

CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DEL ESTATUS GENÉRICO DEL CÓNDOR EXTINTO (CICONIIFORMES: VULTURIDAE) DEL CUATERNARIO CUBANO

William Suárez

Sociedad Cubana de Zoología, Avenida 37 # 4636, Repto. La Loma, Caimito, La Habana, Cuba.

Abstract. The Cuban Condor, *Antillovultur varonai* Arredondo, was described on the basis of fragments of four specimens from Cueva de Paredones, La Habana. Further study suggests that the species should be placed in the genus *Gymnogyps* Lesson, based on similarities with published illustrations. Some authors, contrarily, have continued to recognize *Antillovultur* Arredondo. All fossil materials, including additional specimens recovered in new localities and deposited in several Cuban collections, were examined. An osteological analysis revealed 25 cranial and postcranial characters that agree with those described for *Gymnogyps*. Also, the holotype showed morphologic distortions as a result of abrasion, invalidating characters postulated in the original description. *Gymnogyps varonai* has cranial and postcranial characters that separate it from *G. howardae* of Peru and from *G. keofordi* of the United States. *G. varonai* is closest to *G. californianus*, with which it seems to differ only in minor characters. I compare tarsometatarsal data of *G. varonai* and contemporary *G. californianus* from Rancho La Brea, demonstrating that the dimensions for the Cuban taxon, as originally described, were in error. I analyzed the origin of the Cuban populations of *Gymnogyps* on taxonomical, biogeographical, and chronological bases, and propose that the Cuban population of *Gymnogyps* was established during the Quaternary from populations in Florida. *Gymnogyps*, *Teratornis*, and *Ciconia*, widely distributed in North America during the Pleistocene, reached Cuba in the Quaternary, where they formed a distinct trophic group along with other carnivorous birds. The main food resources of *Gymnogyps* in Cuba were most likely sloths (*Xenarthra*) and terrestrial tortoises (*Geochelone* sp.). The extinction of mammals of the Cuban “megafauna” in the Late Pleistocene and Early Holocene, drove the condor to extinction, along with most of the carnivorous Cuban birds.

Resumen. El Cóndor extinto del Cuaternario cubano, *Antillovultur varonai* Arredondo, se describió sobre la base de cuatro especímenes fragmentados procedentes de la Cueva de Paredones, La Habana. Consideraciones ulteriores planteaban que la especie tendría mejor ubicación bajo *Gymnogyps* Lesson, sobre la base de semejanzas apreciadas en las ilustraciones y descripciones publicadas. Otros autores, contrariamente, continuaron reconociendo a *Antillovultur* Arredondo. Se examinó todo el material conocido en colecciones cubanas, incluyendo especímenes adicionales mejor preservados recobrados en nuevas localidades. La exploración osteológica permitió detectar 25 caracteres, tanto craneales como postcraneales, que se corresponden con los descritos para *Gymnogyps*. El holótipo mostró distorsiones morfológicas debidas a la abrasión que invalidan caracteres postulados en la descripción original. *G. varonai* reúne caracteres que la separan de las especies pleistocénicas *G. howardae* de Perú, y *G. keofordi*, de los Estados Unidos, ubicándola próxima a *G. californianus*, con la que parece diferir en menor grado. Se comparan datos merísticos de los tarsometatarsos de *G. varonai* y *G. californianus* (Rancho La Brea), demostrándose que el taxon cubano no llegó a tener las dimensiones propuestas originalmente. Sobre bases taxonómicas, biogeográficas y cronológicas, se analiza el origen de las poblaciones de *Gymnogyps* en Cuba; las cuales derivaron de poblaciones

de ese género establecidas en la Florida durante el Cuaternario. Los géneros *Gymnogyps*, *Teratornis* y *Ciconia*, ampliamente distribuidos en Norte América durante el Pleistoceno, llegaron a Cuba donde, junto a otras aves necrófagas, conformaron un grupo trófico definido. La fuente de alimento de estas aves en Cuba debió ser, principalmente, los perezosos (*Xenarthra*) y las tortugas terrestres del género *Geochelone*. Con la extinción de los mamíferos de la “megafauna” cubana, a finales del Pleistoceno y principios del Holoceno, se consumó la desaparición del cóndor junto a la mayor parte de las aves carnívoras de Cuba hoy extintas. Aceptado el 8 de Julio de 1999.

Palabras clave: Cóndor extinto, *Antillovultur varonai*, taxonomía, *Gymnogyps*, Norte América, colonización, Cuba, distribución, extinción.

INTRODUCCIÓN

La familia Vulturidae (= Cathartidae auct.), hoy limitada al continente americano, agrupa a los conocidos buitres del Nuevo Mundo. Existen siete especies vivientes, de las cuales, dos son cóndores (*Vultur gryphus* y *Gymnogyps californianus*). El cóndor más antiguo registrado en depósitos fosilíferos de América es *Hadrogyps aigialeus*, del Mioceno Medio de Sharktooth Hill, California, Estados Unidos (Emslie 1988b). Le sigue en cronología el género *Pliogyps* Tordoff, con dos especies: *Pliogyps charon* y *Pliogyps fisheri*, del Mioceno Superior (Clarendonian) de Love Bone Bed, Florida (Becker 1986) y Plioceno Superior (Blancan) de Rexroad, Kansas (Tordoff 1959), respectivamente. Recientemente fue descrito otro cóndor en Norte América, *Aizenogyps toomeyae*, procedente del Plioceno Superior (Blancan), Alachua County, Florida (Emslie 1998). En Sur América se conoce nominado un cóndor extinto para el Terciario, *Dryornis pampeanus*, del Plioceno Inferior-Medio (formación Monte Hermoso) de Argentina, con caracteres que lo ubican próximo al género *Vultur* (Tonni 1980).

Durante el Pleistoceno la diversidad taxonómica de estas aves fue mayor, aparentemente por un mejor registro fósil en ese período (véase Emslie 1988b); sin embargo, muchos táxones se han considerado sinónimos de otros (Fisher 1944, Olson 1978, Campbell 1979, Emslie 1988a).

En 1971 Arredondo erigió para la familia Vulturidae, el género y especie extintos *Antillovultur varonai*. Sus descripciones estuvieron basadas en una pequeña serie tipo contentiva de cuatro especímenes fragmentados, de los que designó un segmento proximal de tarsometatarso izquierdo como holótipo (Fig. 1); los restantes consistían en un húmero izquierdo incompleto, una tróclea externa de tarsometatarso izquierdo, y un fragmento de vértebra cervical, provenientes de excavaciones efectuadas en estratos pleistocénicos de la Cueva de Paredones, provincia La Habana, Cuba (Arredondo 1971).

Desde la publicación original este género monotípico fue objeto de enfoques escépticos por parte de otros paleontólogos. Olson (1978: 103–104), el primero en cuestionar la validez del mismo, expresó sus reservas señalando la gran semejanza de las descripciones con *Gymnogyps* Lesson, género que subsiste aún en Norte América. Más tarde, con igual criterio, Emslie (1988a: 222) enumeró algunos supuestos caracteres diagnósticos de *Antillovultur* que coinciden con los de *Gymnogyps*, decidiéndose a mover la especie *varonai* a ese género. Este autor arribó a conclusiones mediante la observación de las escasas fotografías republicadas (húmero incompleto y fragmento de tarsometatarso) por Arredondo (1976).

Lamentablemente, nunca realizó estudios directos en los especímenes cubanos. El precario estado de fragmentación del holótipo,



FIG. 1. Holótipo de *Antillovultur varonai* Arredondo, DPUH 1254, Cueva de Paredones, La Habana. A) Vista anterior, B) Vista posterior. Escala = 2 cm.

así como la ausencia de ilustraciones que facilitarían una mejor percepción de caracteres osteológicos adicionales en elementos bien preservados y con el potencial diagnóstico necesario, privó a este paleornitólogo de emitir criterios sólidos y decisivos, aunque sus apreciaciones justifican la reasignación genérica efectuada. Al parecer, las limitantes señaladas y la falta total de una fuente primaria de información en estos trabajos, propiciaron que otros autores mantuvieran en artículos ulteriores una actitud conservadora y continuaran citando la especie bajo el género en que fue originalmente descrita (e. g., Morgan & Ottenwalder 1993, Arredondo 1996).

En años posteriores a 1971 se colectó muy poco material osteológico de este carroñero. Los especímenes que se acumulaban eran igualmente fragmentarios, por lo que se asignaban a *Antillovultur varonai* sin acometer estudios taxonómicos adecuados que permitieran apreciar caracteres diagnósticos ciertos que avalaran el proceso de identificación. De esta forma, elementos esqueléticos de grandes aves pertenecientes a las familias Teratornithidae y Accipitridae fueron erró-

neamente atribuidos al Cóndor cubano (Suárez, observ. pers.).

De 1994 a la fecha, las evidencias óseas relacionadas con este animal han alcanzado un nivel favorable, tanto en cantidad como en calidad de preservación de los especímenes, para reajustar con certitud su posición sistemática. El presente estudio tiene como objetivo principal definir la posición genérica del Cóndor extinto cubano, mediante el análisis osteológico de todos los especímenes disponibles hasta el momento en colecciones.

LOCALIDADES FOSILÍFERAS, MATERIALES Y MÉTODOS

Se examinó todo el material referido a *Antillovultur varonai* (luego de revisar e identificar especímenes que se encontraban indeterminados), depositado en las colecciones paleontológicas siguientes: Colección del Departamento de Paleontología de la Universidad de La Habana (DPUH), Colección Paleontológica del Instituto de Ecología y Sistemática (IES), Colección Paleontológica del Museo Nacional de Historia Natural de La Habana (MNHNH), Colección del Museo Polivalente de Sagua la Grande (MPSG), Colección Oscar Arredondo (OA) y Colección William Suárez (WS).

Dicho material proviene de localidades fosilíferas ubicadas en las provincias de Pinar del Río, La Habana, Matanzas y Villa Clara. En adición, Arredondo (1984: 8, 1996: 1) reportó restos para la Cueva de Seboruco, municipio Mayarí, provincia Holguín, sobre la base de un espécimen (vértebra cervical) que fue imposible localizar para su estudio.

Las comparaciones directas se llevaron a cabo con el Cóndor andino (*Vultur gryphus*), considerando además las ilustraciones de otros géneros existentes en la bibliografía. La terminología osteológica empleada es la actualmente estandarizada de Howard (1929)

y Fisher (1944). Las medidas de los tarsometatarsos fueron tomadas con un pie de rey de 0.05 mm de precisión.

Localidades

A) Cueva de Pío Domingo, Sumidero, Municipio Minas de Matahambre, Pinar del Río; B) Cueva de Paredones, Ceiba del Agua, Municipio Caimito, La Habana; C) Cueva de Sandoval, Vereda Nueva, Municipio Caimito, La Habana; D) Cueva de Insunza, La Salud, Municipio Quivicán, La Habana; E) Sitio paleontológico San Felipe, Municipio Martí, Matanzas; y F) El Charcón, Municipio Corralillo, Villa Clara.

Especímenes examinados

Los huesos exhumados en los depósitos de las provincias de Pinar del Río y La Habana, se sedimentaron en una matriz de arcilla roja (sedimentos alóctonos), propia de los suelos ferralíticos en que se abren los espeleoaccidentes. Estos llegaron al interior de las cuevas citadas arrastrados por las aguas, principalmente en las ubicadas en la Llanura Meridional Habanera (Acevedo *et al.* 1975, Arredondo 1970, Arredondo & Varona 1974, entre otros), y presentan un color blanco crema, con grado de mineralización apreciable.

Los especímenes de la localidad El Charcón, en la provincia de Villa Clara, se preservaron en una pequeña casimba (menor de 2 m de diámetro e inundada la mayor parte del año) junto a restos de desdentados, roedores, reptiles y algunas aves (Carlos Arredondo, comm. pers.). Se exhumaron también huesos de animales domésticos actuales (*Sus scrofa*) a varios niveles arbitrarios de estratigrafía, por redepósito continuo (Manuel Iturralde-Vinent, comm. pers.). Todos ostentan un color gris plomizo, variando en porciones a blanco crema, con puntos y manchas aisladas de color rojo, negro y castaño oscuro. El grado de mineralización en estos especímenes

es mayor que el de los anteriores, aparentemente por diferencias en las edades de deposición, o por las propiedades físico-químicas de la matriz en que se fosilizaron, distinta a la de los depósitos antes mencionados. Los restos de cóndor en esta casimba pertenecieron como mínimo a tres individuos; algunos fragmentos con diferente número de catálogo parecen corresponderse con otros, y quizás, formaron parte de un mismo hueso.

Los recobrados en el sitio paleontológico San Felipe, en Matanzas, se conservaron en asfalto; presentan un color negro lustroso, con grado de mineralización similar a los de la localidad El Charcón. Las particularidades de este depósito, así como un inventario preliminar de sus componentes faunísticos, se darán a conocer por Iturralde-Vinent *et al.* (en prep.).

Cráneo. Especimen incompleto, MSPG 21, localidad F.

Mandíbulas superiores. Tres especímenes (premaxilar, WS 979, localidad C; premaxilar + maxilar, MSPG 22, localidad F; premaxilar + maxilar + maxilopalatinos, MNHNH P-588, localidad E).

Mandíbula inferior. Tercio proximal de rama mandibular derecha, MSPG 23, localidad F.

Vértabras. Tres especímenes (vértebras cervicales, OA 848, MSPG 24 y MSPG 25, localidad B la primera, localidad F las restantes).

Coracoides. Mitad proximal derecha fragmentada, MSPG 26, localidad F.

Húrculas. Dos especímenes (clavícula izquierda fragmentada y unida por la sínfisis a parte de la clavícula derecha, MSPG 27, y fragmento clavicular derecho, MSPG 28, ambos de la

localidad F).

Húmeros. Seis especímenes (izquierdo incompleto, IES P-80, localidad B; epífisis proximales fragmentadas de húmeros izquierdos, MSPG 29, MSPG 30, MSPG 31; mitad distal izquierda, MSPG 32; epífisis distal izquierda fragmentada, MSPG 33. Todos de la localidad F).

Ulna. Epífisis distal derecha, MSPG 34, localidad F.

Radios. Cinco especímenes (fragmentos proximales derechos, MSPG 36, MSPG 37, y OA 2983; localidad F los primeros, localidad B el tercero; fragmento distal izquierdo, MNHNH P-594, localidad E; y segmento distal derecho, MSPG 35, localidad F).

Fémures. Cuatro especímenes (izquierdo completo, OA 3202, localidad D; epífisis proximal izquierda, MSPG 38; epífisis proximal derecha fragmentada, MSPG 39a y 39b; epífisis distal derecha fragmentada, MSPG 40. Todos de la localidad F).

Tibiotarsos. Cinco especímenes (tercio distal derecho, OA 3929, localidad A; mitad proximal derecha fragmentada, epífisis proximal izquierda, mitad distal izquierda y tercio distal derecho fragmentados, con los números de catálogo MSPG 41, MSPG 42, MSPG 43 y MSPG 44. Todos procedentes de la localidad F).

Tarsometatarso. Cinco especímenes (izquierdo sin trócleas ni hipotarso, WS 125; fragmento proximal izquierdo, DPUH 1254; tróclea externa de tarsometatarso izquierdo, OA 847. Todos de la localidad B. Mitad distal derecha, WS 978, localidad C; tercio distal y tercio proximal de tarsometatarso derecho, ambos fragmentados con el número MSPG 45e, localidad F).

TAXONOMÍA

Arredondo (1971) definió a *Antillovultur varonai* como un vultúrido de talla similar al actual *Vultur gryphus*, con surco metatarsal anterior estrecho y profundo, cuyo borde interno es más grueso que el externo, cuatro forámenes proximales, tubérculo interno de la inserción del músculo tibial anterior (*tibialis anticus*) expandido, húmero poco ensanchado en la porción distal, depresión braquial reducida, y algunos otros caracteres de menor relevancia al ser comparado con los géneros *Vultur* y *Cathartes* (véase además Arredondo 1976).

La aparición de elementos craneales (de gran importancia por su potencial taxonómico) y postcraneales, desconocidos hasta el momento, así como el hallazgo de un topótipo homólogo al elemento esquelético (tarsometatarso) utilizado como holótipo, permiten enumerar caracteres que se corresponden con los descritos para *Gymnogyps* Lesson (Miller 1910, Miller & Howard 1938, Fisher 1944, Howard 1974, Campbell 1979, Emslie 1988a), en distinción con otros cóndores del Cuaternario (*Vultur*, *Breagyps*, *Geronogyps*). Estos caracteres ubican en ese género a la especie cubana, en concordancia con los criterios emitidos por Olson (1978) y Emslie (1988a).

Para los caracteres diagnósticos que separan a *Sarcoramphus*, *Pliogyps*, *Hadrogyps* y *Aizzenogyps*, de *Gymnogyps*, véase Fisher (1944, 1946), Tordoff (1959), Becker (1986), Emslie (1988a,b,1998). Para las relaciones taxonómicas de *Dryornis* véase Tonni (1980). No es necesario reiterar aquí las diferencias cualitativas que segregan a la familia Teratornithidae de Vulturidae, ya que el tema ha sido tratado extensamente por varios autores (Miller 1909, 1925; Campbell & Tonni 1980). Fisher (1945) también señaló algunas diferencias osteológicas del aparato locomotor entre los géneros *Teratornis* y *Gymnogyps*. Algunas de ellas discu-

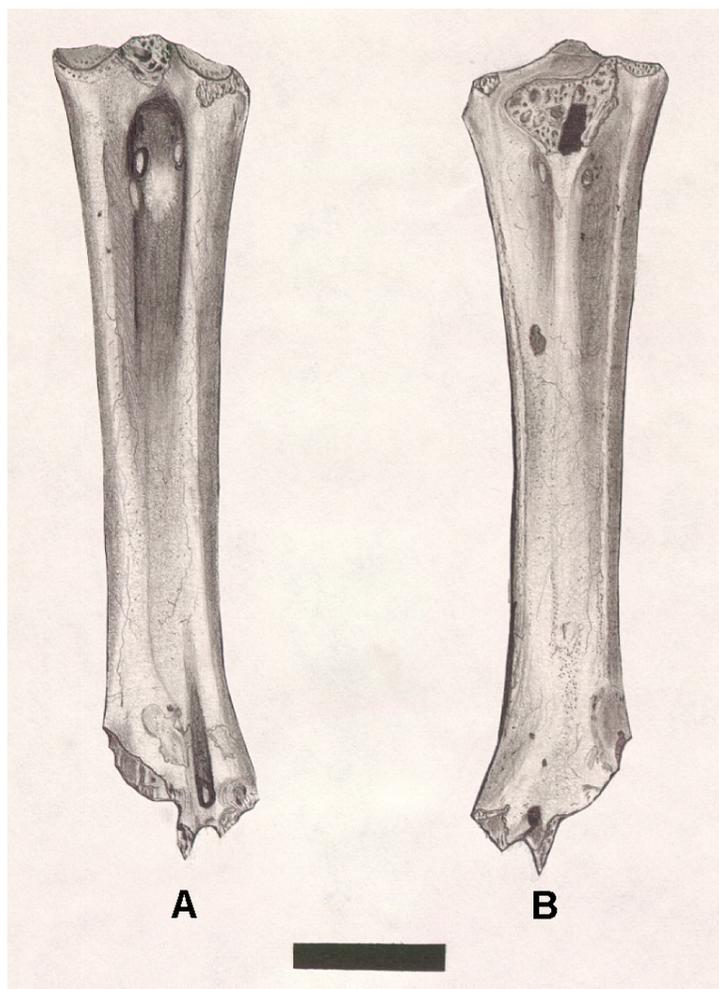


FIG. 2. Tarsometatarso izquierdo incompleto, WS 125, de *Gymnogyps varonai*, Cueva de Paredones, La Habana. A) Vista anterior, B) Vista posterior. Escala = 2 cm.

tidas posteriormente por Campbell & Tonni (1983).

Exploración en el holótipo

Al examinar el holótipo de *Antillovultur varonai* (DPUH 1254) se detectó desgaste por abrasión del tejido óseo compacto, sumado a cierto grado de inmadurez osteológica que matiza al hueso con un aspecto esponjoso. La erosión de los bordes interno y externo del

surco metatarsal anterior, ha deformado la configuración anatómica del espécimen, implicando distorsión de sus caracteres reales.

En el espécimen WS 125 (Fig. 2) no se evidencia mayor grosor del borde interno de dicho surco con relación al borde externo, pues tienen un ancho similar. La gran expansión del tubérculo interno para la inserción del músculo tibial anterior (*tibialis anticus*), con dilatación del borde interno bajo ese

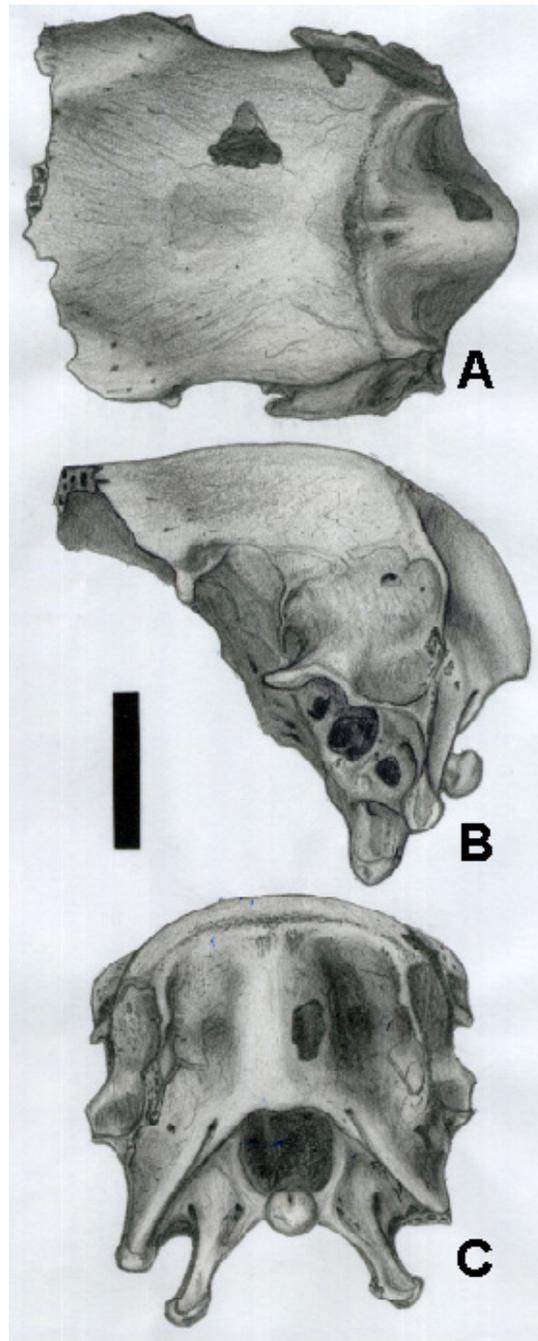


FIG. 3. Cráneo incompleto, MPSG 21, de *Gymnogyps varonai*, El Charcón, Villa Clara. A) Vista superior. B) Vista lateral, C) Vista posterior. Escala = 2 cm.

punto, tampoco es un carácter válido. Esta parece ser una variación individual, ya que no se aprecia en ninguno de los tarsometatarsos examinados, donde el tubérculo se mantiene menos desarrollado con implantación y forma ordinaria, aunque variable en sus dimensiones. La profundidad y estrechez del surco metatarsal anterior, con cuatro forámenes en su región proximal, coinciden también con *Gymnogyps* (Miller 1910, Campbell 1979, Emslie 1988a). Todos estos supuestos caracteres genéricos fueron dados en la diagnosis de *Antillovultur* por Arredondo (1971: 310).

Exploración en elementos craneales y postcraneales

Al explorar los elementos craneales (Figs 3 y 4) y postcraneales conocidos, se registran en sentido cefalocaudal los siguientes caracteres que coinciden con *Gymnogyps*: (1) Cráneo con constricción marcada en la región postorbital, (2) fosa sobre el proceso postorbital ligeramente profunda, (3) procesos occipitales ligeramente mayores que los opistóticos (por la gran longitud de estos últimos), (4) borde supraorbital convexo, (5) mandíbula superior corta, robusta, con barra nasal ancha (casi dos veces más ancha rostralmente que en *Vultur* y *Breagyps*) cercana a la posición horizontal, (6) premaxilar no abombado a nivel de los nares externos, (7) círculo óseo nasal formado por el septo medio, (8) húmero con depresión infracapital profunda y neumática (menos profunda y neumática en *Vultur* y *Breagyps*), (9) prominencia ectepicondilar corta y redondeada, (10) depresión sobre el lado entepicondilar del cóndilo interno, (11) asimiento del ligamento articular anterior cercano al cóndilo interno, con reborde que separa el forámen en este espacio de la depresión braquial [algunos de estos caracteres humerales también fueron apreciados por Emslie (1988a) en las ilustraciones, y aparecen implícitos en la descripción original de *Antillovultur*], (12) ulna

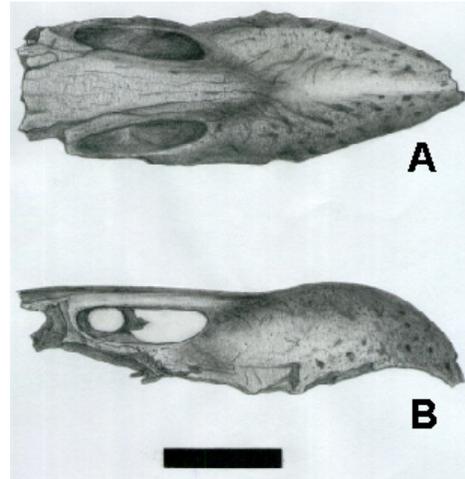


FIG. 4. Mandíbula superior, MNHNH P-588, de *Gymnogyps varonai*, Sitio Paleontológico San Felipe, Matanzas. A) Vista superior, B) Vista lateral. Escala = 2 cm.

con gran extensión próximo-distal del cóndilo externo, (13) tuberosidad bicipital del radio con implantación alta, (14) tuberosidad capital del radio poco prominente, (15) extremo distal del radio gradualmente ensanchado (más gradual aún que en *Vultur*), con depresión ulnar superficialmente indicada, (16) fémur (los caracteres femorales son algo variables en los géneros de Vulturidae, por ello tienen poco valor diagnóstico. Sin embargo, existen diferencias detectadas por Howard (1974: 11) que parecen distinguir a *Gymnogyps* de *Vultur* y *Breagyps*. Enumero los que existen en el fémur OA 3202) con ensanchamiento proximal columnar, (17) diáfisis femoral curvada (similar en *Breagyps*), (18) surco rotuliano emplazado diagonalmente, (19) cóndilo interno encorvado medialmente, (20) cresta cnemial externa del tibiotarso corta y poco comprimida en el margen, la interna poco deprimida cerca del borde proximal, (21) cóndilo externo del tibiotarso más vertical que en *Vultur*, *Breagyps* y *Geronogyps*, ahusado proximalmente, (22) asimiento ligamental sobre el

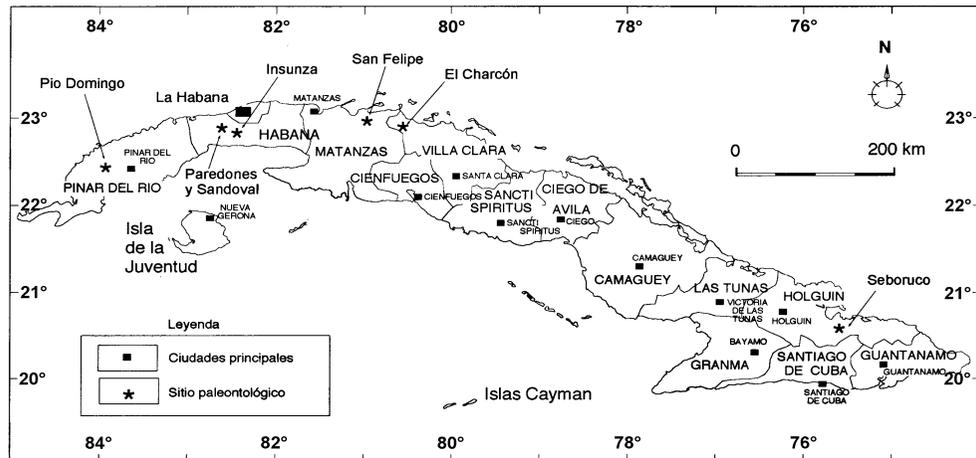


FIG. 5. Distribución de los sitios paleontológicos cubanos donde aparecen restos de *Gymnogyps varonai* (Arredondo 1971). Se cita la Cueva de Seboruco con reservas, ya que el espécimen reportado para este depósito no se examinó.

cóndilo externo del tibiotarso, reducido, (23) tarsometatarso con protusión posterior de la cótila externa bien desarrollada, (24) cuatro forámenes proximales (citado por Emslie, 1988a), (25) cara posterior del tarsometatarso cóncava.

Caracteres de peso diagnóstico a nivel genérico como los presentes en el cuadrado y carpometacarpo (Howard 1974, Emslie 1988a), no se constatan por inexistencia, hasta el momento, de esos huesos en colecciones cubanas. Se aprecian otros caracteres en el tarsometatarso, como por ejemplo los relacionados por Campbell (1979: 58), que no creo necesario enumerar aquí por tener menor relevancia que los mencionados. Lo expuesto exige la definitiva nominación binomial: *Gymnogyps varonai* (Arredondo 1971).

Comentarios sobre el estatus específico

Resulta oportuno hacer algunas observaciones y comentarios sobre el estatus específico, aunque con carácter preliminar, pues el tema será abordado con el rigor y profundidad

necesarios en un trabajo futuro.

Con relación a las demás especies de *Gymnogyps*, los especímenes cubanos tienen gran proximidad con *G. californianus*, al punto de ser segregables de *G. howardae* y *G. kofordi*, por la mayoría de los caracteres que separan a la especie viviente norteamericana de esas dos paleoespecies (véase Campbell 1979, Emslie 1988a). El cráneo MSPG 21 presenta un emplazamiento bastante rostral de la cresta nugal, la fosa sobre el proceso postorbital es ligeramente profunda, y los procesos occipitales son anchos y robustos; caracteres que al parecer coinciden con los descritos originalmente por Fisher (1944) para distinguir a *G. amplus* de *G. californianus*. Otros autores han estimado que esos caracteres descienden al nivel subespecífico (Howard 1947, Wetmore 1959, Brodkorb 1964, Jollie 1976–1977, Rea & Hargrave 1984, Emslie 1988a). Emslie (1988a) devaluó definitivamente a *amplus* como subespecie pleistocénica del actual *G. californianus*, separable por el mayor tamaño de todos sus elementost esqueléticos (véase Miller 1911, Fisher 1947). Estos carac-

TABLA 1. Medidas (mm) en tarsometatarsos de *Gymnogyps varonai* comparadas con las de especímenes fósiles de *Gymnogyps californianus* (Rancho La Brea, según Emslie 1988a).

Carácter	<i>G. varonai</i>				<i>G. californianus</i>
	WS 125	WS 978	MPSG 45e	OA 847	(n = 32)
Longitud total	123 ^a	126 ^a	127 ^a	—	116.0–133.5
Ancho proximal	25.7 ^b	—	—	—	25.3–30.5
Profundidad proximal	—	—	22.4	—	19.6–23.6
Ancho mínimo de la diáfisis	15.0	14.7	—	—	13.0–15.0
Profundidad mínima de la diáfisis	8.8	8.8	7.1 ^b	—	7.1–9.3
Ancho distal	—	32.2 ^b	—	—	29.4–34.9
Ancho de la tróclea interna	—	9.6 ^b	—	—	7.9–10.4
Profundidad de la tróclea interna	—	13.1 ^b	—	—	12.8–15.8
Ancho de la tróclea media	—	11.4 ^b	—	—	11.3–13.4
Profundidad de la tróclea media	—	16.6	—	—	15.5–17.9
Ancho de la tróclea externa	—	7.6	8.2	8.0	6.7–8.3
Profundidad de la tróclea externa	—	14.9 ^b	16.3 ^b	15.9	14.0–17.2

^aCalculado.^bAbrasión.

teres se constatan en la especie *G. keofordi*, donde algunos son más acentuados que en la forma *G. c. amplius* (Emslie 1988a), incluyendo la presencia de cuello definido en el cóndilo occipital, que está también presente en el taxon cubano.

Los tarsometatarsos de *G. varonai* son prácticamente inseparables de las detalladas descripciones hechas por Miller (1910: 7–11) para los especímenes fósiles de *G. californianus* de Rancho La Brea, y ostentan en realidad menor longitud total que la estimada en la descripción original (Arredondo 1971). El topótipo WS 125, siendo el tarsometatarso más completo que conocemos, no sobrepasa los 123 mm. Apreciaciones de las longitudes máximas en todos los tarsometatarsos a mano, revelan que están sumergidos dentro del rango de medidas registradas para los especímenes fósiles de *G. californianus*, no

alcanzando ninguno más de 127 mm (Tabla 1).

Sin embargo, existen caracteres que parecen distinguir al taxon cubano, como por ejemplo la menor expansión de la depresión braquial, que es por ahora el único válido de los caracteres descritos por Arredondo. En el espécimen útil para valorar este carácter, la depresión braquial se mantiene con igual dimensión que en el húmero IES P-80.

Considerando lo expuesto, *G. varonai* quizás pudiera ser conespecífico con *G. californianus*, y solo una subespecie pleistocénica cubana, como también comentó Emslie (1988a: 222). Por el momento mantengo el estatus específico hasta efectuar las comparaciones directas necesarias y discernir adecuadamente las cuestiones a ese nivel taxonómico.

DISCUSIÓN

Hasta el presente no existe fechado radiocarbónico para ninguno de los sitios donde aparece *Gymnogyps varonai*. Algunos autores han presumido una edad Pleistoceno Superior para varios de estos depósitos fosilíferos, sobre la base de parámetros físicos muy variables, tales como cambios en la coloración y grado de mineralización de los restos hallados (Arredondo 1971, Acevedo *et al.* 1975, Arredondo 1975, 1976, 1984, entre otros). Estos parámetros no deben omarse como indicadores directos de cronología, pues los especímenes que en ocasiones parecen ser muy antiguos, y en otras muy recientes, deben su estado a las características particulares del depósito en que se preservaron. Por lo tanto, estos huesos pudieran tener dentro del Cuaternario edades tan antiguas como Pleistoceno Inferior y tan recientes como Holoceno Temprano. Las dificultades para separar el límite entre las faunas de vertebrados del Pleistoceno y Holoceno Temprano en algunas de estas localidades han sido reflejadas ya con anterioridad por otros autores (Morgan & Ottenwalder 1993).

A juzgar por el material examinado, este cóndor estuvo bien establecido dentro del territorio cubano durante el segmento cronológico en que ocurrió la deposición en las localidades donde se ha hallado (Fig. 5). Este es el vulturido extinto más común en depósitos fosilíferos del Cuaternario de Cuba.

Es indiscutible una ancestría norteamericana en *G. varonai*, con origen eminente a partir de las poblaciones de ese género establecidas en la Florida. Allí existen restos referidos a *Gymnogyps* en estratos que datan de finales del Terciario, Plioceno Superior (Blancan) (Emslie 1992, 1998). Aunque por el poco valor diagnóstico de los especímenes asignados, cabe la posibilidad de que pertenezcan a *Aizzenogyps* (Emslie 1998: 33). En esa península norteamericana se registran casi

sincrónicas, Pleistoceno Inferior y Pleistoceno Superior, las especies *G. keofordi* y *G. californianus* (Emslie 1988a, 1998), respectivamente. Estas poblaciones son las más próximas geográfica, cronológica y taxonómicamente al ave cubana. La vía más factible de colonización parece haber sido a través del estrecho de la Florida. Por la historia faunística de las Bahamas (Olson & Pregill 1982) es poco probable que se asentaran allí poblaciones de *Gymnogyps* a partir de las cuales se originara la progresión hacia Cuba, debido a la escasez de grandes mamíferos terrestres en esas islas (Varona 1974) para brindar el alimento necesario a estos carroñeros. Tampoco existen, hasta el momento, registros de cóndores en los depósitos fosilíferos de las Bahamas (Olson & Hilgartner 1982, Olson *et al.* 1990).

Señalar un punto cronológico dentro del Cuaternario, y más preciso aun dentro del Pleistoceno, como fecha probable de arribo a Cuba del género *Gymnogyps* es, por ahora, pura especulación. Hasta no resolver las cuestiones taxonómicas a nivel específico, no se podrá emitir con claridad criterio alguno.

Desde que Howard (1942) transfirió los especímenes de Ciego Montero, referidos erróneamente por Wetmore (1928) a *Jabiru mycteria*, a la extinta *Ciconia maltha* (que también debió arribar a Cuba a partir de poblaciones floridananas), se presumía la posibilidad de que restos de los géneros *Gymnogyps* y *Teratornis* se exhumasen en esta Isla durante el Cuaternario. Recientemente se registró el género *Teratornis* en Cuba (Suárez & Arredondo 1997). Algunos de los especímenes se encontraron en asociación con restos de *Gymnogyps* (Suárez, observ. pers.). Esta "triada" de aves presentó una amplia distribución en Norteamérica (Brodkorb 1963, 1964) y estuvo ligada a un mismo nicho ecológico, utilizando como nutrimento mayoritario las carroñas de grandes mamíferos (Steadman & Martin 1984). Campbell & Tonni (1981)

enfocaron de otro modo el rol ecológico de los teratornos, ya que los consideran raptores activos de pequeños vertebrados, y como carroñeros solo en determinadas ocasiones.

Algunas de las aves extintas reportadas en Cuba para el Cuaternario (Arredondo 1984, Suárez & Arredondo 1997), como *Ciconia malta*, *Teratornis* sp., *Sarcoramphus?* sp., *Cathartes?* sp. [Los escasos especímenes reportados en Cuba como *C. aura* (Arredondo 1984: 9) tienen un origen neontológico. Los verdaderamente antiguos, referibles al Pleistoceno-Holoceno Temprano, deben citarse por el momento como *Cathartes ?* sp., ya que no se corresponden, hasta donde he podido examinar, con *C. aura*.], *Gymnogyps varonai*, *Caracara creightoni*, y *Milvago* sp., conformaron un gremio bien definido, con nítida segregación ecológica en el subnicho trófico. Quizás los grandes raptores cubanos (Accipitridae) también fueron comensales eventuales de carroñas frescas en determinadas situaciones, similar a lo ocurrido en el continente norteamericano con algunas especies de esta familia (Steadman & Martin 1984).

En Cuba los perezosos (principalmente *Megalocnus*, *Mesoecnus* y *Acratoecnus*) junto a las gigantescas tortugas terrestres del género *Geochelone* debieron suministrar, con sus abundantes carroñas, la mayor parte del alimento necesario para garantizar la vida a aves gregarias como *G. varonai*. Con la gran extinción sufrida por la clase Mammalia en las Antillas, donde desaparecieron los órdenes Xenarthra y Primates (Rodentia sufrió una reducción considerable de sus exponentes) a finales del Pleistoceno y principios del Holoceno, estas aves también sucumbieron, junto a las demás especialistas tróficas aladas que vivieron en Cuba durante el Cuaternario, tanto diurnas como nocturnas (e. g., *Titanohierax borraisi*, *Ornimegalonyx oteroi*, *Tyto noeli*, etc.), dependientes en gran medida de esos mamíferos (Arredondo 1975).

Es interesante aclarar, que la gran talla de

este cóndor no fue el resultado de un proceso evolutivo bajo supuestas condiciones insulares sin depredadores pilosos competidores, como se ha supuesto históricamente (Arredondo 1976), y que en realidad aconteció con otros táxones cubanos. Las dimensiones corporales del género son, obviamente, el resultado de un largo proceso filogenético continental (Emslie 1988b), bajo condiciones ecológicas bien distantes a las de Cuba, y donde contrariamente, vivían mamíferos carnívoros.

Sin dudas, la capacidad colonizadora de *Gymnogyps* fue extraordinaria, ya que llegó a tener una distribución muy amplia en Norte América durante el Pleistoceno (Lundelius *et al.* 1983, Emslie 1987, Steadman & Miller 1987, Emslie 1988a, 1998), ocupando zonas dentro de ese territorio con hábitats prácticamente boreales. También colonizó Sur América (Campbell 1979), y fuera del continente vivió en las condiciones insulares de Cuba. Este gran potencial de dispersión, plasticidad y poder adaptativo, le confirió, en antagonía con otros cóndores norteamericanos, ventajas evolutivas que le permitieron mantener la vida hasta tiempos holocénicos. Es el único cóndor que logró subsistir en el hemisferio boreal a las conocidas vicisitudes del Pleistoceno, expectante ante la gran extinción acaecida a finales de ese período geológico, donde sufrió una drástica reducción de su rango distribucional (Emslie 1987, 1990).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Oscar Arredondo, al grupo espeleoarqueológico "Delta" de la Sociedad Espeleológica de Cuba, y a los colegas del Museo Polivalente de Sagua la Grande, el proporcionarme el material depositado en sus colecciones. También al personal encargado de las colecciones paleontológicas de la Universidad de La Habana, el Museo Nacional de Historia Natural de La Habana y el Instituto

de Ecología y Sistemática, por la asistencia brindada durante la revisión de sus colecciones. A Carlos Arredondo, por facilitarme amablemente los especímenes del taxon bajo su tutela. A Orlando H. Garrido, Arturo Kirkconnell y a James W. Wiley, por la cooperación brindada, aportando esfuerzos sin los cuales nuestra labor sería imposible. Las siguientes personas intervinieron en la revisión crítica de las primeras versiones del manuscrito: Gilberto Silva Taboada y Manuel Iturrealde-Vinent (Museo Nacional de Historia Natural de La Habana), Steven D. Emslie (University of North Carolina, Wilmington), Kenneth E. Campbell, Jr. (Natural History Museum of Los Angeles County, California). Agradezco también a Manuel Iturrealde-Vinent, la confección del mapa ilustrado en este trabajo, y a Steven D. Emslie el aporte bibliográfico. Jesús Martínez, presidente del grupo espeleoarqueológico "Cayaguasal," de la Sociedad Espeleológica de Cuba, colaboró en los trabajos de campo.

REFERENCIAS

- Acedo, G. M., O. Arredondo, & N. González. 1975. La Cueva del Túnel. Editorial Pueblo y Educación. La Habana.
- Arredondo, O. 1970. Nueva especie de ave pleistocénica del orden Accipitriformes (Accipitridae) y nuevo género para las Antillas. *Cienc. Biol. Univ. La Habana* 8: 1–19.
- Arredondo, O. 1971. Nuevo género y especie de ave fósil (Accipitriformes: Vulturidae) del Pleistoceno de Cuba. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 31(90): 309–323.
- Arredondo, O. 1975. Distribución geográfica y descripción de algunos huesos de *Ornimegalonyx oteroi* Arredondo, 1958 (Strigiformes: Strigidae) del Pleistoceno Superior de Cuba. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 35 (101): 133–190.
- Arredondo, O. 1976. The great predatory birds of the Pleistocene of Cuba. *Smithson. Contrib. Paleobiol.* 27: 169–188.
- Arredondo, O. 1984. Sinopsis de las aves halladas en depósitos fosilíferos pleisto-holocénicos de Cuba. *Rep. Invest. Zool.* 17: 1–35.
- Arredondo, O. 1996. Lista de las especies extinguidas de vertebrados halladas en las provincias orientales de Cuba. *Garciana* 24–25: 1–2.
- Arredondo, O., & L. S. Varona. 1974. Nuevos género y especie de mamífero (Carnivora : Canidae) del Cuaternario de Cuba. *Poeyana* 131: 1–12.
- Becker, J. J. 1986. A new vulture (Vulturidae: *Pliogyps*) from the late Miocene of Florida. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 99: 502–508.
- Brodkorb, P. 1963. Catalogue of fossil birds: Part 1 (Archaeopterygiformes through Ardeiformes). *Bull. Fla. State Mus. Biol. Sci.* 7: 179–293.
- Brodkorb, P. 1964. Catalogue of fossil birds: Part 2 (Anseriformes through Galliformes). *Bull. Fla. State Mus. Biol. Sci.* 8: 195–335.
- Campbell, K. E., Jr. 1979. The non-passerine Pleistocene avifauna of the Talara Tar Seeps, northwestern Peru. *R. Ont. Mus. Life Sci. Contrib.* 118: 1–203.
- Campbell, K. E., Jr., & E. P. Tonni. 1980. A new genus of Teratorn from the Huayquerian of Argentina (Aves: Teratornithidae). *Nat. Hist. Mus. Los Ang. Cty. Contrib. Sci.* 330: 59–68.
- Campbell, K. E., Jr., & E. P. Tonni. 1981. Preliminary observations on the paleobiology and evolution of teratorns (Aves: Teratornithidae). *J. Vertebr. Paleontol.* 1: 265–272.
- Campbell, K. E., Jr., & E. P. Tonni. 1983. Size and locomotion in teratorns (Aves: Teratornithidae). *Auk* 100: 390–403.
- Emslie, S. D. 1987. Age and diet of fossil California Condor in Grand Canyon, Arizona. *Science* 237: 768–770.
- Emslie, S. D. 1988a. The fossil history and phylogenetic relationships of condors (Ciconiiformes: Vulturidae) in the New World. *J. Vertebr. Paleontol.* 8: 212–228.
- Emslie, S. D. 1988b. An early condor-like vulture from North America. *Auk* 105: 529–535.
- Emslie, S. D. 1990. Additional ¹⁴C dates on fossil California Condor. *Natl. Geogr. Res.* 6: 134–135.
- Emslie, S. D. 1992. Two new late Blancan avifaunas from Florida and the extinction of wetland birds in the Plio-Pleistocene. *Nat. Hist.*

- Mus. Los Ang. Cty. Sci. Ser. 36: 249–269.
- Emslie, S. D. 1998. Avian community, climate, and sea-level changes in the Plio-Pleistocene of the Florida peninsula. *Ornithol. Monogr.* 50: 1–150.
- Fisher, H. I. 1944. The skulls of Cathartid vultures. *Condor* 46: 272–296.
- Fisher, H. I. 1945. Locomotion in the fossil vulture *Teratornis*. *Am. Midl. Nat.* 33: 725–742.
- Fisher, H. I. 1946. Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World Vultures. *Am. Midl. Nat.* 35: 545–727.
- Fisher, H. I. 1947. The skeletons of recent and fossil *Gymnogyps*. *Pac. Sci.* 1: 227–236.
- Howard, H. 1929. The avifauna of Emeryville shellmound. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 32: 301–394.
- Howard, H. 1942. A review of the American fossil storks. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 530: 187–203.
- Howard, H. 1947. An ancestral golden eagle raises a question in taxonomy. *Auk* 64: 287–291.
- Howard, H. 1974. Postcranial elements of the extinct condor *Breagyps clarki* (Miller). *Nat. Hist. Mus. Los Ang. Cty. Contrib. Sci.* 256: 1–24.
- Jollie, M. 1976–1977. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes. *Evol. Theory* 1: 285–298; 2: 115–300; 3: 1–142.
- Lundelius, E. L., Jr., R. W. Graham, E. Anderson, J. E. Guilday, J. A. Holman, D. W. Steadman, & S. D. Webb. 1983. Terrestrial vertebrate faunas. Pp. 311–353 in Porter, S.C. (ed.). *Late-Quaternary environments of the United States*, Vol. 1. Univ. of Minnesota Press, Minneapolis.
- Miller, L. H. 1909. *Teratornis*, a new avian genus from Rancho La Brea. *Univ. Calif. Publ. Bull. Depart. Geol.* 5: 305–317.
- Miller, L. H. 1910. The condor-like vultures of Rancho La Brea. *Univ. Calif. Publ. Bull. Depart. Geol.* 6: 1–19.
- Miller, L. H. 1911. Avifauna of the Pleistocene cave deposits of California. *Univ. Calif. Publ. Bull. Depart. Geol.* 6: 385–400.
- Miller, L. H. 1925. The birds of Rancho La Brea. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 349: 63–106.
- Miller, L. H., & H. Howard. 1938. The status of the extinct condor-like birds of the Rancho La Brea Pleistocene. *Univ. Calif. Los Ang. Publ., Biol. Sci.* 1: 169–76.
- Morgan, G. S., & J. A. Ottenwalder. 1993. A new extinct species of *Solenodon* (Mammalia: Insectivora: Solenodontidae) from the Late Quaternary of Cuba. *Ann. Carnegie Mus.* 62: 151–164.
- Olson, S. L. 1978. A paleontological perspective of west indian birds and mammals. *Spec. Publ. Acad. Nat. Sci. Phila.* 13: 99–117.
- Olson, S. L., & W. B. Hilgartner. 1982. Fossil and subfossil birds from the Bahamas. *Smithson. Contrib. Paleobiol.* 48: 22–56.
- Olson, S. L., & G. K. Pregill. 1982. Introduction to the paleontology of Bahaman vertebrates. *Smithson. Contrib. Paleobiol.* 48: 1–7.
- Olson, S. L., G. K. Pregill, & B. W. Hilgartner. 1990. Studies on fossil and extant vertebrates from San Salvador (Watling's) Island, Bahamas. *Smithson. Contrib. Zool.* 508: 1–15.
- Rea, A. M., & L. L. Hargrave. 1984. The bird bones from Stanton's Cave. Pp. 77–91 in Euler, R. C. (ed.). *The archaeology, geology, and paleobiology of Stanton's Cave*. Grand Canyon Natural History Association Monograph No. 6, Classic Printers, Prescott, Arizona.
- Steadman, D. W., & P. S. Martin. 1984. Extinction of birds in the late Pleistocene of North America. Pp. 466–477 in Martin, P.S., & R. G. Klein. (eds.). *Quaternary extinctions*. Univ. of Arizona Press, Tucson.
- Steadman, D. W., & N. G. Miller. 1987. California Condor associated with spruce – jack pine woodland in the Late Pleistocene of New York. *Quat. Res.* 28: 415–426.
- Suárez, W., & O. Arredondo. 1997. Nuevas adiciones a la paleornitología cubana. *Pitirre* 10: 100–102.
- Tonni, E. P. 1980. The present state of knowledge of the Cenozoic birds of Argentina. *Nat. Hist. Mus. Los Ang. Cty. Contrib. Sci.* 330: 105–114.
- Tordoff, H. B. 1959. A condor from the upper Pliocene of Kansas. *Condor* 61: 338–343.
- Varona, S. L. 1974. Catálogo de los mamíferos vivientes y extinguidos de las Antillas. *Academia de Ciencias, La Habana*.
- Wetmore, A. 1928. Bones of birds from the Ciego Montero deposits of Cuba. *Am. Mus. Novit.* 301: 1–5.
- Wetmore, A. 1959. Birds of the Pleistocene in North America. *Smithson. Misc. Collect.* 138: 1–24.