

## UNA ESPECIE EXTINTA DE *PSEUDOSEISURA* REICHENBACH 1853 (PASSERIFORMES: FURNARIIDAE) DEL PLEISTOCENO DE LA ARGENTINA: COMENTARIOS FILOGENÉTICOS

Eduardo P. Tonni<sup>1</sup> & Jorge I. Noriega<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Departamento Científico Paleontología de Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina.

<sup>2</sup>Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción de Diamante — Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Matteri y España, 3105 Diamante, Argentina.

**Abstract.** – An extinct species of *Pseudoseisura* Reichenbach 1853 (Passeriformes: Furnariidae) of the Pleistocene of Argentina: Phylogenetical comments. – A new species of *Pseudoseisura* Reichenbach 1853 (Furnariidae) is described from the Ensenadan (early-middle Pleistocene) of Buenos Aires Province, Argentina. The new paleospecies is considered to be the sister group of the three other living species of the genus. The influences that climate changes had on the cladogenetic processes that generated the present species diversity are discussed. It is concluded that: 1) events that generated the present species diversity corresponded to arid climatic conditions during a glacial maximum of a later glacial cycle than the late Ensenadan, i.e., younger than 1.0–0.9 Ma; 2) the first species to become differentiated was *P. gutturalis*; 3) the sister species *P. lophotes* and *P. cristata* are the result of an earlier speciation event. This new fossil increases substantially our knowledge of the distribution and speciation of Furnariidae and Passeriformes in South America.

**Resumen.** – Se describe una especie extinta de *Pseudoseisura* Reichenbach 1853 (Furnariidae) procedente del Ensenadense (Pleistoceno temprano – medio) de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Se considera que constituye el grupo hermano de las especies vivientes del género y se discute la influencia que tuvieron los cambios climáticos del Pleistoceno en América del Sur en los procesos cladogenéticos que condujeron a la actual diversidad del género. Se concluye que: 1) los eventos que dieron lugar a las especies actuales de *Pseudoseisura* se habrían iniciado en el máximo glacial de un ciclo glacial posterior al Ensenadense tardío, es decir con posterioridad a 1.0–0.9 Ma, y en coincidencia con condiciones climáticas áridas; 2) la especie primeramente diferenciada es *Pseudoseisura gutturalis*; 3) *P. lophotes* y *P. cristata* son el resultado de un proceso de especiación más reciente. Este nuevo fósil aumenta sustancialmente nuestro conocimiento acerca de la distribución y de la especiación de los Furnariidae y de los Passeriformes en América del Sur. *Aceptado el 24 de Octubre de 2000.*

**Key words:** *Birds, Furnariidae, Pseudoseisura, phylogeny, Pleistocene, Argentina.*

### INTRODUCCIÓN

El orden Passeriformes conforma el clado de aves continentales de percha más diverso y comprende alrededor del 60 % de la totalidad

de las especies de aves vivientes. Sin embargo, con relación a su alta diversidad y abundancia, el registro fósil es escaso y dificulta la interpretación de la historia natural del grupo (Noriega 1998). El registro más antiguo y ais-

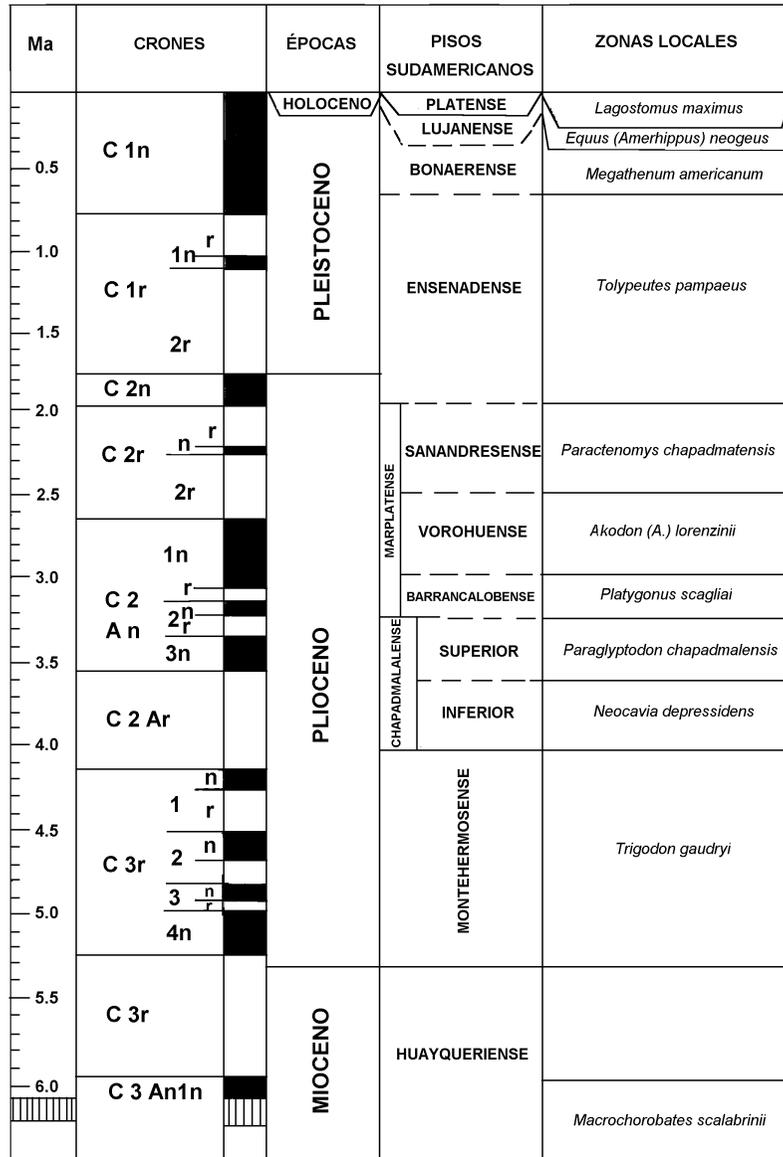


FIG. 1: Cronología del Mioceno al Holoceno del sur de América del Sur [modificado de Cione & Tonni (1995) y Cione & Tonni (1999)].

lado de Passeriformes en América del Sur corresponde al Mioceno inferior-medio de la Patagonia argentina (Noriega & Chiappe 1993), siendo ya numerosos los hallazgos de

“Suboscines” o Tyranni en sedimentos pliocénicos referibles al Chapadmalalense y al Marplatense (Tonni 1977, Noriega 1991, Noriega 1998; Fig. 1). Por el contrario, los

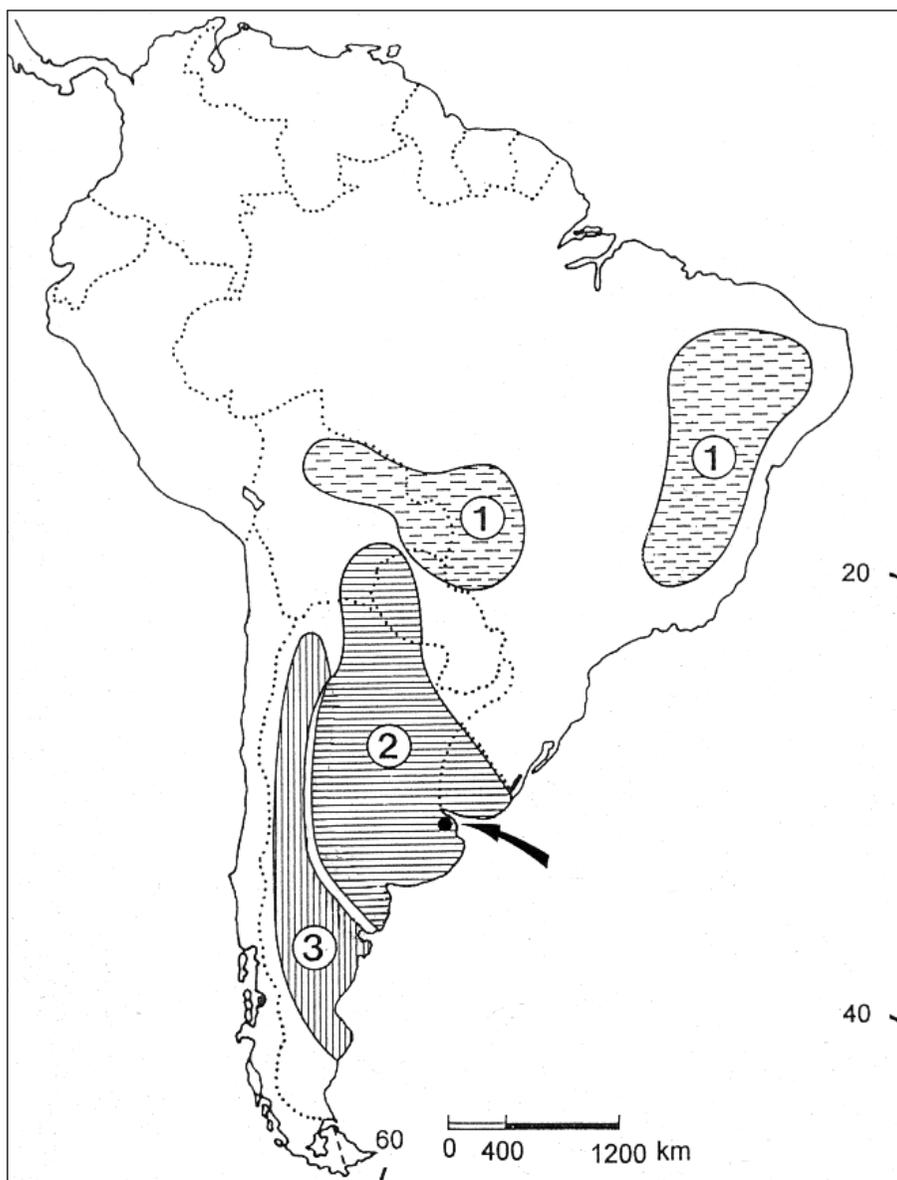


FIG. 2. Distribución geográfica de las especies vivientes del género *Pseudoseisura*: 1) *P. cristata*, 2) *P. lophotes* y 3) *P. gutturalis*. Modificado de Ridgely & Tudor (1994) con la información de Contreras (1977). La flecha indica la localidad de hallazgo de *P. cursor* n.sp.

“Oscines” o Passeres se conocen recién a partir del Pleistoceno en las edades Ensenadense (Tonni 1970) y Lujanense (Noriega

1998; Fig. 1). El estudio reciente de los aspectos paleozoogeográficos vinculados al registro fósil de los Passeriformes del Plioceno y

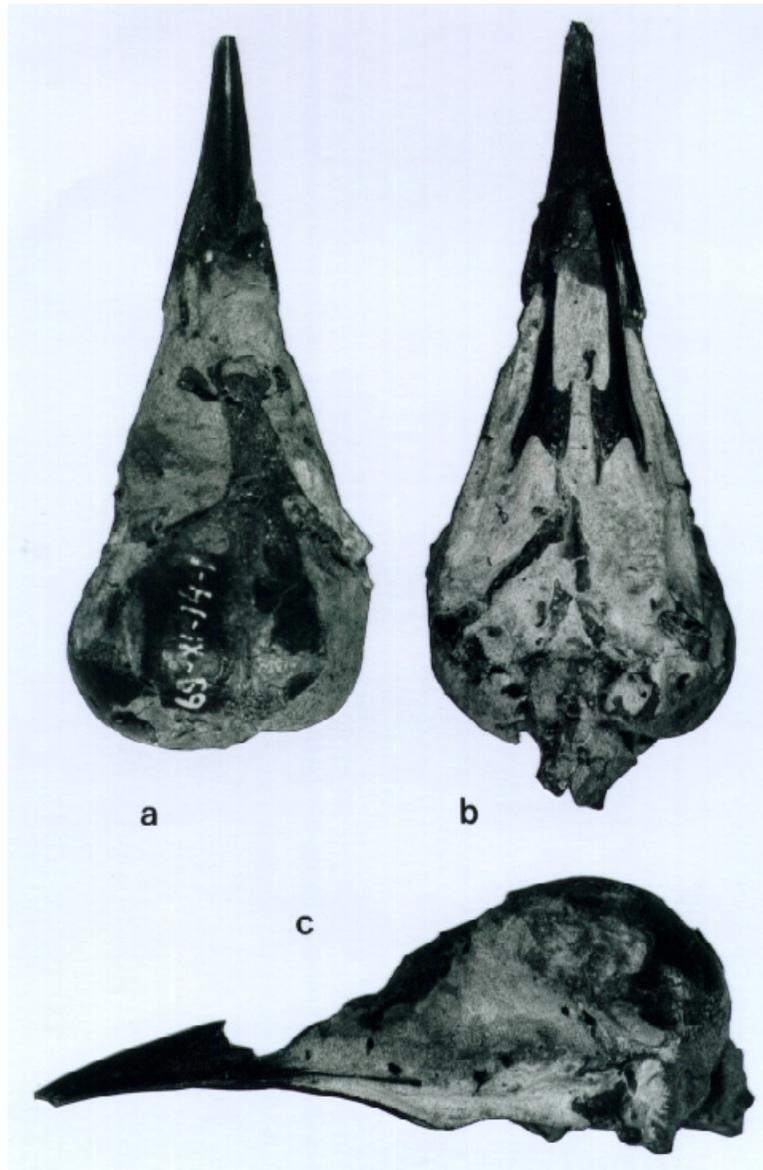


FIG. 3. Cráneo de *Pseudoseisura cursor* n.sp. (MLP 69-XI-14-1) en vista dorsal (a), ventral (b) y lateral (c). Escala: 10 mm.

Pleistoceno de Argentina (Noriega 1998) refuerza las hipótesis previas (Mayr 1964, Cracraft 1973, Feduccia & Olson 1982) sobre la temprana presencia en América del Sur de

los “Suboscines” y la radiación adaptativa que sufrió este clado durante el importante período de aislamiento del continente sudamericano en el Terciario. Este mismo

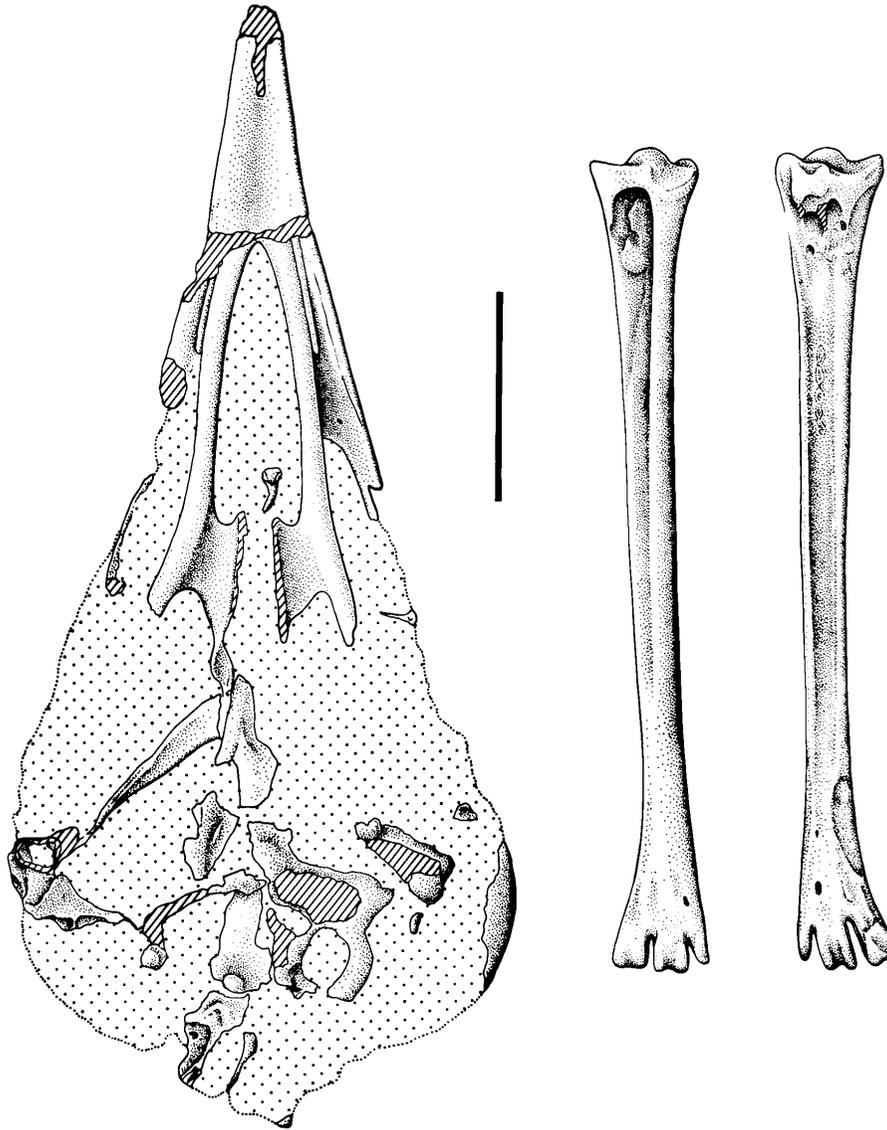


FIG. 4. Cráneo y tarsometatarso izquierdo de *Pseudoseisura cursor* n.sp. (MLP 69-XI-14-1) en vista ventral (a), dorsal (b) y plantar (c), respectivamente. Escala: 10 mm.

análisis (Noriega 1998) confirma que el linaje de los "Oscines" habría ingresado desde América del Norte en las últimas fases del Gran Intercambio Biótico Americano (Feduccia 1975), estableciéndose en América

del Sur recién al comienzo del Pleistoceno.

Un análisis de la evolución cuantitativa de las comunidades de aves durante el Cenozoico en la provincia de Buenos Aires (Argentina), incluyendo los Passeriformes,

fue realizado por Tambussi *et al.* (1993). Los resultados de este análisis son básicamente coincidentes con aquéllos obtenidos por Vuilleumier (1984) e indican que los géneros de aves actuales son registrados por primera vez en el Pleistoceno temprano, en tanto que los primeros registros fósiles de especies vivientes datan del Pleistoceno tardío.

Los Furnariidae constituyen una familia de Passeriformes endémica de la Región Neotropical que incluye aproximadamente 231 especies vivientes distribuidas en c. 57 géneros (Vaurie 1980, Ridgely & Tudor 1994). Los Furnariidae están escasamente representados en el registro paleontológico, conociéndose hasta la fecha sólo dos especies extintas provenientes del Pleistoceno inferior-medio de la Argentina: *Cinclodes major* Tonni 1977 y *Pseudoseisurus nebuena* Noriega 1991.

Como lo señala Vuilleumier (*vide* Vaurie 1980), los Furnariidae son probablemente la familia con mayor diversidad morfoecológica dentro de las aves. Ello se debe a la ocupación de hábitats variados, desde desiertos hasta pluviselvas y desde el nivel del mar hasta cerca de 5000 m de altitud. Como consecuencia de esta radiación adaptativa, se desarrollaron morfotipos convergentes con los más especializados Passeriformes Oscines (Vuilleumier *vide* Vaurie 1980). Entre ellos se destacan las especies de *Pseudoseisura* convergentes con el morfotipo de Urraca (e.g., *Cyanocorax* sps.; Corvidae), caracterizados por su tamaño relativamente grande, un fuerte pico y largos miembros. Las especies de *Pseudoseisura* se conocen vulgarmente como cacholotes o caserotes. El género *Pseudoseisura* incluye tres especies vivientes que se distribuyen básicamente en una amplia franja extendida desde el NE de Brasil hasta el SO de la Argentina, es decir en lo que se ha denominado “savanna corridor” (Schmidt & Inger 1951) o “diagonal of open formations” (Vanzolini 1974) y que comprende las unidades fitogeográficas de la caatinga, el cerrado y el chaco (Hueck & Sei-

bert 1972, Cabrera & Willink 1973).

*Pseudoseisura cristata* habita en la caatinga y el cerrado y es alopatrida con respecto a *Pseudoseisura lophotes* (ver Vaurie 1980, Haffer 1986, Ridgely & Tudor 1994; Fig. 2). Contrariamente, Short (1975) y Nores (1992) señalan que un estrecho solapamiento de las distribuciones de ambas especies tiene lugar en el centro del chaco. *Pseudoseisura lophotes* está extensamente distribuida en el chaco y en forma parcial en otras formaciones fitogeográficas vecinas como el monte y el espinal (Cabrera 1971, Vaurie 1980, Haffer 1986, Ridgely & Tudor 1994). En el oeste y sudoeste de la Argentina, la distribución de *Pseudoseisura lophotes* se superpone sólo marginalmente con la de la tercera especie, *Pseudoseisura gutturalis*, que abarca las provincias fitogeográficas del monte y patagónica (Olrog 1959, Contreras 1977, Vaurie 1980, Ridgely & Tudor 1994). Es importante destacar aquí el hecho de que las superposiciones entre *P. lophotes* y *P. cristata*, y entre *P. lophotes* y *P. gutturalis*, todavía no han sido analizadas en detalle, aunque existen datos concretos que sugieren patrones más complicados que sencillas superposiciones (Vuilleumier, com. pers.).

Las tres especies vivientes del género comparten características ecológicas similares a pesar de las diferencias en sus hábitats. Están adaptadas a ambientes abiertos o semiabiertos con vegetación xerófila arbórea o arbustiva. Estos furnariidos son fundamentalmente cursoriales ya que la prolongada actividad diaria de búsqueda de alimentos la realizan en el suelo. *P. gutturalis* es la especie más terrestre y corre más fácilmente que sus congéneres (Ridgely & Tudor 1994). Las especies más septentrionales (*P. lophotes* y *P. cristata*) son algo más arborícolas, balanceándose bruscamente al caminar. Por sus hábitos de nidificación, las tres especies están estrechamente ligadas a los ambientes con árboles o arbustos espinosos, siendo reconocidas en la literatura ornitológica como “exaggerated

thornbirds” (Ridgely & Tudor 1994), debido a estos hábitos y a su gran tamaño.

En la presente contribución se da a conocer la primera especie extinta de *Pseudoseisura*, proveniente del Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio) de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y se postula su condición de grupo hermano de las otras especies del género. Asimismo, se discute la influencia que tuvieron los cambios climáticos del Pleistoceno en América del Sur y las fluctuaciones de vegetación, en los procesos cladogenéticos que habrían conducido a la actual diversidad del género.

En este artículo, la nomenclatura anatómica está basada principalmente en Howard (1929) y los términos osteológicos en latín corresponden a Baumel & Witmer (1993).

## SISTEMÁTICA

El material nuevo que hemos estudiado y comparado con varias especies (ver Apéndice 1) corresponde a una nueva especie fósil, la cual se puede clasificar y discutir de acuerdo a lo siguiente:

Orden Passeriformes (Linnaeus 1758)  
 Suborden Tyranni Wetmore & Miller, 1926  
 Familia Furnariidae (Gray 1840)  
 Subfamilia Philydorinae Sclater, 1890  
 Género *Pseudoseisura* Reichenbach, 1853  
*Pseudoseisura cursor* n.sp.

*Holotipo.* Cráneo y mandíbula incompletos; húmero izquierdo incompleto, extremidad distal de húmero derecho; carpometacarpo derecho e izquierdo; ulna izquierda, ulna derecha incompleta; radio derecho; falange 1 del dígito alar II; coracoides izquierdo y derecho incompletos; esternón incompleto; fémur izquierdo incompleto; tibiotarso izquierdo; tarsometatarso izquierdo; pelvis incompleta; pigostilo. Todos pertenecientes a un mismo individuo, MLP no. 69-XI-14-1

(Figs 3 y 4), depositado en el Museo de La Plata, Argentina.

*Etimología.* Del latín “cursor”, corredor. El término hace referencia a los hábitos inferidos fundamentalmente a partir de la morfología del tarsometatarso.

*Procedencia geográfica.* Costa del río de La Plata frente a la estación Anchorena del ex ferrocarril General Mitre (actualmente Tren de La Costa), partido de Vicente López, provincia de Buenos Aires (34°31'S, 58°29'W).

*Procedencia estratigráfica.* Parte superior de la formación Ensenada, Ensenadense, Pleistoceno inferior-medio (Fig. 1).

*Diagnosis.* Tamaño mayor al de las tres especies conocidas de *Pseudoseisura*. Proceso prepalatino del palatino (processus maxillaris) ancho; borde caudal de la pars lateralis del palatino curvo y oblicuo respecto al plano sagital. Fenestra mandibular pequeña y de contorno subcircular. Tibiotarso con el puente supratendinoso angosto y cresta fibular extensa. Tarsometatarso con la ectotróclea reducida y elevada con respecto a la meso y entotróclea; entotróclea algo proyectada medialmente. Faceta de inserción del metatarsiano I amplia y elongada. Carpometacarpo con un amplio espacio intermetacarpal; anillo interno de la tróclea metacarpal, de contorno subcircular. Ulna con una marcada torsión de su extremo distal; la depresión entre la inserción tricipital y el olécranon menos profunda que en las especies actuales de *Pseudoseisura*, lo cual confiere a la base del olécranon un ancho mayor.

## DESCRIPCIÓN

*Cráneo y mandíbula* (Figs 3 y 4). Las proporciones entre las distintas partes del cráneo son similares a las de las especies actuales de *Pseu-*

*doseisura*. El proceso palatino del premaxilar es largo y cerradamente adyacente al proceso prepalatino del palatino, como en las especies actuales de *Pseudoseisura*. Los procesos prepalatinos de los palatinos son similares a los de *P. gutturalis*, pero más anchos que en *P. lophotes* y *P. cristata*. El borde caudal de la pars lateralis del palatino es curvo y oblicuo respecto al rostro esfenoidal como en *P. gutturalis*, en tanto que en *P. lophotes* es recto y se dispone transversalmente; *P. cristata* exhibe una condición intermedia. El proceso transpalatino es prominente, acuminado y con una torsión sobre su eje en la parte distal, característica esta última presente en todas las especies examinadas de la subfamilia.

En la base del rostro esfenoidal, sobre el borde anterior del basitemporal y medialmente a las aberturas de la trompa de Eustaquio, se observan dos fuertes apófisis; se encuentran con un desarrollo similar en *P. gutturalis* y en *P. lophotes*, mayores que en *P. cristata*.

La vacuidad lateral en la mandíbula es de contorno subcircular y pequeña, mientras que en las especies de Philydorinae comparadas (ver lista en Apéndice 1) es elíptica y de mayor tamaño; si bien el tamaño y la forma de la vacuidad lateral son caracteres que varían con la ontogenia, en ningún caso se observó una reducción semejante a la del fósil.

*Ulna*. El olécranon presenta su base más ancha que en las tres especies vivientes del género. La depresión radial proximal es menos escotada que en *P. lophotes* y *P. cristata*, similar a la observada en *P. gutturalis*. La inserción del m. brachialis es extensa y relativamente más profunda que en *P. lophotes*, similar a la de *P. gutturalis* y *P. cristata*. La epifisis distal presenta una marcada torsión.

*Húmero*. Excepto por el mayor tamaño, la morfología de las partes conservadas es muy similar a la de las especies vivientes. El surco

tricipital externo está menos marcado que en *P. lophotes* y *P. cristata*, similar a lo observado en *P. gutturalis*.

*Radio*. No se observan características constantes que permitan diferenciarlo del de las especies comparadas. El proceso dorsal de la extremidad distal está bien desarrollado; el contorno de la extremidad proximal es subelíptico.

*Carpometacarpo*. El anillo interno de la tróclea carpal es de contorno subcircular, mientras que en las especies vivientes de *Pseudoseisura* el contorno de este anillo es más cerrado, definitivamente subelíptico. El proceso pisiforme es robusto, similar al de las especies actuales, mientras que el espacio intermetacarpal es notablemente más amplio que en ellas. El proceso del metacarpiano I está más dirigido proximalmente que en *P. lophotes* y *P. cristata*, como en *P. gutturalis*.

*Falange 1 del dígito alar II*. No se observan caracteres distintivos con respecto a las especies actuales. Al igual que en éstas, tiene un contorno subelíptico en la cara lateral interna y recto en la lateral externa.

*Esternón*. Está muy deformado e incompleto lo cual dificulta su comparación; carece de la carena esternal, del proceso lateral posterior (trabecula lateralis) derecho y parte del izquierdo. El cuerpo esternal es ancho y truncado en su borde posterior; la apófisis epiesternal (rostrum sterni) es muy prominente y bifurcada como en las especies actuales.

*Coracoides*. En la cara medial del extremo de articulación escapular, se observa una conspicua fosa neumática que falta en las especies vivientes.

*Fémur*. Excepto el mayor tamaño, no se observan otras características distintivas respecto

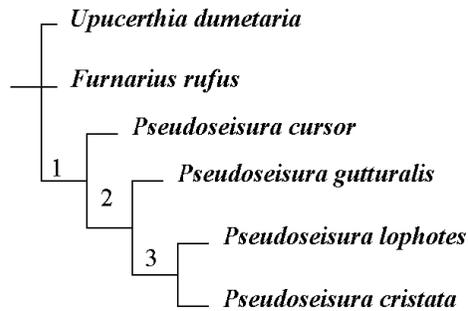


FIG. 5. Árbol filogenético obtenido en el análisis cladístico de las especies de *Pseudoseisura*. *Furnarius rufus* y *Upucerthia dumetaria* representan al grupo externo elegido. Se indican en cada nodo las sinapomorfias inequívocas. Nodo 1: 11<sup>1</sup>, 12<sup>1</sup>; Nodo 2: 6<sup>1</sup>; Nodo 3: 1<sup>1</sup>, 2<sup>1</sup>, 3<sup>1</sup>, 4<sup>1</sup>, 6<sup>2</sup>, 7<sup>1</sup>, 8<sup>1</sup>, 9<sup>1</sup>, 10<sup>1</sup>.

de las tres especies actuales de *Pseudoseisura*. **Tibiotarso.** El puente supratendinoso es más angosto que en *P. gutturalis*, *P. lophotes* y *P. cristata*. El contorno del cóndilo interno, en vista mesial, es más redondeado que en las especies citadas y la cresta fibular más extensa que en ellas. En vista distal, los bordes anteriores de los cóndilos externo e interno divergen de forma más acentuada que en las formas actuales del género.

**Tarsometatarso** (Fig. 4). La ectotróclea es más reducida y situada a mayor altura respecto de la meso y entotróclea que en las especies actuales de *Pseudoseisura*, similarmente a lo observado en *Cinclodes* y *Upucerthia* (Furnariinae), pero no en los restantes Philydorinae (*Philydor*, *Sclerurus*, *Pygarrhichas*) con los que se comparó. Esta condición es característica de formas fundamentalmente terrícolas, en tanto que las más arborícolas presentan la ectotróclea más desarrollada y a la misma altura que las restantes.

La mesotróclea es muy conspicua; está proporcionalmente más desarrollada que en *P. gutturalis* y *P. lophotes*, y aún más que en *P. cristata*. La entotróclea es más robusta y

mesialmente más oblicua que en *P. gutturalis* y *P. cristata*, y aún más que *P. lophotes*. El hipotarso no presenta diferencias importantes con el de las demás especies de *Pseudoseisura*, aunque sus forámenes relativamente pequeños y la robustez de los rebordes calcaneales, le confieren un aspecto más macizo. La faceta para la inserción del metatarsiano I es más amplia y elongada que en *P. lophotes* y *P. cristata*, similar a la observada en *P. gutturalis*.

**Pelvis.** El estado incompleto y deformado de la pieza impidió su estudio y comparación.

**Medidas (mm).** Longitud total del cráneo (53.0), longitud de la mandíbula superior (23.0), longitud del radio (37.6), longitud de la ulna (42.0), longitud del carpometacarpo (25.2), ancho de la extremidad distal del húmero (8.7), longitud conservada del esternón (37.0), longitud del fémur (30.7), longitud conservada del tibiotarso (53.0), longitud del tarsometatarso (39.0).

## ANÁLISIS CLADÍSTICO

**Métodos.** Los principios de sistemática filogenética seguidos en este trabajo son los descritos por Hennig (1968), y desarrollados por Eldredge & Cracraft (1980) y Wiley (1981).

Se seleccionaron doce caracteres de las tres especies vivientes de *Pseudoseisura*. La mayoría corresponden a caracteres morfológicos externos, habiéndose considerado asimismo los hábitos de nidificación y de locomoción. Desde el punto de vista osteológico, sólo se consideraron cuatro caracteres esqueléticos fácilmente discriminantes, ya que la mayoría manifiesta una marcada homogeneidad en las especies consideradas; estos caracteres osteológicos están estrechamente ligados a los hábitos locomotores. Muchos caracteres craneanos no pudieron analizarse por el acentuado deterioro de esta

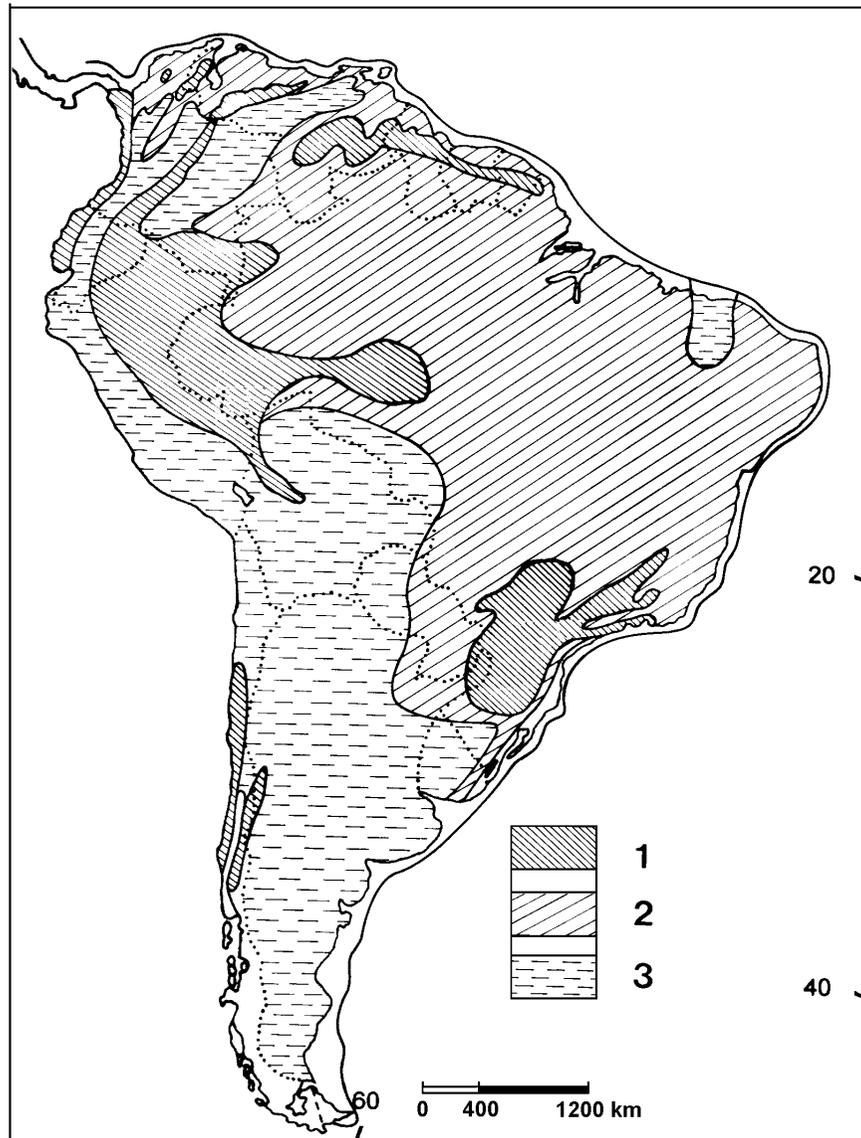


FIG. 6. Principales áreas de vegetación en América del Sur durante el máximo de la última glaciación [modificado de Clapperton (1993): 1 = Áreas cerradas (selvas y bosques), 2 = Áreas semicerradas (monte y caatinga), 3 = Áreas abiertas (desiertos y semidesiertos)].

parte del esqueleto en la especie fósil.

Las hipótesis acerca del estado de la polaridad de los caracteres se propusieron a base de la comparación con un grupo externo

(Watrous & Wheeler 1981). Se eligió como grupo externo a *Furnarius rufus* y *Upucerthia dumetaria*, especies integrantes de la subfamilia Furnariinae. Esto se fundamenta en que las

clasificaciones antiguas (Sclater 1890, Hellmayr 1925) y las más recientes (Feduccia 1970, 1973) coinciden en señalar a los Furnariinae como una de las subfamilias más primitivas de Furnariidae. Por otra parte, *Pseudoseisura* está incluido en los Phylidorinae, la subfamilia considerada más derivada de los Furnariidae. Se consideraron dos grupos externos idénticos en cuanto a la codificación de sus caracteres, con la finalidad de que el programa de computación utilizado tome al primer taxón como raíz del árbol y permita visualizar más claramente las relaciones entre las especies de *Pseudoseisura*. La polarización de todos los caracteres elegidos en sus respectivos estados (primitivo o derivado) se llevó a cabo por comparación con los grupos externos. Así por ejemplo en el caso del parche gular, su presencia está ampliamente distribuida entre las especies de muchos Furnariinae que forman parte del grupo externo elegido (*Geositta*, *Upucerthia*, *Cinclodes*, *Furnarius*). Por esta razón, se codificó como primitivo o plesiomorfo.

El análisis filogenético se llevó a cabo mediante el programa Hennig 86, versión 1.5 (Farris 1988), empleando el algoritmo exacto de enumeración implícita (ie) que asegura la construcción de los árboles más cortos.

La matriz de estado de caracteres se presenta en la Tabla 1.

**Resultados.** Los resultados del análisis arrojaron un solo árbol filogenético cuya longitud es 15, Índice de Consistencia (C.I.) de 93 e Índice de Retención (R.I.) de 92. El cladograma resultante, indicando únicamente las sinapomorfias inequívocas que sustentan cada nodo, se grafica en la Figura 5.

Dos sinapomorfias compartidas por la totalidad de las especies del género *Pseudoseisura* (Nodo 1:11<sup>1</sup>, 12<sup>1</sup>) separan este clado del grupo externo: El proceso transpalatino del palatino (carácter 1) evoluciona desde una condición primitiva de longitud normal y con

su extremo recto (11<sup>0</sup>) hasta hacerse prominente, acuminado y distalmente torsionado sobre si mismo (11<sup>1</sup>). La otra sinapomorfia (12<sup>1</sup>) consiste en la presencia de una variante derivada de esquizorrinia donde los bordes posteriores de las aberturas nasales sobrepasan apenas el nivel de la charnela craneofacial media o son ligeramente anteriores a ella.

*Pseudoseisura cursor* aparece como un taxón basal y grupo hermano del clado integrado por las tres especies vivientes del género, caracterizado por la inferencia de haber presentado un hábito de locomoción muy cursorial. Esta inferencia está sustentada en la morfología del tarsometatarso (véase Descripción) y constituye una plesiomorfia compartida con los taxones del grupo externo.

Entre las neoespecies, *P. gutturalis* se separa como taxón hermano del clado que contiene a *P. lophotes* y *P. gutturalis* en base a la estructura del tarsometatarso que es indicativa de su hábito cursorial (Nodo 2: 6<sup>1</sup>). El Nodo 3 está claramente definido por nueve sinapomorfias que comprenden a la estructura del nido (1<sup>1</sup>), caracteres externos del plumaje (2<sup>1</sup>, 3<sup>1</sup>, 4<sup>1</sup>), caracteres de tarsometatarso vinculados con los hábitos arborícolas (6<sup>2</sup>, 7<sup>1</sup>, 8<sup>1</sup>) y dos caracteres craneanos (9<sup>1</sup>, 10<sup>1</sup>).

## DISCUSIÓN

*Los eventos de especiación en Pseudoseisura.* Resulta necesario caracterizar el escenario paleoambiental y fijar el marco histórico de referencia previamente a la interpretación de los eventos evolutivos.

La parte superior del Ensenadense representada parcialmente por las "toscas del río de La Plata" en los alrededores de la ciudad de Buenos Aires, de donde provienen los restos de *P. cursor*, encierran una importante fauna de vertebrados. A base de ellos, se infiere que *P. cursor* habitó en ambientes abier-

TABLA 1. Matriz de estado de los caracteres considerados en las especies de *Pseudoseisura*, *Furnarius rufus* y *Upucerthia dumetaria* (grupo externo). La polaridad está expresada por 0 = primitivo y 1-2 = derivados en forma creciente o aditiva. Los estados de aquellos caracteres neontológicos, imposibles de codificar en *Pseudoseisura cursor*, se indican con signos de interrogación.

Taxa	Caracteres <sup>1</sup>											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Upucerthia dumetaria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Furnarius rufus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudoseisura cursor</i>	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	1	1
<i>Pseudoseisura gutturalis</i>	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	1
<i>Pseudoseisura lophotes</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1
<i>Pseudoseisura cristata</i>	1	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1	1

<sup>1</sup>Caracteres:

1. Nido: 0 = cámara de cría esférica, con una galería de entrada angosta y abovedada; 1 = cámara de cría subcircular, con un amplio tunel de entrada.
2. Coloración general del plumaje: 0 = gris parduzca olivácea con vestigios de pigmentación rufa; 1 = predominantemente rufa.
3. Parche gular: 0 = presente; 1 = ausente.
4. Cresta: 0 = reducida o ausente; 1 = conspicua.
5. Rectrices: 0 = poco rígidas; 1 = rígidas en su base; 2 = totalmente rígidas.
6. Locomoción: 0 = muy cursorial; 1 = cursorial; 2 = poco cursorial y más arborícola.
7. Ectotróclea del tarsometatarso: 0 = reducida y poco extendida respecto a la meso y entotróclea; 1 = m-s desarrollada y m-s extendida distalmente.
8. Faceta para la inserción del metatarsal I: 0 = amplia y elongada; 1 = estrecha y corta.
9. Proceso prepalatino del palatino (processus maxillaris): 0 = ancho; 1 = delgado.
10. Borde caudal de la pars lateralis del palatino. (0), curvo; (1), recto.
11. Proceso transpalatino del palatino. (0), normales y con sus extremos distales no torsionados; (1), prominentes, acuminados y distalmente torsionados sobre si mismos.
12. Variantes de esquizorrinia: extensión de los bordes posteriores de las aberturas nasales. (0), netamente posteriores a la charnela cráneo-facial media; (1), sobrepasan apenas el nivel de la charnela cráneo-facial media o son ligeramente anteriores a ella.

tos o semiabiertos de tipo chaco (ver Tonni & Cione 1994 y la bibliografía allí citada).

Por otra parte, la evidencia aportada por estudios integrales acerca del recambio avi-faunístico en el Terciario tardío de la región pampeana (Tambussi *et al.* 1993), conjuntamente con la distribución cronológica de *Pseudoseisuropsis nebuena* Noriega 1991 – especie muy estrechamente emparentada y probablemente ancestral al género *Pseudoseisura* –, nos permiten suponer que el origen de este último se remonta al Pleistoceno más temprano

(Ensenadense) o no más allá del Plioceno más tardío (Marplatense). La confirmación de esta hipótesis dependerá del hallazgo de nuevos materiales y la profundización de los análisis paleontológicos en Passeriformes Suboscines del citado momento del tiempo geológico (Noriega 1998).

El modelo aquí planteado para explicar los eventos de especiación alopátrida conducentes a la diferenciación de las especies actuales de *Pseudoseisura* puede entenderse considerando el “constraint” histórico antes

supuesto para la antigüedad del género y los postulados básicos de la teoría de los refugios ecológicos (Haffer 1967a, 1967b, 1969, 1986, 1987). Dicha teoría sostiene que los patrones de diferenciación y distribución de muchas especies y subespecies vivientes de aves neotropicales surgieron fundamentalmente por vicariancia a partir de repetidas fragmentaciones en la distribución de los organismos causadas por eventos geológico tectónicos y por fluctuaciones climático-vegetacionales durante el Terciario tardío y el Cuaternario, (Vuilleumier 1985, Haffer 1986). Al respecto, cabe señalar que investigaciones recientes demostraron que en los últimos 400 mil años los ciclos glaciales se repitieron con ciclicidad próxima a los 100 mil años (Petit *et al.* 1999); probablemente este modelo pueda extenderse a todo el Pleistoceno glacial.

En el caso de *Pseudoseisura*, los eventos de especiación se habrían iniciado en el máximo glacial de un ciclo posterior al Ensenadense superior – cuya base se estima en 1.0–0.9 Ma (Tonni & Cione 1994, Cione & Tonni 1999) – y en relación con un período de aridez (ver Tonni *et al.* 1999).

Las reconstrucciones sobre la distribución de los distintos tipos de vegetación durante el máximo de la última glaciación realizadas por Ab'Saber (1977) y Clapperton (1993) y la bibliografía allí citada son ilustrativas. Estos autores coinciden en señalar la presencia de una ancha franja árida de estepa subdesértica extendida desde la Patagonia por el centro y norte de la Argentina hasta Paraguay y Bolivia (Fig. 6).

Si bien para la Argentina no se posee información precisa desde el punto de vista cronológico, se han detectado condiciones de aridez en la región pampeana en distintos momentos posteriores al Ensenadense superior (Tonni & Fidalgo 1978, 1983; Tonni & Cione 1994, Tonni *et al.* en prensa), de manera tal que el modelo vegetacional elaborado por los autores citados pudo haberse

desarrollado en varios momentos durante el Pleistoceno Glacial. En este escenario, las áreas más erémicas del corredor árido, carentes de vegetación arbórea, habrían actuado como eficaz barrera de separación de las poblaciones de la especie ancestral (*Pseudoseisura cursor*) cuya distribución habría abarcado de acuerdo al modelo de especiación planteado, al menos parte de las áreas con condiciones similares a las que actualmente ocupan *P. lophotes* y *P. gutturalis*. Un primer proceso de especiación habría dado lugar a *P. gutturalis*, restringida a los valles interserranos del oeste de la Argentina, mientras que poblaciones más adaptadas a ambientes arbolados, configurando el tronco ancestral *P. lophotes* - *P. cristata*, se habrían distribuido por el NE del corredor de formaciones vegetales ya citado. Este último stock, habría abarcado al menos parcialmente las áreas de distribución actual de *P. lophotes* y *P. cristata*, a favor de la extensión de las condiciones semiáridas a áridas de tipo caatinga que habrían conectado ampliamente las áreas actualmente ocupadas por el matto grosso, el pantanal y el chaco oriental (Clapperton 1993, Ledrú, *et al.* 1997, Stevaux 1997; Fig. 6).

El restablecimiento de condiciones más húmedas, correspondientes a un interglacial, dio lugar a la expansión de florestas cerradas (selvas) que actuaron como nuevas barreras en el proceso de especiación que generó a *P. lophotes* y *P. cristata*. La ubicación geográfica aproximada de estas barreras puede establecerse en el chaco central a partir del reconocimiento de un área donde coincide el agrupamiento de numerosas zonas de contacto entre taxones adaptados a habitats abiertos pertenecientes a diferentes áreas de endemismo (Short 1975: 346; Haffer 1986). Estos patrones repetidos de distribución de especies parapatridas cercanamente emparentadas y subespecies configuran una zona más o menos amplia de sutura faunística, con representantes que habitan el chaco al S y O

por un lado y las áreas del cerrado-caatinga al N y E, por el otro (Haffer 1986). Como lo señalan Short (1975) y Nores (1992), las áreas de los ríos Bermejo y Pilcomayo constituyen una zona de disyunción muy importante en la distribución de las aves de América del Sur. Durante los períodos más húmedos de los interglaciales pleistocénicos, florestas cerradas avanzaron a lo largo de ambos ríos, como así también por afluentes más pequeños de la margen derecha del río Paraguay, constituyendo un puente continuo entre las yungas y la selva Paranense e interrumpiendo las áreas más abiertas de vegetación xerofítica (Olrog 1979, Nores 1992).

## CONCLUSIONES

- 1) *Pseudoseisura cursor* fue una especie de hábitos fundamentalmente cursoriales, lo cual se infiere a partir de la morfología del tarsometatarso cuya ectotróclea está a mayor altura (proximalmente) y reducida con relación a la mesotróclea.
- 2) *Pseudoseisura* se habría originado en el Pleistoceno temprano (Ensenadense) o en el Plioceno más tardío (parte final del Marplatense).
- 3) El modelo de especiación alopátrida que condujo a la diferenciación de las especies actuales de *Pseudoseisura* tiene su origen en los ciclos glaciales del Pleistoceno. Durante el máximo glacial de un ciclo, los ambientes áridos, escasamente forestados, se expandieron, mientras que en el interglacial, la expansión se verifica con relación a los ambientes densamente forestados.
- 4) Los eventos que condujeron al surgimiento de las especies actuales a partir de *Pseudoseisura cursor* se habrían iniciado en el máximo glacial de un ciclo glacial posterior al Ensenadense tardío, es decir con posterioridad a 1.0–0.9 Ma, y en coincidencia con condiciones climáticas áridas.
- 5) A base de este modelo y de la filogenia presentada, se formula la hipótesis de que la especie primeramente diferenciada es *Pseudoseisura gutturalis*.
- 6) *Pseudoseisura lophotes* y *P. cristata* son el resultado de un proceso de especiación más reciente.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Alberto L. Cione por la lectura crítica de la versión original, Néstor G. Basso y Alfredo Carlini por su asesoramiento en el análisis cladístico, a François Vuilleumier por los valiosos comentarios de su arbitraje, la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires y Universidad Nacional de La Plata, por el constante apoyo financiero que hizo posible nuestro trabajo.

## REFERENCIAS

- Ab'Saber, A. N. 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na America do Sul, por ocasião dos periodos glaçais quaternarios. Inst. Geoc. Univ. São Paulo Palaeoclimas, 3: 1–18.
- Cabrera, A. L., & A. Willink. 1973. Biogeografía de América Latina. Programa Regional de Desarrollo científico y Tecnológico, Departamento de Asuntos Científicos, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C
- Cione, A. L., & E. P. Tonni. 1995. Chronostratigraphy and “and-mammal ages” The Uquian problem. J. Paleont. 69: 135–159.
- Cione, A. L., & E. P. Tonni. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the pampean area, Argentina. Pp. 23–51 in Tonni, E. P., & A. L. Cione (eds.). Quaternary vertebrate palaeontology in South Amer-

- ica (Special volume), Quaternary in South America and Antarctic Peninsula, no. 12. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Clapperton, C. 1993. Quaternary geology and geomorphology of South America. Elsevier, Amsterdam.
- Contreras, J. 1977. Notas sobre el “cacholote”, *Pseudoseisura gutturalis* (Aves, Furnariidae), y asignación subespecífica de los ejemplares coleccionados en la provincia de Mendoza. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral 8: 13–20.
- Cracraft, J. 1973. Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds. J. Zool. 169: 455–545.
- Eldredge, N., & J. Cracraft. 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Columbia Univ. Press, New York.
- Feduccia, A. 1970. Natural history of the avian families Furnariidae and Dendrocolaptidae. J. Grad. Res. Cent. South. Methodist Univ. 38: 1–26.
- Feduccia, A. 1973. Evolutionary trends in the Neotropical ovenbirds and woodhewers. Ornithol. Monogr. 13: 1–69.
- Feduccia, A. 1975. Morphology of the bony stapes (Columella) in the Passeriformes and related groups: evolutionary implications. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Misc. Publ. 63.
- Feduccia, A., & S. L. Olson. 1982. Morphological similarities between the Menurae and the Rhinocryptidae, relict passerine birds of the southern hemisphere. Smithson. Contrib. Zool. 366: 1–22.
- Haffer, J. 1967a. Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. Am. Mus. Nov. 2294.
- Haffer, J. 1967b. Zoogeographical notes on the “nonforest” lowland bird faunas of northwestern South America. Hornero 10: 315–333.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. Science 165: 131–137.
- Haffer, J. 1986. Avian zoogeography of the Neotropical lowlands. Ornithol. Monogr. 36: 113–146.
- Haffer, J. 1987. Quaternary history of tropical America. Pp. 1–18 in Whitmore, T., & G. Prance (eds.). Biogeography and Quaternary history in tropical America. Oxford monographs on biogeography. Clarendon Press, Oxford.
- Hellmayr, C. E. 1925. Catalogue of birds of the Americas and adjacent islands in the Field Museum of Natural History. Furnariidae – Dendrocolaptidae. Field Mus. Nat. Hist. Zool. Ser. 13, Part 4.
- Hennig, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. Editorial Universitaria de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Hueck, K., & P. Seibert. 1972. Vegetationskarte von Sudamerika (1:8 Mill.) mit Erläuterungen. Vegetationsmonographien der einzelnen Grossräume, Band Iia. Fischer, Stuttgart.
- Ledru, M. P., M. L. Salgado-Labouriau, & M. L. Lorscheitter. 1997. Holocene vegetation in southern and central Brazil. Pp. 451–454 in Res. Do VI Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternario e Reuniao sobre o Quaternario da América do Sul, Curitiba, Brasil.
- Mayr, E. 1964. Inferences concerning the Tertiary American bird faunas. Proc. Natl. Acad. Sci. 51: 280–288.
- Nores, M. 1992. Bird speciation in subtropical South America in relation to forest expansion and retraction. Auk 109: 346–357.
- Noriega, J. I. 1991. Un nuevo género de Furnariidae (Aves: Passeriformes) del Pleistoceno inferior-medio de la provincia de Buenos Aires. Ameghiniana 28: 317–323.
- Noriega, J. I. 1998. Aspectos paleozoogeográficos del registro de los Passeriformes (Aves) del Plioceno y Pleistoceno en la provincia de Buenos Aires. Pp. 65–71 in Actas V<sup>tas</sup> Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses. Volumen 1. Mar del Plata, Argentina.
- Olrog, C. C. 1959. Lista y distribución de las aves argentinas. Opera Lilloana 9, Fundación Miguel Lillo, Tucumán.
- Olrog, C. C. 1979. Notas ornitológicas del noroeste argentino (Aves Passeriformes). Neotropica 25: 125–126.
- Petit, J. R., J. Jouzel, D. Raynaud, N. I. Barkov, J. M. Barnola, I. Basile, M. Bender, J. Chappellaz, M. Davis, G. Delaygue, M. Delmotte, V. M. Kotlyakov, M. Legrand, V. I. Lipenkov, C. Lorius, L. Pépin, C. Ritz, E. Saltzman, & M. Stievenard. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. Nature 399: 429–436.

- Ridgely, R. S., & G. Tudor. 1994. The birds of South America. Vol. II: The Suboscine Passerines. Univ. of Texas Press, Austin.
- Schmidt, K. P., & R. F. Inger. 1951. Amphibians and reptiles of the Hopkins-Branner expedition to Brazil. *Fieldiana Zool.* 31: 439–465.
- Sclater, P. L. 1890. Catalogue of birds in the British Museum. Volume 15: Tracheophonae. Printed by the order of the Trustees, London.
- Short, L. L. 1975. A zoogeographic analysis of the South American chaco avifauna. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 154: 163–352.
- Stevaux, J. C. 1997. Climatic events during the late Pleistocene and Holocene in the upper Paraná River and their correlation with northeastern Argentina and central and southern Brazil. Pp. 493–496 in *Resumos Expandidos Do VI Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário e Reunião sobre o Quaternário da América do Sul*. Curitiba, Brasil.
- Tambussi, C. P., J. I. Noriega, & E. P. Tonni. 1993. Late Cenozoic birds of Buenos Aires province (Argentina): an attempt to document quantitative faunal changes. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 101: 117–129.
- Tonni, E. P., & A. L. Cione. 1994. Los mamíferos y el clima en el Pleistoceno y Holoceno en la provincia de Buenos Aires. Pp. 127–142 in *Jornadas de Arqueología e Interdisciplinas*, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Programa de Estudios Prehistóricos, Buenos Aires.
- Tonni, E. P., & F. Fidalgo. 1978. Consideraciones sobre los cambios climáticos durante el Pleistoceno tardío-reciente en la provincia de Buenos Aires. *Aspectos ecológicos y zoogeográficos relacionados*. *Ameghiniana*, 15: 235–253.
- Tonni, E. P., & F. Fidalgo. 1983. Geology and palaeontology of Pleistocene sediments at Punta Hermengo area (Miramar, Province of Buenos Aires, Argentina): Some palaeoclimatic aspects. Pp. 23–52 in Rabassa, J. (ed.). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. Volume 1. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Tonni, E. P., P. Nabel, A. L. Cione, M. Etchichury, R. Tófaló, G. J. Scillato Yané, J. San Cristóbal, A. A. Carlini, & D. Vargas. 1999. The Ensenada and Buenos Aires formations (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. *J. South. Am. Earth Sci.* 12: 273–291.
- Vanzolini, P. E. 1974. Ecological and geographical distribution of lizards in Pernambuco, north-eastern Brazil (Sauria). *Pap. Avulsos Dep. Zool.* (Sao Paulo) 28: 61–90.
- Vaurie, C. 1980. Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 166: 1–357.
- Vuilleumier, F. 1984. Faunal turnover and development of fossil avifaunas in South America. *Evol.* 38: 1384–1396.
- Vuilleumier, F. 1985. Forests birds of Patagonia: ecological geography, speciation, endemism, and faunal history. *Ornithol. Monogr.* 36: 255–304.
- Watrous, L. E., & Q. D. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.*: 1–11.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. J. Wiley, New York.

#### APÉNDICE 1. Material examinado.

El ejemplar MLP n° 69-XI-14-1 fue comparado con material osteológico de las siguientes especies depositadas en la colección de aves actuales del Departamento Científico Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata: *Pseudoseisura lophotes* (números 126, 129), *Pseudoseisura gutturalis* (128), *Pygarrhichas albogularis* (246), *Furnarius rufus* (127, 135), *Cinclodes fuscus* (130, 198, 224), *Cinclodes patagonicus* (193), *Upucerthia certhioides* (202), *Upucerthia dumetaria* (137, 139), *Geositta cunicularia* (136), *Anumbius annumbi* (134), *Asthenes baeri* (132). También se comparó con esqueletos de *Pseudoseisura gutturalis* (número 9), *Pseudoseisura lophotes* (10, 11), *Pseudoseisura cristata* (12, 13), *Sclerurus scansor* (14), *Syndactyla rufosuperciliata* (15) y *Philydor lichtensteini* (16) de la colección del Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción de Diamante. Se consultaron algunos ejemplares taxidermizados de la colección ornitológica del Departamento Científico Zoología Vertebrados del Museo de La Plata: *Pseudoseisura gutturalis* (números 5122, 9130, 8317, 7911), *Cinclodes patagonicus* (11456, 11457) y *Sclerurus scansor* (12586).