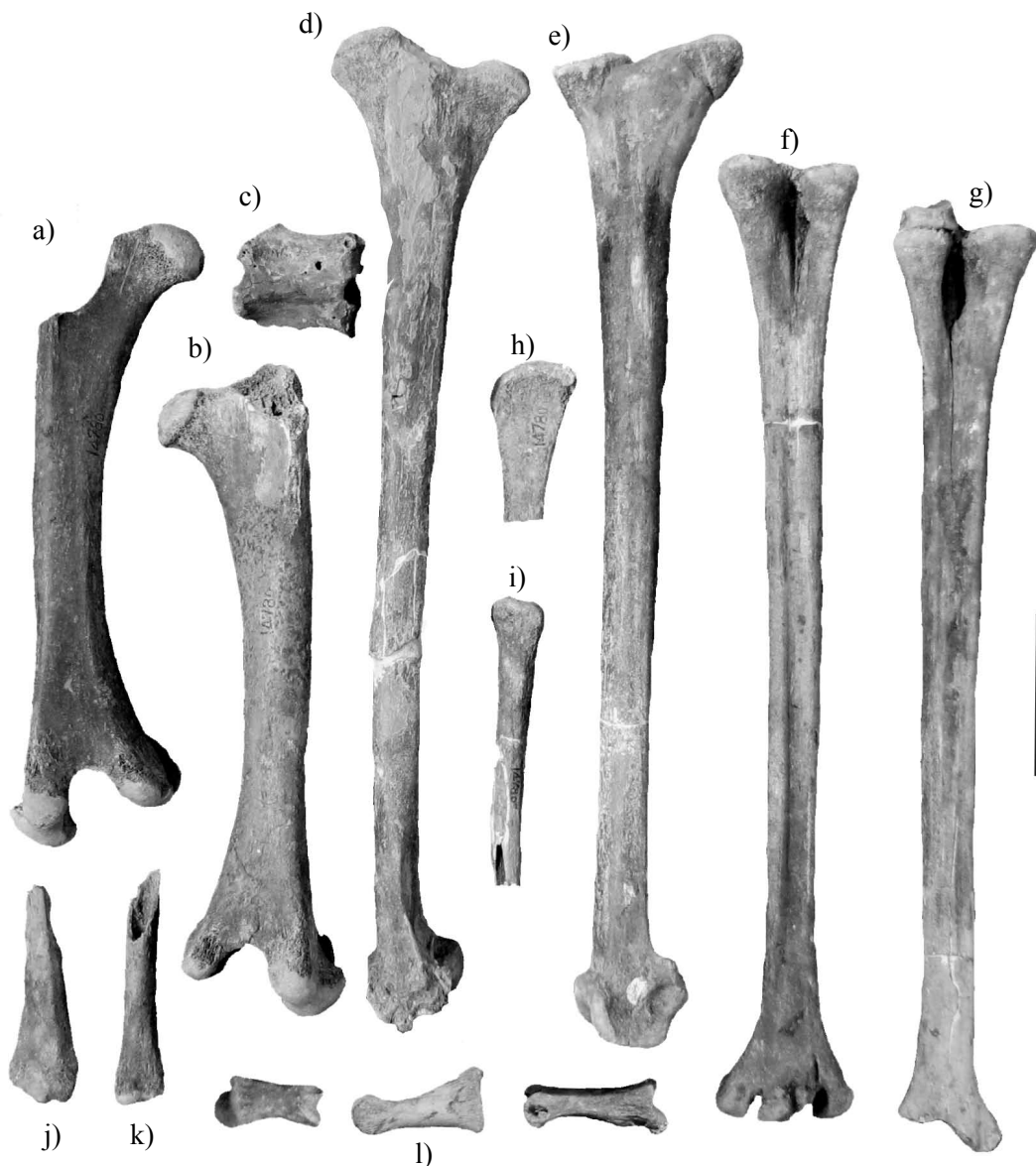


Figura 2. Restos del MACN 14780, a y b: fémur derecho e izquierdo respectivamente, vista anterior; c: vértebra; d y e: tibiotarso izquierdo y derecho respectivamente, vista lateral; f y g: tarsometatarso izquierdo y derecho respectivamente, vista anterior; h-k: fragmentos del miembro anterior (h, j: húmero; i, k: radio; l: falanges). Escala: 5 cm.

Tabla 1. Longitud de los huesos del miembro posterior del MACN 14780 y de ejemplares de *Pterocnemia pennata* actuales.

	Fémur	Tibiotarso	Tarsometatarso
MACN 14780	18.9	30.2	29.9
MLP 411(adulto)	19.6	31.30	----
MLP 802 (adulto)	----	----	29.4
MLP 494 (juvenil)	19.7	----	28.5

Para el análisis de las texturas se siguieron los lineamientos brindados por Tumarkin-Deratzian *et al.* (2006). El periostio de la diáfisis del MACN 14780 y de los ejemplares actuales de *Pterocnemia pennata* fue observado con microscopio estereoscópico trinocular Leica S6D. Se fotografiaron empleando luz rasante con cámara digital Nikon D40 y objetivo Nikon 18-55 mm 1:3.5-5.6GII. Para determinar la etapa ontogenética del fósil aquí descrito, se siguieron los criterios utilizados para *Rhea americana* por Picasso (2010). Los huesos fueron medidos con calibre digital con 0.01 mm de aproximación; aquellas medidas tomadas en las piezas cuyos extremos está rotos y/o faltan las epifisis son aproximadas. La nomenclatura anatómica sigue a Baumel y Witmer (1993).

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRAFICA

Los restos óseos proceden del Piso/Edad Bonaerense (Pleistoceno Tardío temprano), definido con base en la biozona de *Megatherium americanum* cuyo estratotipo no ha sido aún especificado (Cione y Tonni, 2001). Fue exhumado en la localidad de Salto (34°17'S - 60°14'O) ubicado al norte de la provincia de Buenos Aires (Argentina) (Figura 1). De la misma localidad proviene un ejemplar de gran tamaño asignado a *Chloephaga* Eyton, 1838 (Anserifomes) (Degrange *et al.*, 2006). Estas aves durante sus migraciones invernales actualmente no sobrepasan la latitud S 37° en la provincia de Buenos Aires (*Chloephaga picta* excepcionalmente alcanza la costa sur de Uruguay) (Arballo y Cravino, 1999; De La Peña y Rumboll, 1998).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA Y DESCRIPCIÓN

Familia Rheidae (Bonaparte, 1853)

Género *Pterocnemia* Gray, 1871

Especie tipo *Rhea pennata* D'Orbigny, 1834

Material referido MACN 14780 (Figuras 2, 3 y 4)



Figura 3. Vista anterior de los huesos del miembro posterior del espécimen MACN 14780, a y b: fémur izquierdo y derecho respectivamente, c y d: tibiotarso izquierdo y derecho respectivamente, e y f: tarsometatarso izquierdo y derecho respectivamente. Escala: 5 cm.

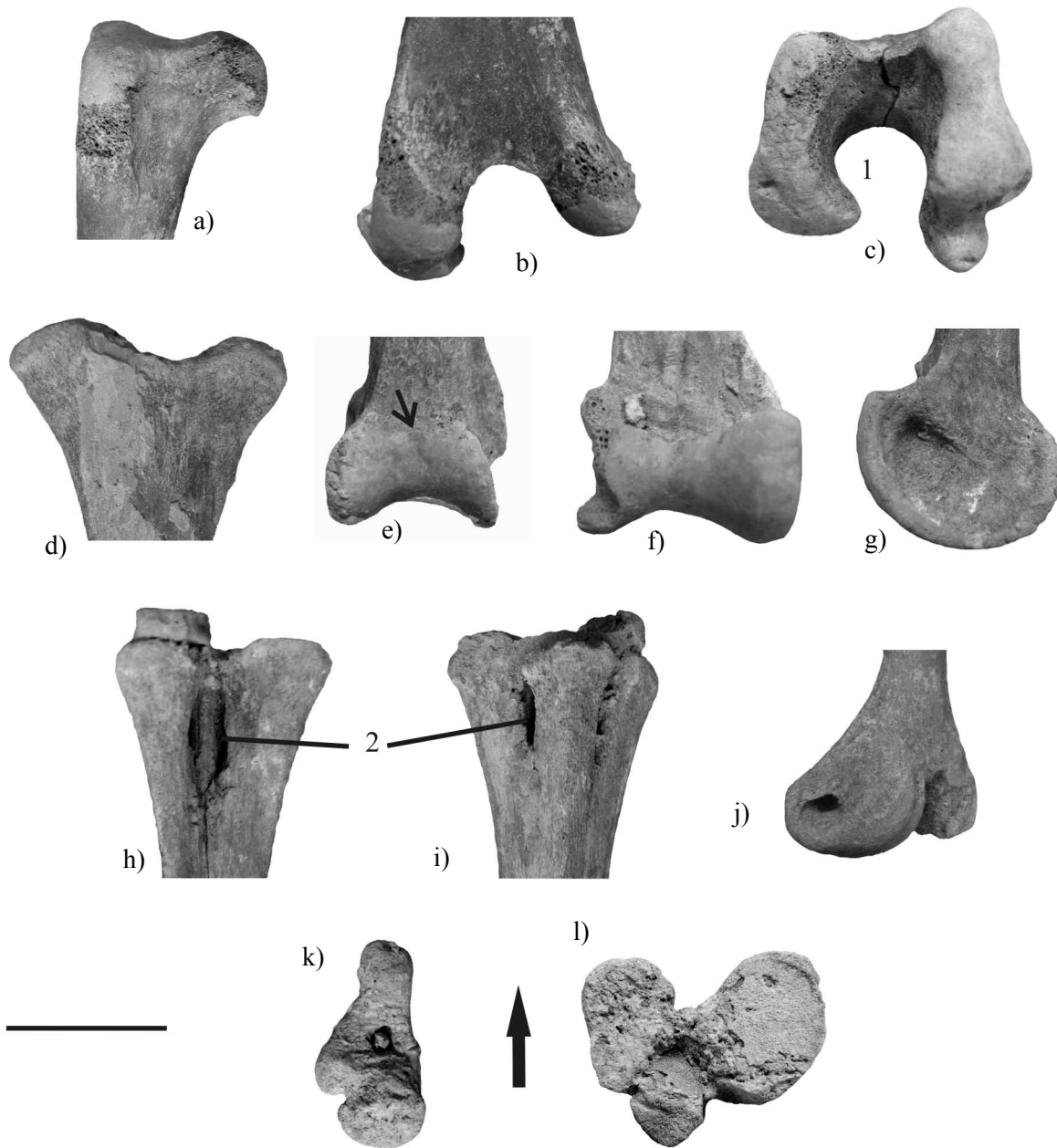


Figura 4. Detalles de las regiones proximales y distales del MACN 14780, a: vista anterior de la región proximal del fémur, b: vista anterior de la región distal del fémur, c: vista posterior de la región distal del fémur, d: vista lateral de la región proximal del tibiotarso, e: vista posterior de la región distal del tibiotarso, la flecha señala el reborde óseo (ver texto), f: vista anterior de la región distal del tibiotarso, g: vista lateral del extremo distal del tibiotarso, h: vista anterior del extremo proximal del tarsometatarso, i: vista posterior del extremo proximal del tarsometatarso, j: vista lateral del tarsometatarso, k: vista de la región proximal del tibiotarso, l: vista de la región proximal del tarsometatarso. En k y l la flecha señala la dirección anterior, 1: excavación en el fémur, 2: surcos que evidencian la falta de fusión de los metatarsales. Escala: 5 cm.

Descripción y etapa ontogenética del MACN 14780

Los huesos fémur, tibiotarso y tarsometatarso (Figura 3), presentan longitudes semejantes a las de un adulto (Tabla 1). El fémur del MACN 14780 (Figura 4a, 4b y 4c) presenta ambos cóndilos separados debido a la ausencia de la región intercondilar y de la *fossa poplitea* (Figura 4b, 4c). En la región proximal de ambos tibiotarsos faltan las epífisis (Figuras 3 y 4d) y la superficie proximal presenta domos

y valles desgastados y redondeados (Figura 3 y 4d). En la región distal (Figura 4e) se puede observar en vista caudal las *cristae* de la *trochlea cartilaginosa tibialis* unidas por un reborde óseo poco marcado, rasgo propio de la especie (Tonni y Laza, 1980; Tambussi y Tonni, 1985) (ver también Figura 5f). Ambos tarsometatarsos carecen de epífisis proximal (Figura 3), aunque en el tarsometatarso derecho se conserva una pequeña porción de la epífisis (Figura 4h, 4i). El extremo proximal de la diáfisis se caracteriza además

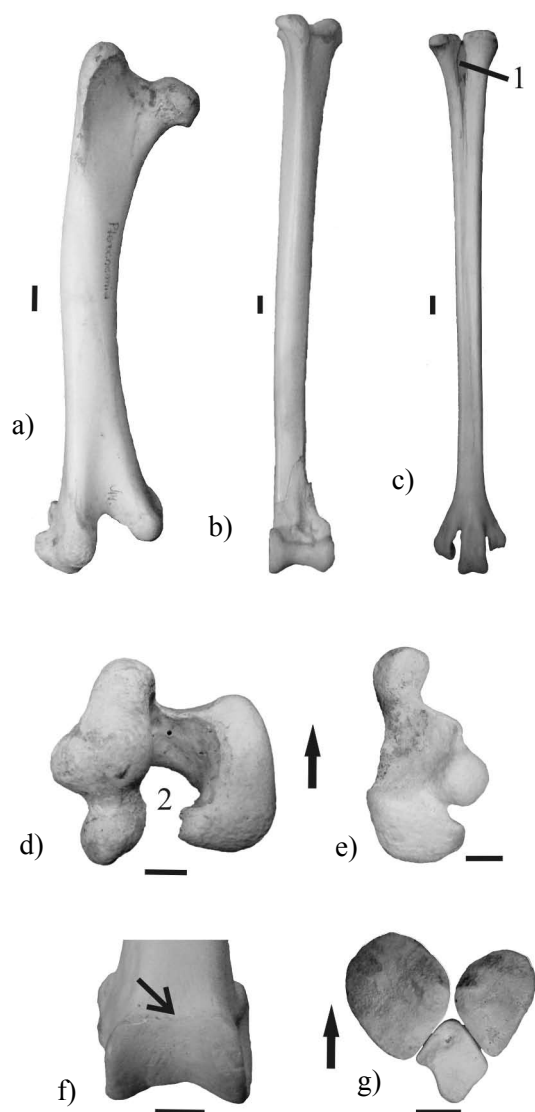


Figura 5. Ejemplar juvenil actual de *Pterocnemia pennata* (MLP 494), a, b y c: vistas anteriores del fémur, tibia y tarsometatarso, d: vista plantar de la región distal del fémur, e: vista craneal de la región proximal del tibia, f: vista posterior de la región del tibia. La flecha señala el reborde óseo (ver texto), g: vista de la región craneal del tarsometatarso. En e y g la flecha indica la dirección anterior, 1: surco que evidencia la falta de fusión de los metatarsales, 2: excavación distal del fémur (ver texto). Escala: 1 cm.

por ser ancho y de superficie abultada, pudiéndose notar la falta de fusión de los metatarsales evidenciada por los surcos en la superficie del hueso (Figura 4h, 4i, 4l). En cuanto a la región distal del tarsometatarso, solo se conserva aquella perteneciente al miembro izquierdo en el cual la *trochlea metatarsi III* está incompleta (Figura 3). Cabe mencionar que el individuo juvenil actual de *Pterocnemia pennata* utilizado para comparación (MLP 494) (Figura 5) presenta los mismos rasgos descritos para el fósil: fémur con notoria excavación de su extremo distal (Figura 5d), tibia y tarsometatarso sin epífisis (Figura 5 b, 5c, 5e, 5f) y en el

extremo proximal del tibia se puede observar los metatarsales sin fusionar (Figura 5c, 5g).

Análisis de la textura del periostio

La comparación de la textura del periostio fue efectuada entre el individuo fósil MACN 14780 y ejemplares actuales de *Pterocnemia pennata* juveniles y adultos.

Fémur: el periostio del MACN 14780 (Figura 6b arriba) y del juvenil (Figura 6c arriba) presenta poros dispersos mientras que el periostio de los adultos actuales de *Pterocnemia pennata* es liso (Figura 6d arriba).

Tibia: el periostio del MACN 14780 (Figura 6b abajo centro) y del juvenil actual (Figura 6c centro) presentan numerosas estriaciones paralelas al eje de la diáfisis mientras que en el adulto tiende a ser lisa (Figura 6d centro).

Tarsometatarso: aunque la superficie del MACN 14780 (Figura 6b abajo) conserva el periostio en pocas zonas, se pueden apreciar estriaciones paralelas al eje mayor de la diáfisis. En el ejemplar juvenil actual (Figura 6c abajo), el periostio presenta numerosas estriaciones similares a las del fósil aunque menos marcadas. En el adulto la superficie es lisa con algunas rugosidades dispersas (Figura 6d abajo).

CONCLUSIONES

Es conocido que en las aves la madurez del esqueleto antecede a la madurez sexual, y ocurre antes de alcanzar el primer año de vida. Durante ese lapso los individuos son considerados juveniles y, en el caso particular de los Rheidae, luego de los ocho meses los individuos pueden ser considerados como juveniles de edad avanzada (Picasso, 2010). Los rasgos que presentan los huesos del miembro posterior del espécimen MACN 14780, *i.e.* la apertura del extremo distal del fémur, la ausencia de epífisis en el tibia y tarsometatarso, la región proximal del tarsometatarso más abultada y expandida látero-medialmente y la falta de fusión entre los metatarsales, evidencian que el MACN 14780 fue un ave juvenil de edad avanzada. Es interesante destacar que la morfología que presenta la región distal del fémur del MACN 14780 se debe principalmente a la pérdida de la extensa área cartilaginosa que conformaba esta región del hueso y no a daños mecánicos ocurridos durante los procesos tafonómicos. Picasso (2010) señala que en *Rhea americana* la región intercondilar y la *fossa poplitea* presentan un gran predominio de tejido cartilaginoso hasta por lo menos la edad de ocho meses y esto probablemente sea también característico del fémur inmaduro de *Pterocnemia pennata*. En el tibia la situación es diferente ya que en el MACN 14780 los rasgos de inmadurez solo se pueden observar en la región proximal debido a la ausencia de las epífisis. En *Rhea americana* la región distal del tibia presenta un centro de osificación secundario que en la edad de ocho meses ya está fusionado a la diáfisis (Picasso,

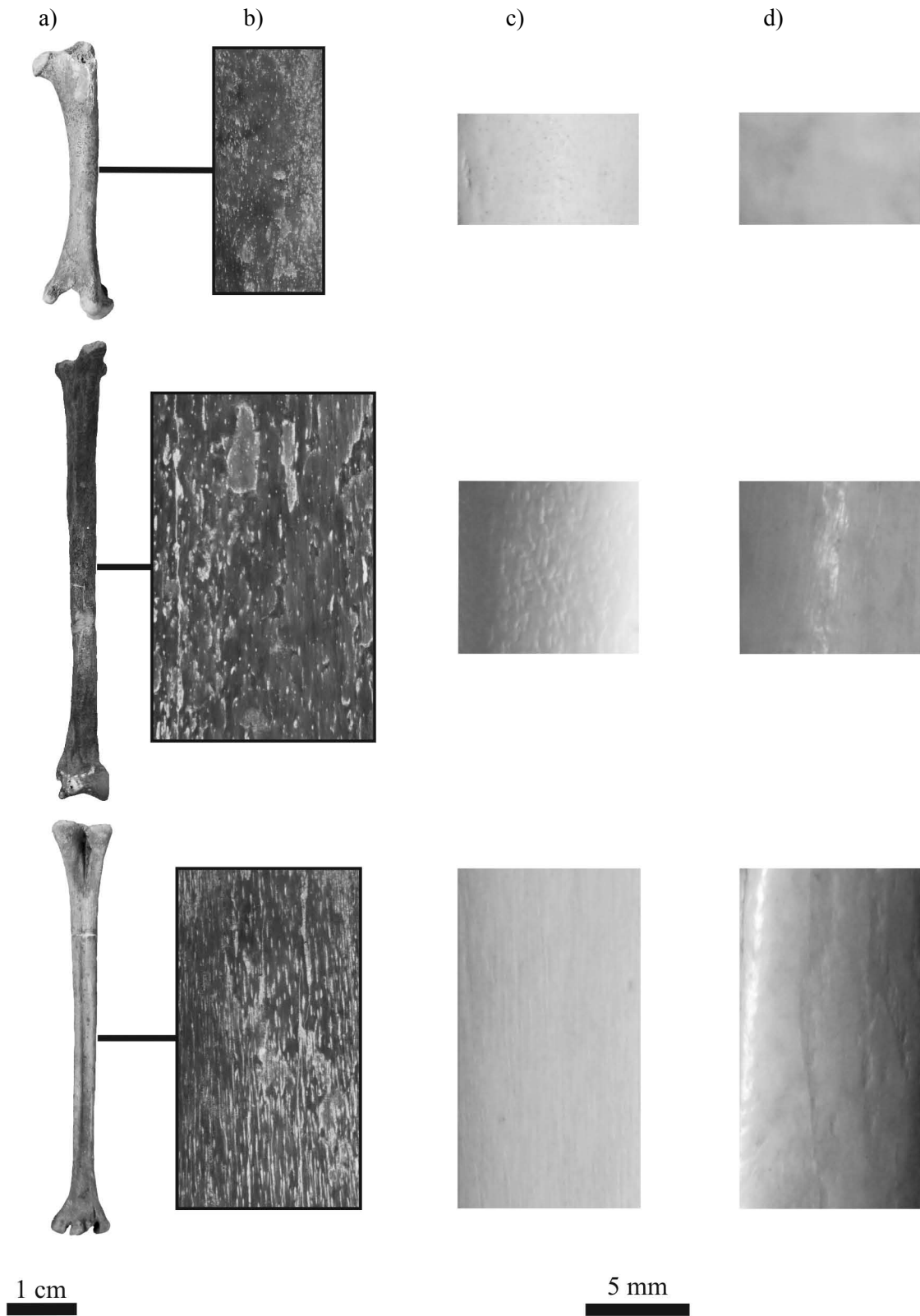


Figura 6. Textura del periostio, a: vista general y anterior de los huesos del MACN 14780, b: texturas del MACN 14780, c: textura de un juvenil actual de *Pterocnemia pennata*, d: textura de un adulto actual de *Pterocnemia pennata*, fémur (arriba), tibiotalarso (centro) y tarsometatarso (abajo).

2010), mientras que el centro de osificación de la epífisis proximal todavía presenta el disco de crecimiento y predominio de cartilago. Consecuentemente se puede inferir que en el MACN 14780 la región distal fue menos susceptible a perderse debido a su avanzada maduración con respecto a la región proximal. En el tarsometatarso los rasgos que evidencian inmadurez son la ausencia de las epífisis y la distinta morfología de la región proximal que incluye una mayor amplitud, la superficie abultada y la falta de fusión entre los metatarsales. Este mismo patrón también fue hallado en el tarsometatarso de *Rhea americana* (Picasso, 2010). En cuanto a la región proximal del fémur y la región distal del tibiotarso, estudios previos muestran que no se desarrollan centros de osificación secundarios (*Gallus* Hogg, 1980; Otididae Naldo *et al.*, 1998; *Rhea americana* Picasso 2010), hecho que seguramente también sucede en *Pterocnemia pennata*. Consecuentemente estos huesos no poseen indicios anatómicos externos de inmadurez.

Los huesos del miembro posterior del MACN 14780 fueron afectados de manera diferencial durante el proceso tafonómico debido a la diversidad estructural de los extremos óseos. La maduración y crecimiento más rápido de la región distal del tibiotarso y la falta de centros de osificación secundario en el tarsometatarso distal y fémur proximal, hacen que sean menos susceptibles a dañarse. Los rasgos de inmadurez hallados en el MACN 14780 fueron descritos también para el género extinto *Dinornis* (Dinornithiformes) (Turvey y Holdaway, 2005), aves Palaeognatas de gran porte que habitaron Nueva Zelanda.

La textura del periostio ha resultado ser una herramienta útil en la estimación de etapas ontogenéticas post-natales en *Pterocnemia pennata*. El individuo fósil muestra los patrones típicos de inmadurez hallados en los ejemplares actuales: presencia de poros (en el caso del fémur) y de canales (estriaciones) (en el tibiotarso y tarsometatarso) por donde pasan los numerosos vasos sanguíneos que irrigan el tejido óseo (Tumarkin-Deratzian *et al.*, 2006). Callison y Quimby (1984) describen esta misma textura en ejemplares inmaduros de *Pterocnemia pennata* y *Rhea americana* pero no fue ilustrada ni brindaron mayores detalles. A medida que el hueso crece en anchura, los poros y/o estriaciones van siendo rodeados por nuevos depósitos de tejido óseo. De esta manera quedan incorporados al hueso cortical haciendo que la superficie del periostio tienda a ser lisa (Tumarkin-Deratzian *et al.*, 2006). La utilización del periostio permite una estimación aproximada de la edad relativa independientemente del tamaño y permite obtener datos de fragmentos de diáfisis, los cuales generalmente son muy poco informativos.

El conocimiento de la edad o etapa ontogenética a la cual un resto esquelético aviano pueda pertenecer tiene gran importancia en paleontología y en zooarqueología (Tumarkin-Deratzian *et al.*, 2006). Este tipo de información tiene interés ecológico y taxonómico y en zooarqueología es una herramienta útil para comprender el uso económico de las especies y las características de los asentamientos

en los que se los encuentran (Tumarkin-Deratzian *et al.*, 2006). En este sentido, es interesante notar que si los restos del ejemplar MACN 14780 hubieran sido fragmentarios y sólo se conservaran la región proximal del fémur, la región distal del tibiotarso y/o tarsometatarso, que no presentan rasgos de inmadurez externos, probablemente hubieran sido interpretados como pertenecientes a un animal adulto.

Durante el Pleistoceno Tardío las condiciones áridas patagónicas se extendieron hacia el noreste de la Argentina (Tonni y Laza, 1980; Iriondo y García, 1993; Tambussi y Acosta-Hospitaleche 2002; Cione *et al.* 2003), afectando a la región pampeana, que actualmente se caracteriza por presentar condiciones más húmedas y cálidas. Esto habría favorecido el desplazamiento geográfico de aves de abo-lengo patagónico más al norte de su distribución (Tonni y Laza, 1980) como lo refleja la presencia de *Pterocnemia pennata* (para más información sobre los factores que influirían sobre la distribución de los Rheidae, véase Tambussi y Acosta Hospitaleche, 2002) y *Chloephaga* sp. (Degrange *et al.*, 2006) en la misma área geográfica y para el mismo momento.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Dr. Alejandro Kramarz (MACN) por permitir el acceso al material bajo su custodia. También agradecemos a la Lic. Bárbara Cariglini y al Dr. Pedro Raúl Gutiérrez de la División Paleobotánica Sección Paleopalinoología (MACN) por facilitarnos la captura fotográfica con lupa. A los revisores Federico Agnolin y Antonio Sánchez Marco por sus comentarios. Este estudio fue subsidiado por FONCYT/PICT 32617.

REFERENCIAS

- Acosta-Hospitaleche, C., Tambussi, C., 2000, *Pterocnemia pennata* en el Pleistoceno tardío-Holoceno de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires (Argentina): su importancia paleoambiental: Ameghiniana, Suplemento, 37, 68R.
- Arballo, E., Cravino, J., 1999, Aves del Uruguay. Manual Ornitológico: Montevideo, Hemisferio Sur, 466 pp.
- Baumel, J.J., Witmer, L.M., 1993, Osteology, in Baumel, J.J., King, A., Breazile, J., Evans, H., Vanden Berge, J. (eds.), Handbook of Avian Anatomy, Nomina Anatomica Avium: Massachusetts, USA, Publication of Nuttall Ornithological Club, 23, 45-131.
- Bonaparte, C.L., 1853, Classification ornithologique par Séries: Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 37, 646.
- Cabrera, A.L., Willink, A., 1973, Biogeografía de América Latina: Monografía no. 13, Serie de Biología, Organización de Estados Americanos, Washington, 117 pp.
- Callison, G., Quimby, H.M., 1984, Tiny dinosaurs: are they fully grown?: Journal of Vertebrate Paleontology, 3, 200-209.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., 2001, Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European Vertebrate-Bearing units: Bolletino della Società Paleontologica Italiana, 40, 167-173.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., Soibelzon, L., 2003, The Broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and turtle extinction in South America: Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, 5, 1-19.

- Degrange, F.J., Mosto, M.C., Tambussi, C., 2006, Primer registro de Chloephaga (Aves Anseriformes) en el Bonaerense (Pleistoceno tardío temprano) de Río Salto, Buenos Aires (Argentina) (resumen), en Libro de Resúmenes del IX Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Córdoba, Argentina, p. 06.
- De La Peña, M., Rumboll, M., 1998, Birds of Southern South America and Antarctica: London, Harper Collins Publishers, Collins illustrated checklist, 304 pp.
- D'Orbigny, A., 1834, Les oiseaux de L'Amérique: Voyage dans l'Amérique Méridionale (1827-1835): Paris, libro 2, itin. 67, note 2.
- Eyton, T.C., 1838, A monograph of the Anatidae, or duck tribe: London, Longman, Orme, Brown, Green, Eddowes.
- Folch, A., 1992, Order Struthioniformes, en Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargata, J. (eds.) Handbook of Birds of the world, Volume 1: Ostrich to Duck: Barcelona, Lynx, 75-110.
- Gray, G.R., 1869-1871, Handlist of genera and species of birds: London, Trustees, British Museum.
- Hogg, D.A., 1980, A re-investigation of the centers of ossification in the avian skeleton at and after hatching: Journal of Anatomy 130, 725-743.
- Iriondo, M., García, N., 1993, Climatic variations in the Argentine plains during the last 18,000 years: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 101, 209-220.
- Linneo, C.V., 1758, Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Vol. I, Regnum Animale: Sweden, L. Salvii, Holmiae, 824 pp.
- Naldo, J. L., Samour, J. H., Bailey, T. A., 1998, Radiographic monitoring of the ossification of long bones in kori (*Ardeotis kori*) and white-bellied (*Eupodotis senegalensis*) bustards: Research in Veterinary Sciences, 65, 161-163.
- Narosky, T., Izurieta, D., 2003, Guía para la Identificación de las Aves de Argentina y Uruguay. Edición de Oro: Buenos Aires, Vázquez Mazzini Editores, 346 pp.
- Picasso, M.B.J., 2010, Crecimiento y desarrollo de los componentes musculares y óseos asociados a la locomoción durante la vida postnatal de *Rhea americana* (Aves: Palaeognathae): La Plata, Argentina, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, tesis doctoral, 213 pp.
- Tambussi, C.P., 1995, The fossil Rheiformes from Argentina: 3rd Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, 5th Internationale Senckenberg- Konferenz, Frankfurt am Main, Germany: Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 181, 121-129.
- Tambussi, C.P., Acosta-Hospitaleche, C., 2002, Reidos (Aves) cuaternarios de Argentina: inferencias paleoambientales: Ameghiniana, 39, 95-102.
- Tambussi, C.P., Noriega, J.I., 1996, Summary of the avian fossil record from southern South America, en Arratia, G. (ed.), Contributions of Southern South American to vertebrate paleontology: Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, 30, 245-264.
- Tambussi, C.P., Tonni, E., 1985, Aves del sitio arqueológico Los Toldos, Cañadón de las Cuevas, Santa Cruz: Ameghiniana, 22, 69-74.
- Tonni, E.P., Laza, J.H., 1980, Las aves de la fauna local Paso Otero (Pleistoceno tardío) de la provincia de Buenos Aires. Su significación ecológica, climática y zoogeográfica: Ameghiniana, 42, 313-322.
- Tumarkin-Deratzian, A.R., Vann, D.R., Dodson, P., 2006, Bone surface texture as an ontogenetic indicator in long bones of the Canada goose *Branta canadensis*: Zoological Journal of the Linnean Society, 148, 133-168.
- Turvey, S.T., Holdaway, R.N., 2005, Postnatal ontogeny, population structure, and extinction of the giant moa *Dinornis*: Journal of Morphology, 265, 70-86.

Manuscrito recibido: Agosto 31, 2010

Manuscrito corregido recibido: Noviembre 26, 2010

Manuscrito aceptado: Diciembre 13, 2010