

La avifauna del Cuaternario de Argentina: inferencias paleoambientales a partir del registro de los Psittacidae

Claudia P. TAMBUSSI, Carolina I. ACOSTA HOSPITALECHE y Nathalie HORLENT

SHNB



SOCIETAT D'HISTÒRIA
NATURAL DE LES BALEARS

Tambussi, C.P., Acosta Hospitaleche, C.I. y Horlent, N. 2007. La avifauna del Cuaternario de Argentina: inferencias paleoambientales a partir del registro de los Psittacidae. In: Pons, G.X. i Vicens, D. (Edit.). Geomorfologia Litoral i Quaternari. Homenatge a Joan Cuerda Barceló. Mon. Soc. Hist. Nat. Balears, 14: 69-80. ISBN 84-96376-13-3. Palma de Mallorca.

El registro de vertebrados del Cuaternario, en especial el del Pleistoceno medio y tardío-Holoceno de la Región Pampeana, es el mejor conocido de América del Sur tanto desde el punto de vista bioestratigráfico como de edades radimétricas. Su estudio ha permitido elucidar múltiples aspectos de la evolución y conformación de la biota sudamericana. Las aves que han sido encontradas en sedimentos cuaternarios (37 especies pertenecientes a 18 familias, de las cuales cinco: Rheidae, Tinamidae, Vulturidae, Anatidae y Psittacidae, poseen especies que han sufrido cambios corológicos durante el cuaternario) revelan que muchas características diagnósticas de la avifauna moderna estaban ya presentes desde aquellos momentos. Excepto tres, todas las especies registradas durante el Pleistoceno son vivientes. Las aves constituyen un grupo sensible a los cambios climáticos y permiten realizar inferencias paleoambientales confiables. En este trabajo se analizan las posibles variables que condicionan la distribución de *Cyanoliseus patagonus*, una de las neoespecies registradas en el Cuaternario, aportando nuevos datos confiables que contribuyen a la explicación de la evolución climático-ambiental cuaternaria de la Región Pampeana. El análisis de las variables (temperatura, precipitación e índices hídricos) sugiere que durante el Pleistoceno tardío y comienzos del Holoceno, el sudeste de la Región Pampeana habría tenido un clima más árido que el actual.

Palabras claves: Aves, Psittacidae, Cuaternario, Argentina, paleoambientales.

QUATERNARY AVIFAUNA FROM ARGENTINA: PALAEOENVIRONMENTAL INFERENCE BASED ON THE PSITTACIDAE. Quaternary vertebrate record of South America, especially that of the Middle to Late Pleistocene and Holocene from the Pampean Region, is well known, since both biostratigraphic and radiometric dating points of view. Its study has allowed to know multiple aspects of the evolution and conformation of the southamerican biota. Fossil birds found in quaternary beds (37 species belonging to 18 families, five of which: Rheidae, Tinamidae, Vulturidae, Anatidae and Psittacidae, having species that show chorological changes during the Quaternary) reveal that several diagnostic features of the modern avifauna were already present since those moments. Except three, all the pleistocene species are living. Birds constitute a climatic sensitive group that allows reliable palaeoenvironmental inferences. Based on the analysis of climatic-environmental variables (particularly annual precipitations, temperatures and hydric indices), the possible palaeoenvironmental inferences derived from the *Cyanoliseus patagonus* fossil record (Psittaciformes) are restricted. Our results suggest more arid conditions that the present ones during the late Pleistocene-Holocene at the southeastern of the Pampean region.

Keywords: Aves, Psittacidae, Quaternary, Argentina, palaeoenvironments.

L'AVIFAUNA DEL QUATERNARI D'ARGENTINA: INFERÈNCIES PALEOAMBIENTALS A PARTIR DEL REGISTRE DELS PSITTACIDAE. El registre de vertebrats del Quaternari, en especial el del Pleistocè mig i superior-Holocè de la Regió Pampeana, és el millor conegut d'Amèrica del Sud tant des del punt de vista bioestratigràfic com d'edats radimètriques. El seu estudi ha permès elucidar múltiples aspectes de l'evolució i conformació de la biota sudamericana. Els aucells que han estat trobades en sediments quaternaris (37 espècies pertanyents a 18 famílies, de les quals cinc: Rheidae, Tinamidae, Vulturidae, Anatidae i Psittacidae, compten amb espècies que han sofert canvis corològics durant el Quaternari) revelen que moltes característiques diagnòstiques de l'avifauna moderna estaven ja presents des d'aquells moments. Excepte tres, totes les espècies registrades durant el Pleistocè són actuals. Les aus constitueixen un grup sensible als canvis climàtics i permeten realitzar inferències paleoambientals fiables. En aquest treball s'analitzen les possibles variables que condicionen la distribució de *Cyanoliseus patagonus*, una de les neoespècies registrades en el Quaternari, aportant noves dades fiables que contribueixen a l'explicació de l'evolució climàtica-ambiental quaternària de la Regió Pampeana. L'anàlisi de les variables (temperatura, precipitació i índexs hídrics) suggereix que durant el Pleistocè superior i els inicis de l'Holocè, el sudest de la Regió Pampeana hauria tingut un clima més àrid que l'actual.

Paraules clau: Aucells, Psittacidae, Quaternari, Argentina, paleoambientals.

Claudia P. TAMBUSSI y Carolina I. ACOSTA HOSPITALECHE, Divisió Paleontologia Vertebrats, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/nro, 1900 La Plata, Argentina. CONICET. tambussi@museo.fcnym.unlp.edu.ar; y CIC.

acostacar@museo.fcnym.unlp.edu.ar; Nathalie HORLENT, INA, Instituto Nacional de Aguas nhorlent@ina.gov.ar

Introducció

El Pleistoceno que comienza hace aproximadamente dos millones de años, fue un período marcado por fuertes oscilaciones climáticas. Episodios de calentamiento alternando con episodios de enfriamiento extremo (glaciaciones), influenciaron profundamente en la distribución de la biota (Avice y Walker, 1998; Webb y Bartlein, 1992). Se acepta convencionalmente que en estos escenarios, se habrían producido procesos de especiación alopatrica a partir de poblaciones ancestrales separadas en diferentes refugios durante los episodios glaciares (Avice y Walker, 1998; Hewitt, 1996). Más recientemente ha comenzado a gestarse una idea alternativa, que restringe la acción de las glaciaciones pleistocénicas a barreras ecológicas efectivas de distribución de espe-

cies resultado de procesos de especiación previos (Klicka y Zink, 1997).

Gran parte de la discusión de estos modelos se ha basado en la distribución actual de las aves y con un cuestionamiento básico, el de cuál habrá sido el rol real de los cambios climáticos del Pleistoceno en la conformación de la arquitectura filogeográfica de las aves actuales. Más en particular: ¿cuál es el impacto que los cambios climáticos del Pleistoceno produjeron en América del Sur? Más allá de lo fascinante que pueda resultar abordar estos cuestionamientos, la discusión de los mismos escapa sustancialmente de los objetivos que nos hemos planteado para este trabajo. Sin embargo pretendemos, desde una perspectiva paleontológica, brindar algunas herramientas que permitan la reconstrucción de ciertos escenarios pleistocénicos en los cuales estos procesos

evolutivos tuvieron lugar. Más en particular, aspiramos a evaluar la información que pueda extraerse del registro de aves fósiles y su contribución a la reconstrucción e interpretación paleoambiental.

El valor de las aves como indicadores ambientales en el actual territorio de la Argentina, está siendo reconsiderado más fuertemente desde no hace muchos años (véase Tambussi y Noriega, 1996; Tambussi et al., 1993; Tonni y Tambussi, 1986). Sin embargo, constituyen un grupo sensible a los cambios climáticos y permiten realizar inferencias paleoambientales confiables (Tambussi y Acosta Hospitaleche, 2002).

El registro fósil de vertebrados del Cuaternario, en especial el del Pleistoceno Medio y Tardío-Holoceno de la Región Pampeana (la llanura ubicada en el centro-este de la Argentina) es indiscutiblemente el mejor conocido de América del Sur tanto desde el punto de vista bioestratigráfico como de edades radimétricas (Cione et al., 2003). Su estudio ha permitido elucidar múltiples aspectos de la evolución y conformación de la biota sudamericana. En particular, es indudable que el registro fósil indica que todos los órdenes de aves vivientes estaban presentes en la Región Pampeana ya desde el inicio del Terciario y que todas las familias que habitan hoy esta área, lo estaban desde el Mioceno, hace al menos 20 millones de años (Tambussi et al., 1993).

Especialmente desde los ochenta, la descripción y revisión de las aves fósiles del Cenozoico ha provisto de una considerable cantidad de información acerca del origen y distribución de muchos de los órdenes y familias vivientes. El gran número de aves que han sido encontradas en sedimentos cuaternarios, y en particular en el actual territorio de la provincia de Buenos Aires, revela que muchas características diagnósti-

cas de la avifauna moderna estaban ya presentes desde aquellos momentos.

Actualmente, el 53% de las aves que se distribuyen en esta área, corresponde a aves no-Passeriformes (datos calculados a partir de Narosky y Di Giacomo, 1993). Por otra parte, los Passeriformes constituyen el orden de aves más abundante y mayormente distribuido (aproximadamente el 60% de las aves de todo el mundo y el 46,68 % de las aves registradas en la provincia de Buenos Aires).

La avifauna del Cuaternario de la Región Pampeana (Tabla 1) incluye aves diversas, en su mayoría no-Passeriformes, correspondientes tanto a zonas áridas como a subtropicales. En contraste con lo que sucede actualmente, los Passeriformes no parecen haber sido componentes tan importantes de la avifauna del cuaternario pampeano. A partir de esto, pueden suponerse una ocupación diferencial de nichos entre el Pleistoceno y Reciente, esto es, los nichos ocupados hoy por los Passeriformes podrían haberlo estado por otras aves o más posiblemente, que esto sea producto de un sesgo del registro. En la Fig. 1 se muestran las localidades fosilíferas clásicas de esta área y de las cuales se han exhumado 37 especies diferentes, pertenecientes a 18 familias distintas, de las cuales cinco (*Rheidae*, *Tinamidae*, *Vulturidae*, *Anatidae* y *Psittacidae*) poseen especies que han sufrido cambios corológicos durante el cuaternario. Exceptuando tres casos (*Nothura paludosa*, *Cyanoliseus ensenadensis* y una nueva especie actualmente en estudio asignada a *Cyanoliseus*), todas las especies registradas durante el Pleistoceno son vivientes.

Como es sabido, la distribución geográfica de las especies está condicionada por la acción de dos factores fundamentales: los históricos, responsables de la constitución del conjunto biogeográfico de especies a

Taxa	Procedencia	Antigüedad
Rheiformes		
<i>Rhea</i> sp.	Sauce Grande, Formación Agua Blanca	Pleistoceno tardío
<i>Rhea fossilis</i>	Olivera, "Pampeano"	Pleistoceno tardío
<i>Rhea anchorenensis</i>	Estación Anchorena, Formación Ensenada	Pleistoceno medio-temprano
<i>Rhea americana</i>	Sitios arqueológicos	Pleistoceno tardío- Holoceno
<i>Pterocnemia pennata</i>	Paso Otero, Formación Luján	Pleistoceno tardío- Holoceno
Tinamiformes		
<i>Eudromia elegans</i>	Sitios arqueológicos	Pleistoceno tardío- Holoceno
<i>Nothura paludosa</i>	Arrecifes, "Formación Buenos Aires"	Pleistoceno tardío
<i>Nothura maculosa</i>	Centinela del Mar, Formación La Postrera	Pleistoceno tardío a Holoceno.
<i>Nothura darwini</i>	Paso Otero, Formación Luján	Pleistoceno tardío
Pelecaniformes		
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	Luján, Formación Luján	Pleistoceno tardío
<i>Phalacrocorax pampeanus</i>	Luján, Formación Luján	Pleistoceno tardío
Ciconiiformes		
<i>Euxemura</i> sp.	Monte Hermoso	Pleistoceno tardío
<i>Vultur</i> sp.	Monte Hermoso	Pleistoceno tardío
<i>Geronogyps reliquus</i>	Arroyo Chasicó	Pleistoceno
Charadriiformes		
<i>Phoenicopiterichum rector</i>	Pehuén-có	Pleistoceno tardío
<i>Charadrius</i> sp.	Paso Otero, Formación Luján	Pleistoceno tardío
<i>Pseudosterna degenei</i>	Buenos Aires, Formación Luján	Pleistoceno tardío
<i>Pseudosterna pampeana</i>	Buenos Aires, "Formación Buenos Aires"	Pleistoceno tardío
Anseriformes		
<i>Chloephaga picta</i>	Sauce Grande, Formación Agua Blanca	Pleistoceno tardío
<i>Neochen debilis</i>	La Plata, "Pampeano"	Pleistoceno tardío
<i>Anas</i> indet.	Necochea	Pleistoceno temprano- medio
<i>Calloneta leucophrys</i>	Centinela del Mar, "Formación Miramar"	Pleistoceno medio
Ralliformes		
<i>Euryonotus brachipterus</i>	Arrecifes, "Formación Buenos Aires"	Pleistoceno tardío
<i>Euryonotus argentinus</i>	Arrecifes, "Formación Buenos Aires"	Pleistoceno tardío
<i>Fulica</i> sp.	Buenos Aires	Pleistoceno tardío
<i>Fulica leucoptera</i>	Paso de Otero, Formación Luján	Pleistoceno tardío
Psittaciformes		
<i>Cyanoliseus ensenadensis</i>	Olivos, Formación Ensenada	Pleistoceno temprano- medio
<i>Cyanoliseus patagonus</i>	Paso Otero, Formación Luján	Pleistoceno tardío
<i>Cyanoliseus</i> nov. sp.	Punta Hermengo, "Formación Miramar"	Pleistoceno medio
Accipitriformes		
<i>Lagopterus minutus</i>	Formación Buenos Aires	Pleistoceno tardío
Strigiformes		
<i>Athene cunicularia</i>		Lujanense
Piciformes		
<i>Colaptes</i> sp. cf. <i>C. campestris</i>	Punta Hermengo, "Formación Miramar"	Pleistoceno medio
Passeriformes		
<i>Cinclodes major</i>	Mar del Plata, "Formación miramar"	Pleistoceno medio
<i>Pseudoseiuroopsis nehuen</i>	Punta Hermengo, "Formación Miramar"	Pleistoceno medio
<i>Junco robustus</i>	Punta Hermengo, "Formación Miramar"	Pleistoceno medio
<i>Sicalis</i> sp.	Formación Miramar	Pleistoceno medio

Tabla 1. Lista de la avifauna cuaternaria de la Región Pampeana indicando procedencia y antigüedad (modificado de Tambussi y Noriega, 1996)

Table 1. List of Pampean region birds from the Quaternary with their procedence and age (modified from Tambussi and Noriega, 1996)

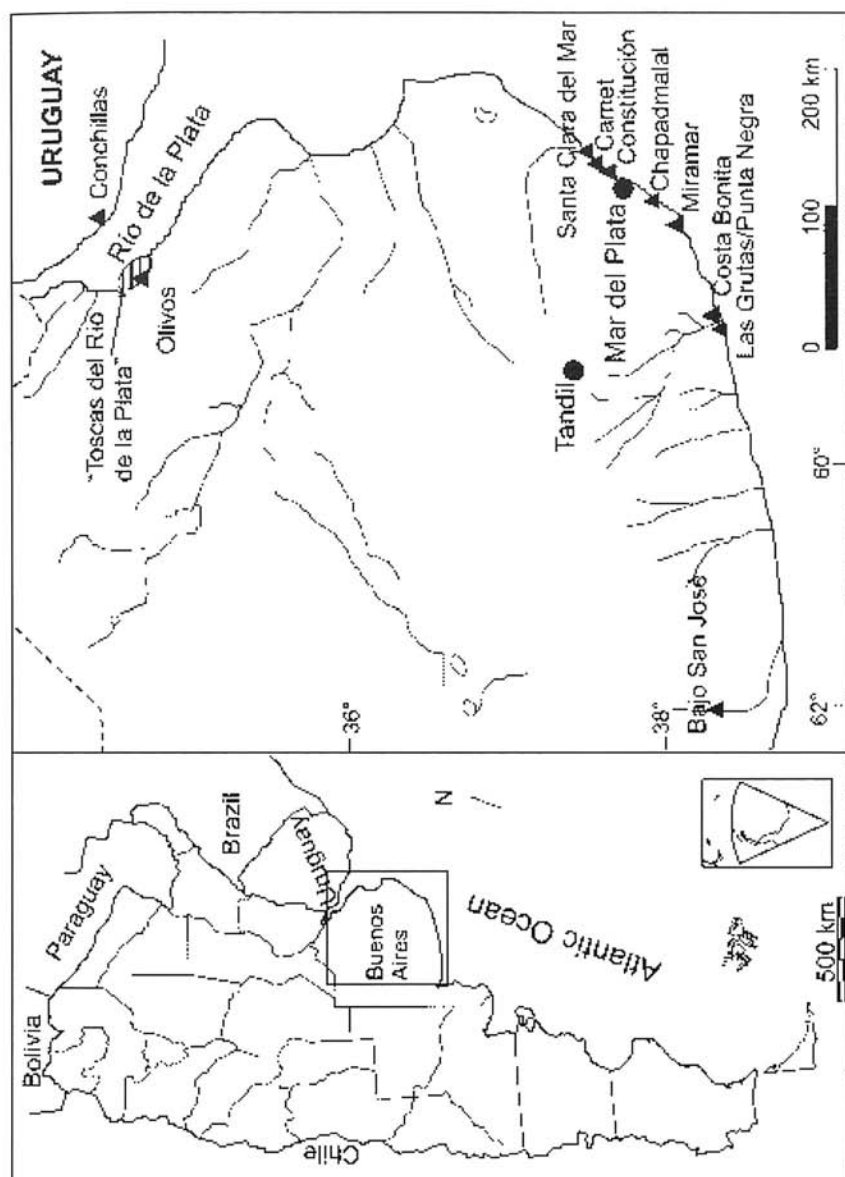


Fig. 1. Localidades fosilíferas clásicas del Cenozoico tardío de la Región Pampeana. 1) Luján; 2) Chapadmalal; 3) Miramar y Punta Hermengo; 4) Pehuén-có; 5) Farola Monte Hermoso; 6) Irene; 7) Salinas Grandes de Hidalgo.
Fig. 1. Major fossiliferous localities of the Late Cenozoic from the Pampean Region. 1) Luján; 2) Chapadmalal; 3) Miramar y Punta Hermengo; 4) Pehuén-có; 5) Farola Monte Hermoso; 6) Irene; 7) Salinas Grandes de Hidalgo.

partir de la cual se forman las comunidades locales (Ricklefs, 1987; Wiens, 1991; Cueto y López de Casenave, 1999) y los ecológicos entre los cuales el clima es relevante a niveles macrogeográficos (Myers y Giller, 1988).

A través del estudio de las posibles variables que condicionan la distribución de los representantes actuales de las neoespecies registradas, pueden obtenerse datos confiables que aporten a la explicación de la evolución climático-ambiental cuaternaria de la Región Pampeana. En base a estos lineamientos en trabajos previos se han analizado las posibles restricciones en las distribuciones de algunos Rheidae (Tambussi y

Acosta Hospitaleche, 2002), Tinamidae (Tambussi y Acosta Hospitaleche, 2001), Anatidae y Cariamidae (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2002; Tambussi *et al.*, ms). Una de las finalidades de este trabajo es intentar establecer los límites de las inferencias paleoambientales/ paleoclimáticas posibles a partir del registro fósil de neoespecies de Psittaciformes y ensayar su aplicación en el pasado.

Los Psittacidae constituyen un grupo de aves de hábitos trepadores y arborícolas actualmente muy bien representado en la Región Neotropical. En América de Sur, se registran desde el Pleistoceno inferior-medio (Ensenadense) de la Argentina. Re-

Taxon	Material	Procedencia	Observaciones
<i>Cyanoliseus patagonus</i> (Vicillot, 1817)	MLP 81-VII-20-21, porción proximal de húmero derecho	Arroyo Chelforó, Formación Luján. Pleistoceno tardío	<i>Cyanoliseus</i> cf. <i>C. patagonus</i> (Tonni y Fidalgo, 1982; Tonni y Laza, 1983 y Tonni y Tambussi, 1986)
	MLP 86-III-10-1, tarsometatarso izquierdo incompleto	Centinela del Mar, Pleistoceno tardío	<i>Cyanoliseus</i> cf. <i>C. patagonus</i> (Tonni y Tambussi, 1986)
	MLP 76-IV-14-4, cúbito	Arroyo Chelforó, Formación Luján. Pleistoceno tardío	<i>Cyanoliseus</i> cf. <i>C. patagonus</i> (Tonni y Tambussi, 1986)
<i>Cyanoliseus ensenadensis</i> (Cattoi, 1957)	MACN 17716, húmero izquierdo	Puerto Olivos, Formación Ensenada, Pleistoceno temprano-medio	<i>Cyanoliseus ensenadensis</i> nov. comb. (Tonni, 1972)
<i>Cyanoliseus</i> sp.	MLP 76-IV-14-7, carpometacarpo izquierdo sin Os metacarpale III	Paso Otero, Formación Luján, Pleistoceno tardío	<i>Cyanoliseus</i> cf. <i>C. patagonus</i> (Tonni y Laza, 1983)
<i>Cyanoliseus</i> sp.	MLP 69-V-29-1, cúbito	Punta Hermengo, Pleistoceno tardío	Probable coespecífica con MLP 81-VII-20-21 (Tonni y Tambussi, 1986). Creemos que las diferencias marcadas en el tamaño merecen un nuevo análisis de los materiales.
<i>Cyanoliseus</i> nov. sp.	81-VII-20-20, húmero derecho	Punta Hermengo, Formación "Miramar", Pleistoceno medio	Psittacidae indet sp. 1 (Tonni y Fidalgo, 1982) y <i>Cyanoliseus</i> cf. <i>C. patagonus</i> (Tonni y Tambussi, 1986)
Psittacidae sp.	MLP 76-IV-14-2, cúbito derecho	Punta Hermengo, "Bonaerense", Pleistoceno tardío	Psittacidae indet. Sp. 2. (Tonni y Fidalgo, 1982). Las diferencias con las especies ya diagnosticadas son pronunciadas y el material requiere ser reexaminado.

Tabla 2. Lista de los Psittacidae registrados en el Cuaternario de la Región Pampeana empleados en este análisis.
Table 2. List of the Quaternary Psittacidae from the Pampean Region, used in the present analysis.

gistros más modernos (Pleistoceno tardío) se conocen para Ecuador, Perú y Brasil (Brodkorb, 1971; Campbell, 1979). El registro paleontológico de la Argentina se encuentra restringido a la Región Pampeana, específicamente a la costa de la provincia de Buenos Aires. *Nandayus voro-huensis* Noriega y Tonni, 1996 del Plioceno tardío, es el Psittacidae más antiguo. Las restantes especies hasta ahora conocidas, han sido exhumadas en sedimentos del Pleistoceno y son asignables al género viviente *Cyanoliseus* Bonaparte, 1854. Entre ellas, dos especies son extinguidas (Tabla 2). La mayor parte de los materiales restantes estudiados para este trabajo, pueden ser asignados a la especie viviente *C. patagonus* (Vieillot, 1817).

Cyanoliseus patagonus conocido vulgarmente como loro barranquero (burrowing parakeet) es un loro neotropical muy peculiar, habitante de áreas abiertas arboladas o de sabana, desde el nivel del mar hasta los 2000 metros de altura en las provincias de Chubut por el centro hasta Salta, SE de Buenos Aires de la Argentina, centro de Chile y posiblemente Uruguay (Bucher y Rinaldi, 1986).

Materiales y métodos

Los materiales consultados para este estudio (véase Tabla 2) pertenecen a las colecciones de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata (MLP) y del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN) de Buenos Aires.

Los datos sobre la distribución de *Cyanoliseus patagonus* fueron tomados de Bucher y Rinaldi (1986), mientras que los valores de precipitaciones fueron extraídos del Balance Hídrico de la República

Argentina (Moyano et al., 1994), y los de temperatura corresponden a los aportados por el Sistema Nacional de Información Hídrica (2001). Los dos últimos se refieren a la media anual para el período 1965-1982. Los índices hídricos son los propuestos por Thornthwaite (1948). Los mapas empleados en este análisis contienen información georeferenciada y fueron confeccionados empleando programas específicos (Camara et al., 1996).

a) El análisis de las variables climáticas

Las primeras clasificaciones climáticas para la Argentina relacionaban parámetros climáticos con asociaciones vegetales obteniendo mapas descriptivos de las distribuciones de precipitaciones y de temperaturas (Burgos y Vidal, 1951). Posteriormente, diversos autores se han ocupado de este tema aunque sus resultados no fueron en esencia más que descripciones climáticas de regiones geográficas (Penck, 1910; De Martonne, 1926, 1941; Thornthwaite, 1930 en Burgos y Vidal, 1951).

Un avance en este sentido fue obtenido por Thornthwaite quien propone una nueva clasificación climática de la Argentina, basada en la evapotranspiración potencial, un parámetro que permite determinar el valor relativo de la precipitación (Thornthwaite, 1948). Esta ya clásica clasificación de Thornthwaite (1948) está basada en la distribución de la efectividad hídrica y térmica que son los elementos que inciden fundamentalmente en la distribución vegetal. Se calcula un índice hídrico que queda sujeto al libre juego del exceso y deficiencia de agua y cuyo valor es positivo para los climas húmedos y negativo para los áridos.

Resultados y discusión

Los índices hídricos (Fig. 2) revelan que la distribución de *Cyanoliseus patagonus* se encuentra en parte condicionada por las curvas de índices negativos: las curvas de -20 limitan su distribución septentrional y las de -40 el límite oeste. Esto estaría indicando una restricción en la distribución a climas de tipo semiáridos. En cuanto a las demás variables climáticas contempladas, el límite norte de su distribución estaría marcado por valores de precipitaciones de entre

los 100 y los 500 mm (Fig. 3) y por curvas de temperatura no mayores a los 20° C (Fig. 4). Hacia el oeste en cambio, el área de influencia de *Cyanoliseus patagonus* se extiende hacia zonas caracterizadas por un clima de tipo semiárido con precipitaciones no mayores a los 800 mm y temperaturas no menores a los 7° C.

En la zona central de la Argentina, *C. patagonus* ocupa áreas con índices de entre los -20 y -40, coincidente con temperaturas medias anuales que varían entre los 12 y los 18° C y con precipitaciones que se encuen-



Fig. 2. Mapa de la Argentina donde se indican los índices hídricos (modificado de Thornthwaite, 1948). En sombreado, la distribución actual de *Cyanoliseus patagonus*.

Fig. 2. Hydric indices map of Argentina (modified from Thornthwaite, 1948). Shaded area: distribution of *Cyanoliseus patagonus*.

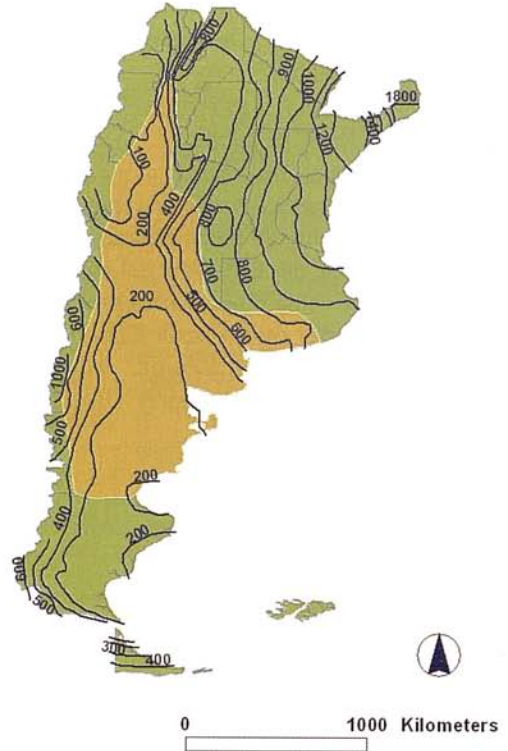


Fig. 3. Mapa de la Argentina indicando las precipitaciones medias anuales en milímetros. En sombreado, la distribución actual de *Cyanoliseus patagonus*.

Fig. 3. Map of Argentina where the annual average precipitations in millimeters are indicated. Shaded area: distribution of *Cyanoliseus patagonus*.

tran en el orden de los 200 a los 600 mm. Se extiende hacia el este, ocupando el sector sur de la provincia de Buenos Aires en donde alcanza un índice hídrico de 0 a -20 y que define un clima de tipo subhúmedo seco. Esta sección de su distribución con precipitaciones que ascienden a un poco más de 800 mm, constituye la zona más húmeda en la cual es posible encontrar a esta especie. Sin embargo, es de destacar que este sector constituye el área en la cual sus reportes han sido más escasos (Narosky y Di Giacomo, 1993).

Hacia el sur, en cambio, las restricciones impuestas a la distribución por parte de los índices hídricos no resultan claras. Por el contrario, el factor temperatura parece ser determinante puesto que *C. patagonus* no se encuentra en zonas de temperaturas menores a los 8-9° C.

El área de distribución de *Cyanoliseus* abarca varias de las provincias fitogeográficas establecidas por Cabrera (1994) para la Argentina: parte de las provincias puneña, altoandina, de la prepuna, de las yungas, del monte, chaqueña, del espinal, pampeana y patagónica, cada una de ellas de características muy disímiles entre sí. Por este motivo, resulta posible afirmar que su distribución parece no estar condicionada a ninguna de las comunidades vegetales que caracterizan estas provincias. Esto se contrapone con lo expresado por Cueto y López de Casenave (1999) quienes señalan que la distribución de la especie que habitan la Región Pampeana está directamente influenciada por la vegetación. De la misma manera, en este trabajo se descarta el análisis de las regiones ornitogeográficas establecidas para la Argentina (Nores, 1987), pues están basadas en este mismo esquema fitogeográfico de Cabrera y por tanto, son de este último dependientes.

Conclusiones

La distribución de *Cyanoliseus* se encuentra restringida básicamente por un conjunto de variables climáticas que condicionan el contexto ambiental. La zona de distribución actual está caracterizada por climas de tipo subhúmedo seco a semiáridos, precipitaciones de hasta 600 mm y excepcionalmente 800 mm y temperaturas no menores a los 8-9° C.

Los registros del Pleistoceno tardío de *Cyanoliseus patagonus* se localizan en la costa atlántica bonaerense, la cual forma parte de la Región Pampeana caracterizada por un clima de tipo subhúmedo húmedo, índices hídricos de 20 a 0, régimen pluviométrico de 800 a 900 mm y temperaturas medias anuales cercanas a los 14°C. Estas variables señalan un clima más húmedo y más cálido que aquel en el cual habita actualmente *Cyanoliseus patagonus*.

Las fluctuaciones climáticas del Cenozoico más tardío tuvieron su máxima manifestación durante el Plioceno tardío y Pleistoceno (Cione y Tonni, 1999; Cione et al., 2003; Webb y Bartlein, 1992) y estuvieron caracterizadas por una serie de alternancias de períodos cortos húmedo-secos y templado-cálidos (Webb y Bartlein 1992). La alternancia de estos episodios podría ser la causante del bajo grado de endemismos y uniformidad que caracteriza a la avifauna de la Región Pampeana. Una idea similar fue planteada para explicar la homogeneidad de las aves arbóreas de la Región Paleártica oeste (Blondel y Mourer-Chauviré, (1998).

Esto se condice con la idea de que aparentemente, durante la mayor parte del Pleistoceno tardío y Holoceno, la Región Pampeana habría tenido un clima árido y frío con cortos períodos húmedos (Tonni et al., 1999). En base a la distribución de arenas y loess, Iriondo y García (1993) sugie-

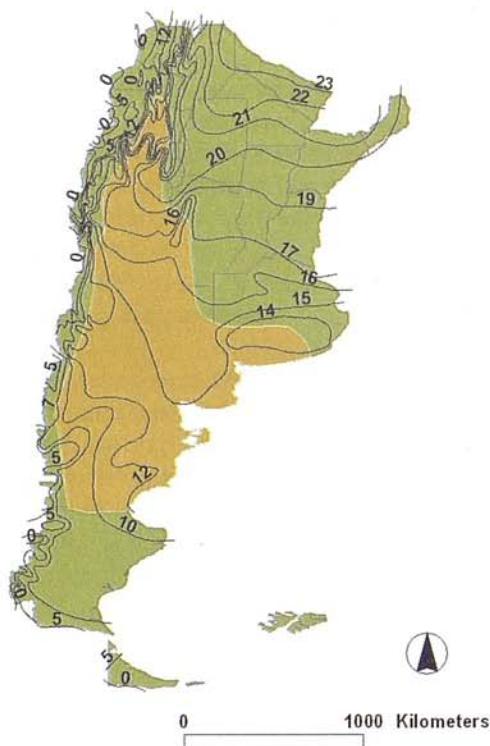


Fig. 4. Mapa de la Argentina indicando las temperaturas medias anuales. En sombreado, la distribución actual de *Cyanoliseus patagonus*.

Fig. 4. Map of Argentina where the annual average temperatures are indicated. Shaded area: distribution of *Cyanoliseus patagonus*.

ren que las condiciones climáticas imperantes actualmente en la Patagonia argentina, se habrían extendido en el Pleistoceno tardío alrededor de 750 km al noreste, abarcando el área de procedencia de los registros fósiles de *C. patagonus*. Ya hacia el final del Pleistoceno, hace 10.500 años AP, y a partir del estudio de polen fósil, Prieto (1996) verifica la presencia de bosques xerofíticos asociados con estepas psamofíticas y halofíticas (véase sin embargo Iriondo, 1997) en el sudoeste de la Región.

Durante cerca de dos millones de años, estas fluctuaciones forzaron cambios en la distribución de las especies y la conforma-

ción de conjuntos faunísticos variados. Aunque la evidencia directa es escasa, las aves -y seguramente otros vertebrados- respondieron necesariamente a los cambios climáticos y de hábitat, de variadas maneras. Puede pensarse que *C. patagonus* habría sufrido un cambio corológico (hacia el sur) causado por el establecimiento de condiciones más cálidas y quizás más húmedas ocurridas en el Posglacial (Fidalgo, 1979; Isla *et al.*, 1990). Su posterior retracción, así como la de otras especies adaptadas a condiciones de aridez (véase Tonni y Noriega, 1998), podría ser consecuencia del desarrollo de ambientes con mayor cobertura vegetal (Páez y Prieto, 1993) en la actual Región Pampeana.

Los resultados obtenidos a través de este análisis resultan importantes en cuanto a que brindan herramientas concretas y confiables acerca de las variables que puedan afectar la distribución de esta neoespecie y revalorizan a las aves como indicadores paleoambientales.

Justamente, el estudio de la distribución y de los limitantes ambientales que puedan influir en la misma y el reconocimiento de aves climático-sensitivas, resultan de singular importancia a la hora de inferir condiciones paleoambientales locales o regionales más robustas y confiables.

Agradecimientos

Agradecemos a los editores por la invitación a participar en este volumen, en especial a Guillem X. Pons. Pablo Grilli y Guillermo Soave compartieron gentilmente información sobre las especies actuales de Psittacidae. Al personal de la División de Vertebrados del Museo de La Plata por el acceso a materiales bajo su custodia. CPT a CONICET por el continuo soporte.

Referencias

- Acosta Hospitaleche, C.I., Tambussi, C.P., Ubilla, M. y Perea, D. 2002. Fossil avifauna from the Sopas Formation (Late Pleistocene), Uruguay: paleoenvironmental implications. *Primer Congreso "Osvaldo Reig" de vertebradología básica y evolutiva e Historia y Filosofía de la ciencia*, Buenos Aires, Resúmenes: 21.
- Avise, J. y Walker, D. 1998. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proc. Royal Society London B*, 265: 457-463.
- Blondel, J. y Mourer-Chauviré, C. 1998. Evolution and history of the western palaeartic avifauna. *Trends in ecology and evolution*, 13: 488-492.
- Brodkorb, P. 1971. Catalogue of fossil birds, Part IV (Columbiformes through Piciformes). *Bull. Florida St. Mus.*, 15: 163-266.
- Bucher, E. y Rinaldi, S. 1986. Distribución y situación actual del loro barranquero (*Cyanoliseus patagonus*) en la Argentina. *Vida Silvestre Neotropical*, 1: 55-61.
- Burgos, J.J. y Vidal, A.L. 1951. Los climas de la República Argentina, según la nueva clasificación de Thornthwaite. *Meteoros: Revista de Meteorología y Geofísica del Servicio Meteorológico Nacional*, 1: 3-32.
- Cabrera, A. 1994. *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. Editorial Acme, Buenos Aires. 85 pp.
- Camara, G., Souza R. C. M., Freitas U. M. y Garrido J. 1996. SPRING: Integrating remote sensing and GIS by object-oriented data modelling". <http://www.dpi.inpe.br/spring/portugues/download.html>
- Campbell, K., 1979. The non-passerinae Pleistocene avifauna of the Talara Piura sep, northwestern Perú. *Contribution Life Sciences Division, Royal Ontario Museum*, 118: 1-203.
- Cione, A. L., Tonni, E.P. y Soibelzon, L. 2003. The broken zig-zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales*, n.s., 5: 1-19.
- Cione, A. y Tonni, E.P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. In: Salemme, M., (ed). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*: 23-51. Balkema, Rotterdam, Brookfield.
- Cueto, V.R. y López de Casenave, J. 1999. Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale. *J. Biogeography*, 26: 487-492.
- Fidalgo, F. 1979. Upper Pleistocene- Recent marine deposit on the Northeastern Buenos Aires Province (Argentina). *Proc. International Symposium of Coastal Evolution in the Quaternary*, San Pablo, Brasil: 384-404.
- Hewitt, G. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 58: 247-276.
- Iriondo, M. 1997. Comment on A. Prieto's (1996) Paper "Late Quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa grassland of Argentina". *Quaternary Research*, 48: 251-252.
- Iriondo, M. y García, N. 1993. Climatic variations in the Argentine Plains during last 18.000 years. *Palaeogeography, Palaeoecology, Palaeoclimatology*, 101: 209-220.
- Isla, F., Fasano, J., Ferrero, L., Espinosa, M.A. y Schnack, E.J. 1990. Late Quaternary marine-estuarine sequences of the southeastern coast of Buenos Aires Province, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 4: 137-157.
- Klicka, J. y Zink, R. 1997. The importance of recent Ice ages in speciation. *Science* 277: 1666-1669.
- Moyano, M. C., López, I. D., Soldano, A., Almeida, G., Dente, M.V., Rey, C. y Sol, I. 1994. Balance hídrico de la República Argentina. Instituto Nacional de Ciencias y Técnicas hídrica, Secretaría de recursos naturales y ambiente humano, Presidencia de la Nación y Programa hidrológico Internacional, Oficina Regional de Ciencia y tecnología para América Latina y el Caribe.
- Myers, S. M. y Giller, P. S. 1988. *Analytical biogeography. An integrated approach to the*

- study of animal and plant distribution.* Chapman & Hall, London, England. 578 pp.
- Narosky, T. y Di Giacomo, A. D. 1993. *Las aves de la Provincia de Buenos Aires: distribución y status.* Buenos Aires. 128 pp.
- Nores, M. 1987. Zonas Ornitogeográficas. In: Vazquez Mazzini (ed). *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay:* 295-303. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Páez, M. M. y Prieto, A. 1993. Paleoenvironmental reconstruction by pollen analysis from loess sequences of the Southeast of Buenos Aires Province. *Quaternary International*, 17: 21-26.
- Prieto, A. 1996. Late quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa grassland of Argentina. *Quaternary Research*, 45: 73-88.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 35: 167-171.
- Sistema Nacional de Información Hídrica, 2001. Subsecretaría de Recursos Hídricos, Secretaría de Obras Públicas, Ministerio de Planificación Federal, Inversión Pública y Servicios. http://www.obraspublicas.gov.ar/hidricos/program_sn_info.htm
- Tambussi, C.P. y Noriega, J.I. 1996. Summary of the Avian Fossil Record from Southern South America. In. Arratia, G. (ed). *Contributions of southern South America to vertebrate Paleontology:* 245-264. München Geowissenschaftliche, Abhandlungen (A) 30.
- Tambussi, C.P., Noriega, J.I. y Tonni, E. P. 1993. Fossil birds of Buenos Aires province (Argentina): an attempt to quantitative faunal changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 3: 117-129.
- Tambussi, C.P. y Acosta Hospitaleche, C. 2001. Fossil avifauna from the Monte Hermoso Formation (Early Pliocene): paleoenvironmental implications. *Ameghiniana*, 38: 41R.
- Tambussi, C.P. y Acosta Hospitaleche, C. 2002. Reidos (Aves) cuaternarios de Argentina: inferencias paleoambientales. *Ameghiniana*, 39: 95-102.
- Tambussi, C.P., Ubilla, M., Acosta Hospitaleche, C. y Perea, D. MS. Palaeoenvironmental implication of the fósil avifauna from the Sopas formation (Late Pleistocene), Uruguay.
- Thornthwaite, C. W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *The Geographical Review*, 38 (1): 55-94.
- Tonni, E.P. 1972. *Cyanoliseus ensenadensis* (Cattoi) nov. comb. (Aves, Psittaciformes) del Pleistoceno medio de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana*, 9: 145-148.
- Tonni, E.P., Cione, A. y Figini, A. 1999. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 147: 257-281.
- Tonni, E.P. y Noriega, J. I. 1998. Los cóndores (Ciconiiformes, Vulturidae) de la región Pampeana de la Argentina durante el Cenozoico tardío: distribución, interacciones y extinciones. *Ameghiniana*, 35: 141-150.
- Tonni, E.P. y Laza, J. 1983. Aves de la fauna local Paso de Otero (Pleistoceno Tardío), de la provincia de Buenos Aires. *El Hornero*, N° extraordinario: 30-37.
- Tonni, E.P. y Fidalgo, F. 1982. Geología y Paleontología de los sedimentos del Pleistoceno en el área de Punta Hermengo (Miramar, Provincia de Buenos Aires, República Argentina): aspectos paleoclimáticos. *Ameghiniana*, 19: 79-108.
- Tonni, E.P. y Tambussi, C.P. 1986. Los Psittacidae (Aves: Psittaciformes) fósiles de la República Argentina. *III Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados.* Buenos Aires. Resúmenes, 16.
- Webb, T. y Bartlein, P.J. 1992. Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 23: 141-173.
- Wiens, J.A. 1991. Distribution: evolutionary biogeography. In: Brooke, M. and Birkhead, T. (eds). *The Cambridge Encyclopedia of Ornithology* : 156-174. Cambridge University Press, Cambridge, England.