

LAS AVES DEL TERROR (RALLIFORMES: PHORUSRHACIDAE)

Roberto DÍAZ AROS

Centro de Estudios Paleontológicos de Chile
cepchile@gmail.com
www.cepchile-paleontologia.es.tl

ABSTRACT: Las aves de la Familia Phorusrhacidae, dentro del Orden Ralliformes, constituyen un linaje que tras la extinción de los dinosaurios prosperó durante gran parte de la Era Cenozoica. El gran tamaño y las características depredadoras de este grupo de aves extintas no voladoras las ha hecho conocidas como “aves del terror”, ubicándolas en la cúspide de la cadena alimenticia y como un grupo dominante de los ecosistemas del Paleógeno y Neógeno de Sudamérica.

Palabras clave: aves, ralliformes, phorusrhacidae, phorusrhacos, Sudamérica.

Tras la extinción de los dinosaurios, hace unos 65 millones de años, se extinguieron además otros vertebrados marinos, terrestres y aéreos, así como innumerables grupos de invertebrados y diversas clases de plantas. Este gran cambio en la vida de la Tierra marcó el fin del período Cretácico y el principio del Terciario, razón por la que este singular evento de extinción ha venido en denominarse “Evento K/T”. Llegaba a su fin la Era Mesozoica, caracterizada por el dominio de los dinosaurios y se iniciaba la Era Cenozoica que daba lugar al dominio de los mamíferos.

Sin embargo, el mundo no quedó desierto cuando desaparecieron los dinosaurios y otros organismos. Grupos sobrevivientes, entre ellos los mamíferos y las aves, supieron aprovechar las ventajas de encontrar nichos vacíos. En este ambiente propicio, en América del Sur prosperó un orden dentro de las aves, las Ralliformes (Reichenbach, 1852), que por su tamaño y características depredadoras llegó a ser conocido como las “aves del terror”.

Las aves del terror, Familia Phorusrhacidae (Ameghino, 1889), habitaron preferentemente en América del Sur desde hace unos 55 millones de años (Paleoceno) y reemplazaron a los dinosaurios en su función como depredadores, ubicándose rápidamente en la cúspide de la cadena alimenticia. Eran aves muy desarrolladas y que depredaban a pequeños vertebrados e incluso a mamíferos herbívoros de la talla de las gacelas de hoy.

Se cree que las aves de la Familia Phorusrhacidae, a

las que se conoce también como “forosrácidas” o “fororracoideas”, dominaron en América del Sur durante casi toda la Era Cenozoica, específicamente desde el Paleoceno Superior (hace unos 55 millones de años) y hasta el Pleistoceno Inferior (1,8 millones de años), presencia esta última, documentada por el hallazgo de restos fósiles correspondientes a un tibiotarso de un forosrácido realizado en San José (Uruguay) e informado por Tambussi et. al. (1999). La mayor parte de este tiempo, este linaje de aves habitaron en América del Sur, hasta que aproximadamente hace unos 3 millones de años atrás emergió un puente terrestre (istmo de Panamá) entre ambos bloques continentales y estas aves emigraron al Norte, documentándose su presencia en Estados Unidos.

Los primeros registros de aves forosrácidas y los ejemplares más antiguos se documentan en América del Sur, registrándose su presencia en Norteamérica en períodos más tardíos y ya hacía fines del Plioceno como resultado del Gran Intercambio Biótico Americano. No obstante, en América del Norte y procedente de Europa, se registra también la presencia de otras aves de gran tamaño, muy semejantes a las “aves del terror”, las Gastornithidae (Hebert, 1855). Esta última familia de aves, no está comprendida en el grupo denominado “aves del terror”, sin embargo presenta características convergentes, como el aspecto del tamaño, con las Phorusrhacidae de América del Sur.

Las “aves del terror”, habían perdido su capacidad de vuelo y dotadas de enormes y robustos picos, se ubicaban entre los mayores depredadores de su época

y ocupaban, por tanto, el nivel más alto de la cadena trófica.

Se piensa que las extremidades de las aves forosrácidas les servían para alcanzar grandes velocidades convirtiéndolas en veloces cazadores. Se ha propuesto incluso para algunos especímenes, una velocidad de hasta 97 kilómetros por hora (Blanco et. al., 2005), no obstante, de manera general se proponen para estas aves rangos de velocidad más cercanos a los que alcanzan actualmente aves corredoras como los avestruces por ejemplo, con una velocidad de aproximadamente 60 kilómetros por hora.

No obstante, algunos investigadores han sugerido que las aves de la familia Phorusrhacidae perdían movilidad y agilidad según aumentaban de tamaño y corpulencia, sin embargo, análisis de sus restos fósiles, básicamente con relación a las dimensiones del cráneo y el tarsometatarso de algunas de estas aves, sugieren que de manera general podían llegar a ser muy grandes y rápidas, aunque es presumible pensar que los ejemplares de mayor tamaño podrían haber llegado a ser menos veloces.

En principio se pensó que la fuerte estructura de los huesos de las patas de estas aves tenía únicamente relación con la necesidad de alcanzar una gran velocidad para dar alcance a sus presas, sin embargo, con el tiempo surgió otra interesante posibilidad, que se observa en aves corredoras actuales como el avestruz y el ñandú, a saber, patear con gran fuerza.

LA FAMILIA PHORUSRHACIDAE (Ameghino, 1889)

Las aves fororracoideas alcanzaban de 1 a 3,10 m. de altura. Una de las especies más grandes se registra en América del Norte, *Titanis walleri* (Brodkorb (1963), constituyendo uno de los pocos ejemplos de animales que habiendo evolucionado en América del Sur, pasaron al norte extendiendo su área de dispersión geográfica como parte del Gran Intercambio Biótico Americano que se produjo hace unos 3 millones de años atrás. Algunos restos fósiles de *T. walleri* se han encontrado en Florida y en un sitio a lo largo de la costa de Texas.

Aves como *T. walleri* se ubicaron rápidamente en la cúspide de la pirámide alimenticia y entre los carnívoros más temibles de su tiempo. Eran corredores rápidos, al igual que sucede hoy en día con sus parientes modernos más íntimos como son las chufas, de la Familia Cariamidae (Bonaparte, 1853) que comprende a las especies *Cariama cristata* y *Chuga bursmeisteri*.

Dentro de las aves que habitaron el bloque sudamericano, se han encontrado materiales fósiles asignados a varias especies de grandes dimensiones. Una de ellas

Brontornis burmeisteri (Moreno & Mercerat, 1891) llegó a alcanzar los 3,10 metro de altura, constituyéndose en una de las especies de mayor tamaño. Esta ave extinta, junto a otras como *Paraphysornis brasiliensis* (Alvarenga, 1982), *Phorusrhacos longissimus* (Ameghino, 1887), *Andalgalornis steuletti* (Kraglievich, 1931) y *Mesembriornis milneedwardsi* (Moreno, 1889), fueron las que alcanzaron los mayores tamaños, superando la estatura de un hombre adulto normal de 1,70 m. como promedio.

A las especies ya mencionadas se agrega el hallazgo del ave forosrácida más grande de que se tenga antecedentes, *Kelenken guillermoi* (Bertelli et al., 2007) y que fue encontrado en Argentina. El cráneo de esta ave fósil alcanza los 71,6 cm. de largo, es tan grande como el cráneo de un caballo y fue datado en unos 14 millones de años de antigüedad (Mioceno Medio). El informe de este interesante hallazgo fue publicado en la revista Nature por los paleontólogos argentinos Luis M. Chiappe y Sara Bertelli del Museo de Historia Natural de Los Angeles (USA). También fue registrado por Bertelli, Chiappe y Tambussi en el Journal of Vertebrate Paleontology, donde fue publicada su sistemática. (Fig. 1)

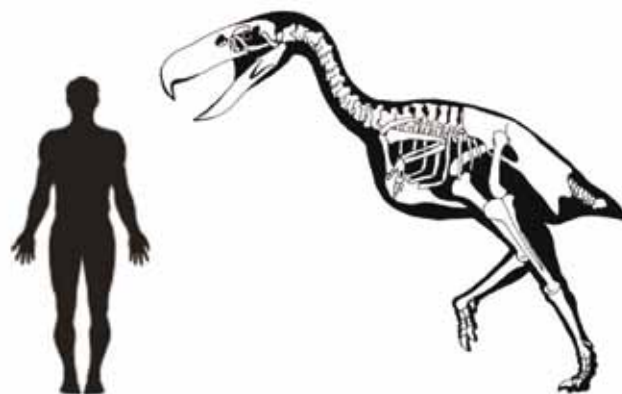


Fig. 1.- Reconstrucción del ave forosrácida *Kelenken guillermoi* comparada con un ser humano. (Copyright © Daniel Banchemo Fernández - Niño)

LA FAMILIA GASTORNITHIDAE (Hebert, 1855)

A principios del Cenozoico, existió, aparte de las aves de la Familia Phorusrhacidae, otro linaje de aves de gran tamaño, las Gastornithidae, un grupo de aves incapaces de volar y que vivió durante el Paleoceno Superior y el Eoceno en Europa y Norteamérica. Se han recuperado materiales fósiles atribuidos a dos géneros, uno de ellos europeo (*Gastornis*) y uno norteamericano (*Diatryma*, Cope 1876).

El género *Gastornis* estaba perfectamente adaptado para cazar, poseía una buena visión y un gran pico para

atrapar pequeños herbívoros, como *Propalaeotherium*, un pequeño équido que vivió en Europa.

Diatryma, fue un género de aves cazadoras, aunque también se sugiere que fue herbívora, que llegó a alcanzar 2,10 metro de altura y que habitó en Norteamérica a principios del Eoceno (entre 56 y 41 millones de años atrás). Los restos fósiles de esta ave han sido encontrados en Nueva Jersey, Nuevo México y Wyoming (USA).

Si bien este linaje de aves evidencia rasgos convergentes con las “aves del terror”, en cuanto al gran tamaño alcanzado por algunos ejemplares, sistemáticamente están distanciadas y manifiestan diferencias anatómicas importantes. (Fig. 2 y 3)

En hecho, se piensa que a diferencia de las aves fororácidas y que son clasificadas dentro de Ralliformes, las aves de la Familia Gastornithidae estarían filogenéticamente mucho más cercanas a las aves del Orden Anseriformes.

Análisis exhaustivos del cráneo y poscráneo de las Gastornithidae evidencian diferencias anatómicas sustanciales respecto del linaje de las aves del terror, de manera que aparte del gran nivel de desarrollo corporal manifestado por esta familia de aves con reconocida presencia en Europa y Norteamérica, no habría más puntos de relación con las aves eminentemente sudamericanas.



Fig. 2.- Reconstrucción del esqueleto de un ave Gastornithidae (Copyright © Daniel Bancho Fernández - Niño.).



Fig. 3.- Reconstrucción esqueleto de un ave Phorusrhacidae - *Kelenken guillermoi* (Copyright © Daniel Bancho Fernández - Niño.).

REGISTRO FÓSIL DE LA FAMILIA PHORUSRHACIDAE

El primer ejemplar de la Familia Phorusrhacidae fue descrito formalmente en 1887 por Florentino Ameghino quien publicó el hallazgo de una gran mandíbula procedente del Mioceno de la Provincia de Santa Cruz, Argentina. La especie descrita fue denominada *Phorusrhacos longissimus*. Dos años más tarde (Moreno, 1889), informa el hallazgo de restos fósiles con relación a los cuales por primera vez hace referencia a la existencia de aves gigantes que habían vivido en el período Mioceno – Plioceno del norte de Argentina, proponiendo el nombre *Mesembriornis milneedwardsi* para un tibiotarso, una fíbula y una vértebra asociados, entre otros restos fragmentarios y *Paleociconia australis* (Moreno, 1889) para un fragmento distal de tarsometatarso. En un trabajo posterior, Moreno y Mercerat (1891) reconocen por primera vez que los restos informados por Ameghino correspondían realmente a un ave. En ese mismo año, el propio Ameghino describió otros restos fósiles, similares a *Phorusrhacos*, asignándolos al grupo aviano de las Ratites. A partir de entonces, el estudio de las aves Phorusrhacidae, se ha intensificado y ha aportado nuevos resultados que hacen del estudio de las aves del terror un campo de investigación complejo y apasionante.

La mayoría de las especies de aves asociadas a la Familia Phorusrhacidae corresponden a hallazgos fósiles realizados en Argentina, sin embargo, fuera de Argentina, las Phorusrhacidae son conocidas en Uruguay (Kraglievich, 1932; Tambussi et al. 1999), Brasil (Alvarenga, 1982 and 1985a), la Antártica (Case et al. 1987), y en Norteamérica (Brodkorb, 1963).

El registro y datación más antiguo para un ave Phorusrhacidae es de Alvarenga (1985) y corresponde a una especie de tamaño mediano, *Paleopsilopterus itaboraiensis*, del Paleoceno Medio del Sudeste de Brasil, Río de Janeiro, datado en aproximadamente 55 millones de años.

El período en que se registra mayor diversidad de aves forosrácidas corresponde al período Plioceno, entre 5 y 3 millones de años. Posteriormente, el registro fósil deja ver una clara decadencia de estas aves a partir del Plioceno Medio y hacia el Plioceno Superior, en que se registran sólo dos especies (*Mesembriornis milneedwardsi* para el Plioceno Medio y *Titanis walleri* para el Plioceno Superior - Pleistoceno Inferior, correspondiendo este último a uno de los registros más recientes, junto a otro hallazgo realizado en San José (Uruguay) y también datado para el Plioceno - Pleistoceno Inferior de Sudamérica. (Tambussi et al. 1999).

Recientemente, un nuevo registro de ave forosrácida ha sido reportado para el Pleistoceno de Uruguay, restos de la porción distal de un tarsometatarso derecho y que podría constituir el registro más tardío para un ave de la familia Phorusrhacidae. (Alvarenga et al., 2010)

Hasta la actualidad se conocen unas dieciocho especies de aves forosrácidas, muchas de las cuales han sido descritas con materiales muy fragmentarios. En un principio se pensó que eran aves endémicas de Sudamérica, pero el descubrimiento en 1963 de los restos de *Titanis walleri*, en Florida, Estados Unidos, además de otro registro en la Antártica, rechazan esa hipótesis inicial.

El registro fósil de estas impresionantes aves fue estudiado en profundidad por Moreno y Mercerat en 1891; Ameghino en 1895; Brodkorb en 1967; por Tonni en 1977, y anteriormente por Sinclair y Farr entre 1910 y 1932.

SISTEMÁTICA DE LAS AVES PHORUSRHACIDAE

La sistemática de las aves del terror no está exenta de problemas y ha presentado más de una dificultad a los investigadores. Fue sin duda Ameghino (1887) quien por primera vez aportó al conocimiento de las aves forosrácidas, seguido más tarde por Moreno y Mercerat (1891).

En un principio, se pensó que los hábitos carnívoros de las aves forosrácidas indicaban un parentesco cercano con los modernos halcones, gavilanes o águilas, sin embargo, fue Charles W. Andrews (1899), quien por primera vez señaló que en realidad las aves forosrácidas estaban realmente más relacionadas con las aves de la Familia Cariamidae.

Uno de los primeros intentos por sistematizar el estudio de las aves del terror fue hecho por Dolgopol de Saez (1927) contando sólo con algunos especímenes fósiles del Mioceno Medio de Santa Cruz (Argentina) y dividiéndolas en dos ordenes: Stereornithes y Bron-tornithes.

Más tarde, otra propuesta sistemática fue presentada por Patterson y Kraglievich (1960), basada en un estudio sobre formas del Plioceno, presentándose un importante debate sobre la sinonimia, diversidad y clasificación de estas aves, ubicándolas finalmente en el Orden Gruiformes (Bonaparte, 1854), Suborden Cariamae. Sin embargo, estos autores proponen dividir Cariamae en dos Superfamilias, Cariamoidea (Stejneger, 1887) y Phororhacoidea (Patterson, 1941), dividiendo ésta última en las Familias Psilopteridae y Phororhacidae.

Otro aporte importante fue hecho por Brodkorb (1967) quien propone algunas variantes para la Familia Phorusrhacidae e ignora la distinción que realiza Patterson y Kraglievich (1960) entre Cariamoidea y Phororhacoidea.

Mucho tiempo después, Alvarenga y Hofling (2003) aportan una nueva sistemática para el grupo asignándolo al Orden Ralliformes, Suborden Cariamae (Fürbringer, 1888) y Familia Phorusrhacidae (Ameghino 1889), reconociendo 5 subfamilias: Brontornithinae (Moreno y Mercerat, 1891); Phorusrhacinae (Ameghino, 1889); Patagornithinae (Mercerat, 1897); Psilopterinae (Dolgopol de Sáez, 1927) y Mesembriornithinae (Kraglievich, 1932). Estas 5 subfamilias comprenden 13 géneros y 17 especies descritas. El esfuerzo de estos investigadores, constituye uno de los últimos intentos de sistematizar el estudio de las aves del terror.

Otro importante aporte a la sistemática de las aves forosrácidas ha sido hecho por Agnolin (2006 y 2007) al reconsiderar la posición sistemática de algunas aves forosrácidas argentinas y al proponer sacar de la Familia Phorusrhacidae al género *Brontornis*, asignándolo sistemáticamente mucho más cerca de Anseriformes. Lo anterior, implicaría la necesidad de cambiar de nombre formalmente a la Subfamilia Brontornithinae, cuyo genotipo es *Brontornis* y que comprende además a *Physornis* (Ameghino, 1895) y *Paraphysornis* (Alvarenga, 1982), proponiendo una red denominación como Physornithinae, considerando como genotipo a *Physornis*, un género monotípico de Argentina.

EVOLUCIÓN DE LAS AVES DEL TERROR

La Familia Phorusrhacidae evidencia presencia en América del Sur, como un grupo endémico y también en América del Norte en puntos bien delimitados y cuya datación es posterior en la mayoría de los casos al sur-

gimiento del istmo de Panamá, de lo cual se desprende que estas poblaciones corresponden a grupos que migraron con posterioridad a este evento geológico.

Si bien algunos investigadores informan la presencia de aves forosrácidas en Europa (Mourer-Chauviré, 1981; Peters, 1987), estos informes han sido desestimados por la mayoría de los especialistas.

La Familia Phorusrhacidae probablemente se originó en Sudamérica hacia el fin del Cretácico, como resultado del endemismo producido por el aislamiento de este bloque continental. Durante el fin del Plioceno, con el surgimiento del istmo de Panamá, la familia emigró a Norteamérica, donde al menos una especie es conocida (*Titanis walleri*), la cual quizás representa la última especie conocida de esta familia, que probablemente llegó a extinguirse a principios del Pleistoceno.

El hallazgo en el Eoceno de Europa de al menos dos ejemplares clasificados como pertenecientes a la Familia Phorusrhacidae, llevó a pensar que este grupo se había originado en Europa pasando más adelante a Sudamérica a través de África (Peters y Storch 1993). Sin embargo, análisis posteriores han demostrado que ambas especies informadas para Europa, se diferencian significativamente de los Phorusrhacidae americanos al carecer de los rasgos derivados que unen a miembros de este grupo (Mayr 2005). Si bien aún continúan los debates sobre la correcta asignación de estos restos fósiles a la Familia Phorusrhacidae, lo cierto es que no existe un diagnóstico definitivo al respecto, manteniéndose como dudosa la clasificación de estos materiales. El hallazgo de una ave de la Familia Phorusrhacidae en el Eoceno de la Antártica en 1987, (Caso et al. 1987) demuestra que ambos territorios estaban unidos antes de que se separaran en el Oligoceno.

El desarrollo evolutivo de las “aves del terror” no está aclarado plenamente hasta aquí, en parte porque el registro fósil no permite establecer una línea definida de la evolución de estas aves. No obstante, se continúa investigando y procurando conocer las relaciones filogenéticas que mantenía cada una de ellas dentro de un contexto general.

LA EXTINCIÓN DE LAS AVES DEL TERROR

La extinción de las aves del terror se ha fechado en aproximadamente 1.8 millones de años atrás y en un tiempo posterior al surgimiento del istmo de Panamá. El proceso de extinción, en consecuencia, ha sido atribuido por algunos autores a la exclusión competitiva entre las grandes aves y los carnívoros placentarios invasores del norte, quizás mejor adaptados a la cacería de presas (Marshall, 1994).

No obstante y más allá de esta generalización, las verdaderas razones que motivaron la extinción de las aves del terror son por el momento desconocidas. El registro fósil informa una decadencia del linaje ya a partir del Plioceno Medio, en que se registran sólo dos especies (*Mesembriornis milneedwardsi* para el Plioceno Medio y *Titanis walleri* para el Plioceno Superior- Pleistoceno Inferior).

Se podría decir entonces que el proceso de extinción de la Familia Phorusrhacidae había comenzado con anterioridad al arribo de los carnívoros placentarios procedentes de América del Norte y que quizás la llegada de éstos a América del Sur sólo vino a consumar la extinción de las aves del terror. Cuáles son las causas que dieron inicio al proceso de extinción, no se sabe, aunque se podría establecer un paralelismo con lo sucedido en relación a los ungulados fósiles nativos de Sudamérica, que se encontraban también en decadencia aún antes de la llegada a esta región de los ungulados norteamericanos. Ahora bien, si los ungulados nativos constituían la fuente alimenticia principal de las aves forosrácidas, es aceptable pensar que pudiera existir una relación de consecuencia entre ambas extinciones.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. © Federico Javier Degrange, División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Argentina, por su importante colaboración en la revisión y corrección de este artículo, al Dr. Washington Jones, Universidad de la República, Facultad de Ciencias, Uruguay por sus comentarios. Igualmente agradezco al Sr. Daniel Bancho Fernández – Niño, por facilitarme las imágenes que complementan este trabajo.

REFERENCIAS

- AGNOLIN, F. L. (2006): *Posición sistemática de algunas aves fororacoideas (Gruiformes; Cariamae) Argentinas*. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 8:27–33.
- AGNOLIN, F. L. (2007): *Brontornis Burmeisteri Moreno y Mercerat, 1891, un Anseriformes (Aves) gigante del Mioceno Medio de Patagonia, Argentina*. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 9:15–25.
- ALVARENGA, H.M.F. (1982): *Uma gigantesca ave fossil do Cenozoico Brasileiro: Physornis brasiliensis sp. n.* Anais da Academia Brasileira de Ciências, 54(4): 697–812.
- ALVARENGA, H.M.F., & E. HOFLING. (2003): *Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes)*. Papéis Avulsos de Zoologia 43:55–91.
- ALVARENGA, H.M.F., JONES W. & RINDERKNECHT, A. (2010): *The youngest record of phorusrhacid birds*

- (Aves, Phorusrhacidae) from the late Pleistocene of Uruguay. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 256/2, 229–234. Article Stuttgart, published online April 2010
- ANDREWS, C.W. (1899): *On the extinct birds of Patagonia*. Transactions of the Zoological Society of London, 15(3)1: 55-85.
- BASKIN, J. A. (1995): *The giant flightless bird Titanis walleri (Aves: Phorusrhacidae) from the Pleistocene coastal plain of South Texas*. J. Vert. Paleontol. 15, 842–844.
- BLANCO E. R y JONES W. W. (2005): *Terror birds on the run: a mechanical model to estimate its maximum running speed*. Proc. R. Soc. B (2005) 272, 1769–1773 doi:10.1098/rspb.2005. 3133 Published online 26 July 2005
- BRODKORB P. (1963): *A giant flightless bird from the Pleistocene of Florida*. The Auk. A Quarterly Journal of Ornithology. Vol 80. Nº 2, 111-115.
- KRAGLIEVICH, L. (1929-32): *Una gigantesca ave fósil del Uruguay*, Devicenzia gallinali n. gen. et sp. tipo de una nueva familia Devicenziidae del orden Stereornithes. Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo, (2)3: 323-353.
- KRAGLIEVICH, J.L. (1946): *Noticia preliminar acerca de un nuevo y gigantesco Estereornito de la fauna Chacabambense*. Anales de la Sociedad Científica Argentina, 142: 104-121.
- LYDEKKER, R. (1893): *On the extinct giant birds of Argentina*. The Ibis, 5: 40-47.
- MARSHALL, L.G. (1978): *The terror bird*. Bulletin of Field Museum of Natural History, 49(9): 6-15.
- MARSHALL, L.G. (1988): *Land mammals and the Great American Interchange*. American Scientist, Vol. 76:380-388.
- MARSHALL, L.G. (1994): *Aves del terror sudamericanas*. Investigación y ciencia, ISSN 0210-136X, Nº 211, 1994, pags. 62-67
- MARSHALL, L.G. (2004): *Aves Aterradoras da América do Sul*. Scientific American Brasil, págs. 75-81.
- MATHEW, W.D. & GRANGER, W. (1917): *The skeleton of Diatryma, a gigantic bird from the Lower Eocene of Wyoming*. Bulletin of the American Museum of Natural History, 37: 307-326.
- MORENO, F., & A. MERCERAT. (1891): *Catálogo de los pájaros fósiles de la República Argentina depositados en el Museo de La Plata*. Anales del Museo de La Plata 1:7–71.
- MOURER CHAUVIRE, C. (1981): *Premier indication de la presence de Phorusrhacids, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans le Tertiaire Européen : Ameghinornis nov. Gen. (Aves, Ralliformes) des Phosphorites du Quercy, France*. Géobios 14:637–647.
- MOURER CHAUVIRE, C. (1983): *Les Gruiformes (Aves) des Phosphorites du Quercy (France). I. Sous-ordre Cariamae (Cariamidae et Phorusrhacidae)*. Systématique et biostratigraphie. Paleovertebrata 13: 83–143.
- PATTERSON, B. (1941): *A new phororhacoid bird from the Deseado Formation of Patagonia*. Field Museum of Natural History, Geological Series, 8(8): 49-54.
- PATTERSON, B. & KRAGLIEVICH, J.L. (1960): *Sistematica y nomenclatura de las Aves fororracoideas del Plioceno Argentino*. Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata, 1(1): 3-5 1 .
- PETERS, D.S. (1987): *Ein 'Phorusrhacide' aus dem Mittel-Eozan von Messel (Aves: Gruiformes: Cariamae)*. Pp. 71-87 in Mourer-Chauvire, C. (Ed.), L'évolution des oiseaux d'après le témoignage des fossiles. Documents des Laboratoires de Geologic, Lyon (no. 99).
- REICHENBACH, H. G. L. (1852): *Handbuch der speziellen Ornithologie, Lieferung 3*.
- TAMBUSSI C., UBILLA M., PEREA D. (1999): *The youngest large carnassial bird (Phorusrhacidae, Phorusrhacinae) from South America (Pliocene - Early Pleistocene of Uruguay)*. Journal Vertebrate Paleontology. 19(2):404-406.
- TONNI, E. P. (1974): *Un nuevo cariamido (Aves, Gruiformes) del Plioceno superior de la provincia de Buenos Aires*. Ameghiniana 11:366–372. CSA
- TONNI, E. & TAMBUSSI, C. (1988): *Un nuevo Psilopterinae (Aves: Ralliformes) del mioceno tardio de la Provincia de Buenos Aires, Republica Argentina*. Ameghiniana, 25(2): 155-160.