

EL NEÓGENO DE LA MESOPOTAMIA ARGENTINA



Diego Brandoni
Jorge I. Noriega
e d i t o r e s



Asociación Paleontológica Argentina
Publicación Especial 14



El Neógeno de la Mesopotamia argentina

Diego Brandoni y Jorge I. Noriega, Editores (2013)

Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14

Asociación Paleontológica Argentina

Comisión Directiva (2012-2013)

Presidente: Dr. Emilio Vaccari

Vicepresidente: Dr. Francisco J. Prevosti

Secretario: Dr. Javier N. Gelfo

Prosecretaria: Dra. Carolina Acosta Hospitaleche

Tesorero: Dr. Leandro Martínez

Protesorero: Dra. Verónica Krapovickas

Vocales titulares:

Dra. Andrea Arcucci

Dra. Raquel Guerstein

Dra. Ana Carignano

Vocales suplentes:

Dra. María Teresa Dozo

Dra. Lucía Balarino

Dr. Oscar Gallego

Órgano de Fiscalización

Titulares:

Lic. Mariano Bond

Dra. Julia Brenda Desojo

Dr. Darío Lazo

Suplente:

Dra. Cecilia Deschamps

ISSN 0328-347X

A.P.A. Asociación Paleontológica Argentina
Maipú 645 1° piso (C1006ACG)
Ciudad autónoma de Buenos Aires, República Argentina.
Teléfono y fax: 54-(0)11-4326-7463
E-mail: secretaria@apaleontologica.org.ar
<http://www.apaleontologica.org.ar>

COPYRIGHT STATEMENT. Where necessary, permission is granted by the copyright owner for libraries and others registered with the Copyright Clearance Center (CCC) to photocopy an article herein for US\$ 0.50 per page. Payments should be sent directly to the CCC P.O. 222 Rosewood Drive, Danvers, Massachusetts 01923 USA. Copying done for other than personal or internal references use without permission of Asociación Paleontológica Argentina is prohibited. Requests for special permission should be addressed to Maipú 645, 1er piso, 1006 Buenos Aires, Argentina. 0328-347X/07\$00.00+.50

ÍNDICE



LEANDRO M. PÉREZ Nuevo aporte al conocimiento de la edad de la Formación Paraná, Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina.....	7
ERNESTO BRUNETTO, JORGE I. NORIEGA y DIEGO BRANDONI Sedimentología, estratigrafía y edad de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, Argentina.....	13
MARIANA BREA, ALEJANDRO F. ZUCOL y MARÍA JIMENA FRANCO Paleoflora de la Formación Paraná (Mioceno Tardío), Cuenca Chaco-Paranaense, Argentina	28
MARÍA JIMENA FRANCO, MARIANA BREA, OSCAR ORFEO y ALEJANDRO F. ZUCOL La paleoflora de la Formación Ituzaingó, Argentina	41
LEANDRO M. PÉREZ, MIGUEL GRIFFIN y MIGUEL MANCENÍDO Los macroinvertebrados de la Formación Paraná: historia y diversidad de la fauna bentónica del Mioceno marino de Entre Ríos, Argentina	56
ALBERTO L. CIONE, DANIEL A. CABRERA, MARÍA DE LAS MERCEDES AZPELICUETA, JORGE R. CASCIOTTA y MARÍA JULIA BARLA Peces del Mioceno marino y continental en Entre Ríos, Oriente central de Argentina.....	71
PAULA BONA, DOUGLAS RIFF y ZULMA GASPARINI Los Alligatoridae del Mioceno Tardío de Argentina: el registro más austral de cocodrilos neógenos en América del Sur	84
JUAN M. DIEDERLE y JORGE I. NORIEGA Las aves del Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina.....	97
FRANCISCO J. GOIN, JORGE I. NORIEGA y MARTÍN DE LOS REYES Los Metatheria (Mammalia) del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de la Provincia de Entre Ríos, Argentina, y una reconsideración de <i>Philander entrerianus</i> (Ameghino, 1899).....	109
GUSTAVO J. SCILLATO-YANÉ, FLÁVIO GÓIS, ALFREDO E. ZURITA, ALFREDO A. CARLINI, LAUREANO R. GONZÁLEZ RUIZ, CECILIA M. KRMPOTIC, CRISTIAN OLIVA y MARTÍN ZAMORANO Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del “Conglomerado osífero” (Mioceno Tardío) de la Formación Ituzaingó de Entre Ríos, Argentina.....	118
DIEGO BRANDONI Los Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno Tardío de Entre Ríos, Argentina	135
GABRIELA I. SCHMIDT y ESPERANZA CERDEÑO Los ungulados nativos (Litopterna y Notoungulata: Mammalia) del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina	145

NORMA L. NASIF, ADRIANA M. CANDELA, LUCIANO RASIA, M. CAROLINA MADOZZO JAÉN y RICARDO BONINI Actualización del conocimiento de los roedores del Mioceno Tardío de la Mesopotamia argentina: aspectos sistemáticos, evolutivos y paleobiogeográficos.....	153
LEOPOLDO H. SOIBELZON y MARIANO BOND Revisión de los carnívoros (Carnivora, Mammalia) acuáticos y continentales del Mioceno de la Mesopotamia argentina	170
DIEGO BRANDONI Los mamíferos continentales del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina. Diversidad, edad y paleobiogeografía.....	179
DANIEL PEREA, ANDRÉS RINDERKNECHT, MARTÍN UBILLA, ENRIQUE BOSTELMANN y SERGIO MARTÍNEZ Mamíferos y estratigrafía del Neógeno de Uruguay	192
ANA MARIA RIBEIRO, RICHARD HAROLD MADDEN, FRANCISCO RICARDO NEGRI, LEONARDO KERBER, ANNIE SCHMALTZ HSIOU y KAREN ADAMI RODRIGUES Mamíferos fósiles y biocronología en el suroeste de la Amazonia, Brasil.....	207

PRÓLOGO



En el año 2000, los doctores Florencio Aceñolaza y Rafael Herbst editaron *El Neógeno de Argentina*, importante publicación en la que se discutieron diferentes aspectos de la geología y paleontología de la Mesopotamia argentina. Diez años más tarde, decidimos compendiar la información generada en diversas fuentes (Tesis doctorales, artículos, resúmenes, proyectos de investigación) desde aquella contribución en adelante, invitando a los autores a participar del Simposio “Paleontología y Biocronología del Terciario Superior de la Mesopotamia”, en el marco del X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología realizado en la ciudad de La Plata durante 2010. A posteriori del citado evento, decidimos plasmar los avances en el abordaje de los temas y los resultados alcanzados por las nuevas revisiones, en la edición de esta Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina.

El Neógeno de la Mesopotamia argentina reúne 15 contribuciones que versan sobre la geología, estratigrafía, cronología y paleobiodiversidad de las formaciones Paraná e Ituzaingó, aflorantes en el área mesopotámica; pero además incluye otros dos artículos sobre la diversidad de mamíferos fósiles del Neógeno de Brasil y Uruguay, regiones vecinas con innegables afinidades faunísticas con la Mesopotamia a lo largo de la historia geológica.

Entendemos que esta contribución, tal como lo fue para nosotros el tradicional trabajo de Aceñolaza y Herbst, debe considerarse como un nuevo punto de partida o hito para incrementar los estudios geopaleontológicos del área mesopotámica. Desde esta visión, *El Neógeno de la Mesopotamia argentina* no agota el estudio de los temas sino, por el contrario, constituye una actualización del conocimiento y una indicación de lo que aún resta por hacer.

Como editores deseamos expresar nuestro agradecimiento a los autores y árbitros de las distintas contribuciones; a la Asociación Paleontológica Argentina por el auspicio; al Comité Editor de *Ameghiniana* por colaborar en la edición de los artículos; al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por el financiamiento de la publicación.



Diego Brandoni y Jorge I. Noriega, Editores
Diamante, Entre Ríos, Argentina, noviembre de 2013

LOS ALLIGATORIDAE DEL MIOCENO TARDÍO DE ARGENTINA: EL REGISTRO MÁS AUSTRAL DE COCODRILOS NEÓGENOS EN AMÉRICA DEL SUR



PAULA BONA¹, DOUGLAS RIFF² y ZULMA GASPARINI¹

¹División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n, 1900, La Plata, Argentina- Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). pbona@fcnym.unlp.edu.ar, zgaspari@fcnym.unlp.edu.ar

²Instituto de Biología, Universidade Federal de Uberlândia. Campus Umuarama, Bloco 2D - sala 28, Rua Ceará, s/n, 38400-902, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. driff2@gmail.com

Resumen. Las zonas más ricas y estudiadas en relación con el registro de cocodrilos en América del Sur, corresponden a los afloramientos miocenos en las áreas que rodean las cuencas de Urumaco (Venezuela), La Venta (Colombia), Acre (Noroeste de Brasil), y Paraná (Noreste de Argentina). Los restos fósiles de cocodrilos en el área de Paraná provienen del “Conglomerado osífero” (Formación Ituzaingó) y son asignados a diferentes taxones de alligatoideos Caimaninae (*i.e.*, *Mourasuchus nativus*, *Caiman australis*, *Caiman latirostris*, *Caiman* cf. *C. yacare* y *Caiman* sp.) y a un Gavialoidea (*Gryposuchus neogaeus*). De acuerdo a la evidencia disponible de su registro fósil, la asociación de Crocodyliformes registrada en el Mioceno Tardío en el Noreste de Argentina difiere de aquella registrada en otras localidades coetáneas sudamericanas. Esto se debe a ausencia de crocodyloideos y de ciertos géneros de aligatósidos (*e.g.*, *Purussaurus*, *Melanosuchus*) y a la poca diversidad taxonómica de gaviálidos registrada. Formas gigantes de cocodrilos, abundantes en las localidades del norte de América del Sur, también se habrían encontrado ausentes en estas latitudes. No obstante, este registro de cocodrilos en el área de Paraná presenta grandes afinidades con aquél coetáneo del norte, por compartir taxones a nivel de género (*i.e.*, *Caiman* y *Gryposuchus*) y aún de especie (*i.e.*, *Mourasuchus nativus*). Esta amplia distribución de ciertas formas de cocodrilos de agua dulce en el Mioceno Tardío de América del Sur estaría indicando la existencia de conexiones parciales entre las grandes cuencas hidrográficas, las que favorecieron la dispersión de algunas especies. Este escenario podría contraponerse con la hipótesis de una comunicación marítima intracontinental, pericratónica, como lo han propuesto varios autores

Palabras clave. Crocodylia. Caimaninae. Gavialidae. Neógeno. América del Sur. Argentina. Mioceno Tardío.

Abstract. THE ALLIGATORIDAE FROM THE LATE MIOCENE OF ARGENTINA: THE AUSTRAL RECORD OF THE NEOGENE SOUTH AMERICAN CROCODILES. The richest and more explored regions concerning Miocene crocodylians in South America are the basins surrounding the areas of Urumaco (Venezuela), La Venta (Colombia), Acre (northwestern Brazil), and Paraná (northeastern Argentina). Fossils from the late Miocene in the Paraná area were recovered from the “Conglomerado osífero” (Ituzaingó Formation) and assigned to several taxa of alligatoroids caimanines (*i.e.*, *Mourasuchus nativus*, *Caiman australis*, *Caiman latirostris*, *Caiman* cf. *C. yacare* and *Caiman* sp.) and one Gavialoidea (*Gryposuchus neogaeus*). Given the available fossil evidence, the late Miocene “fauna” of crocodiles recorded in northeastern Argentina differs from coeval ones of northern South America by the absence of crocodyloids, some alligatorid genera (as *Purussaurus*, *Melanosuchus*, and *Paleosuchus*), and by the scarcity of gavialoid species. Giant forms, conspicuous in the northern South American deposits, are also absent in southern latitudes. In spite of this, the austral South American crocodylian fauna shows strong affinities with the northern, contemporary one, sharing taxa at generic (*i.e.*, *Caiman* and *Gryposuchus*) and even specific levels (*i.e.*, *Mourasuchus nativus*). Such freshwater forms indicate partial connections of drainage basins, allowing the dispersion of some crocodile taxa. This scenario could preclude the assumption of an intracontinental seaway link, as already proposed by several authors.

Key words. Crocodylia. Caimaninae. Gavialidae. Argentina. South America. Neogene. Late Miocene.

El estudio paleontológico de los taxones registrados en el Mioceno de América del Sur ha brindado valiosa información que ha dado soporte a numerosas hipótesis relacionadas con la historia evolutiva y biogeográfica de distintos linajes de vertebrados continentales. El registro más abundante y más diverso de Crocodyliformes del Cenozoico sudamericano corresponde a localidades miocenas relacionadas con las cuencas que rodean las áreas de Urumaco (Venezuela), La Venta (Colombia), Acre (noroeste de Brasil), Fitzcarraldo (Perú) y Paraná (noreste

de Argentina) (Fig. 1). Entre los linajes allí representados, los cocodrilos Eusuchia son el clado más diverso, tanto morfológica como taxonómicamente, en tanto que los neusuchia Sebecidae constituyen un componente importante de las faunas continentales del Mioceno Temprano y Medio del norte de América del Sur (Langston, 1965; Gasparini, 1996; Langston y Gasparini, 1997; Salas-Gismondi *et al.*, 2007; Riff *et al.*, 2010). En el Mioceno en América del Sur, los Gavialoidea y Alligatoidea representan dos linajes de eusuquios con una asombro-

sa diversidad taxonómica. A diferencia de los sebécidos, estos taxones de Crocodylia (*sensu* Benton y Clark, 1988; Brochu, 1999) se encontraban diversificados en el Mioceno Medio-Tardío, marcando para ese momento un cambio en la composición de la fauna de vertebrados continentales. Este hecho coincidió con la reducción del medio ambiente palustre que habría dominado el norte de América del Sur, cuando el humedal occidental del Amazonas pasó de ser lacustre (Sistema Pebas) a un sistema fluvial o fluviotidal (Sistema de Acre), cambio que habría sido impulsado por el ascenso de los Andes (ver Hoorn *et al.*, 2010).

La historia evolutiva, y por lo tanto biogeográfica, de los gavialoideos sudamericanos es controvertida. Los restos fósiles registrados en el Mioceno Temprano de la Formación Castillo, en Venezuela (Brochu y Rincón, 2004; Scheyer y Moreno-Bernal, 2010), y en el Oligoceno tardío en Puerto Rico, presentan afinidades morfológicas con el resto de las formas sudamericanas (Vélez-Juarbe *et al.*, 2007). Una hipótesis frecuentemente considerada para explicar las relaciones de los gaviálidos de América del Sur con el resto de los Gavialoidea, postula la migración de un “stock” ancestral desde África durante el Oligoceno (Buffetaut, 1982; Langston y Gasparini, 1997; Vélez-Juarbe *et al.*, 2007). Aunque no hay consenso al respecto (Riff *et al.*, 2010), el registro fósil indica que la diversidad taxonómica de este grupo en América del Sur es relevante y que es en este continente donde se documenta su mayor diversificación (Riff y Oliveira, 2008; Fig. 1). El género *Gryposuchus* Gürich, 1912, es el taxón con mayor número de especies (Riff y Aguilera, 2008), y el de distribución geográfica más austral es *Gryposuchus neogaeus* (Burmeister, 1885). Esta especie está representada por dos especímenes de porte mediano procedentes del Mioceno Tardío de la Formación Ituzaingó (área de Paraná, Argentina). La revisión sistemática de este taxón fue efectuada por Langston (1965), Gasparini (1968), Buffetaut (1982), Langston y Gasparini (1997) y escapa a los objetivos del presente trabajo.

En América del Sur, la historia evolutiva y biogeográfica de los Alligatorioidea está mejor documentada que la de los Gavialoidea. Los aligatóridos Caimaninae se registran desde el Paleoceno temprano de Patagonia (Simpson, 1937; Bona, 2007; Brochu, 2011), hasta la actualidad en este continente. Actualmente se reconocen al menos tres géneros de Caimaninae (*Caiman* Spix, 1825; *Melanosuchus* Spix, 1825, y *Paleosuchus* Gray, 1862) los cuales ya se habrían diferenciado en el Mioceno en

América del Sur, momento en el que se registró la mayor diversificación morfológica y taxonómica del grupo (Fig. 2). Estudios recientes han aportado información que ha enriquecido el conocimiento de la historia sistemática, evolutiva y biogeográfica de los caimaninos (Brochu, 1999, 2003, 2011; Aguilera *et al.*, 2006; Sánchez-Villagra y Aguilera, 2006; Bona, 2007; Paolillo y Linares, 2007; Salas-Gismondi *et al.*, 2007; Riff y Aguilera, 2008; Riff *et al.*, 2010), pero la mayoría de ellos estuvieron enfocados en el registro Neógeno de la Amazonía y áreas adyacentes. El estudio del registro más austral de los caimaninos en América del Sur es comparativamente escaso (Cione *et al.*, 2000; Piña y Argañaraz, 2000). Si bien existe una extensa lista de autores que mencionaron o realizaron estudios puntuales de los cocodrilos del Neógeno de la Argentina desde mediados del siglo XIX hasta la actualidad (Bravard, 1858; Burmeister, 1883; Ambrosetti, 1887; Scalabrini, 1887; Rovereto, 1912; Rusconi, 1933, 1935; Patterson, 1936; Gasparini, 1968, 1973, 1981, 1985; Langston, 1965; Langston y Gasparini, 1997; Cione *et al.*, 2000; Piña y Argañaraz, 2000), no se cuenta con trabajos publicados de revisión sistemática de este registro. La presente contribución tiene por objetivo presentar una discusión actualizada junto con los principales resultados obtenidos a partir del estudio detallado del registro de cocodrilos neógenos en el noreste de Argentina. Éste resulta fundamental para la comprensión de su la historia evolutiva y biogeográfica en América del Sur

Abreviaturas. MACN PV, Museo Argentino de Ciencias Naturales, “Bernardino Rivadavia”, Paleontología Vertebrados, Buenos Aires, Argentina; MLP, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; UCMP, Museum of Paleontology, University of California, Berkeley, USA; UFAC, Universidade Federal do Acre, Rio Branco, Acre, Brasil; UNEFM-CIAAP, Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda, Coro, Venezuela.

MARCO GEOLÓGICO

El registro fósil de cocodrilos del Neógeno en la Argentina proviene principalmente de la Formación Ituzaingó (De Alba, 1953; Herbst, 1971), de un nivel llamado informalmente “Mesopotamiense” o “Conglomerado osífero” (*sensu* Frenguelli, 1920; Cione *et al.*, 2005). Esta Formación aflora desde la ciudad Ituzaingó (provincia de Corrientes) hasta la ciudad de Paraná (provincia de Entre Ríos) (Fig. 1). El “Conglomerado osífero” se extiende discontinuamente sobre la margen izquierda del río Paraná, desde las cercanías de Paraná hacia el norte y hasta las



Figura 1. Mapa de las principales localidades y afloramientos más representativos de las faunas de crocodyliformes neógenos de América del Sur. **1**, Formación Ituzaingó, Mioceno Tardío (*Mourasuchus*, *Caiman*, *Gryposuchus*); **2**, Formación Tranquitas, Mioceno Medio-Tardío (*Gryposuchus*); **3**, Niveles superiores de la Formación Pebas (Perú) y Formación Solimões (Brasil), Mioceno Tardío (Sistema Acre de Hoorn *et al.*, 2010) (*Purussaurus*, *Mourasuchus*, *Caiman*, *Gryposuchus*, *Hesperogavialis*, *Charactosuchus*); **4**, Formación Ipururo, Mioceno Medio (Sistema Pebas, Hoorn *et al.*, 2010), Fauna Fitzcarrald (*Barinasuchus*, *Paleosuchus*, *Mourasuchus*, *Purussaurus*, *Caiman*, *Gryposuchus*, *Balanerodus*); **5**, Niveles inferiores de la Formación Pebas (Perú) y Formación Solimões (Brasil), Mioceno Medio-Mioceno Tardío (Sistema Pebas) (vértebras y dientes aislados Caimaninae, *Purussaurus*?); **6**, Grupo Honda, Mioceno Medio (Sistema Pebas), Fauna La Venta (*Eocaiman*, *Purussaurus*, *Mourasuchus*, *Caiman*, *Gryposuchus*, *Langstonia*, *Charactosuchus*, *Balanerodus*.); **7**, Formación Parángula, Mioceno Medio (*Barinasuchus*); **8**, Formación Urumaco, Mioceno Tardío (*Purussaurus*, *Mourasuchus*, *Caiman*, *Melanosuchus*, *Gryposuchus*, *Hesperogavialis*, *Ikanogavialis*, *Charactosuchus*, *Thecachamps* sp.); **9**, Formación Castillo, Oligoceno tardío-Mioceno Temprano (*Siquisiquesuchus*); **10**, Formación Pisco, Plioceno Temprano (Stucchi y Urbina, 2004) (*Piscogavialis*); **11**, Formación Bahía Inglesa, Mioceno Tardío (cf. *Piscogavialis*); **12**, Formación Pirabas, Mioceno Temprano (fragmento mandibular y dientes de Gavialoidea indet.).

localidades de Toma Vieja, La Celina y Villa Urquiza, entre otras (Brandoni y Scillato-Yané, 2007; Brandoni, 2011; Brunetto *et al.*, 2013). Este nivel suprayace a los niveles marinos de la Formación Paraná (Bravard, 1858), y está caracterizado por la presencia de niveles de grava de cuarzo, clastos de arcilla y numerosos fragmentos aislados de vertebrados mayoritariamente continentales (Brandoni y Scillato-Yané, 2007; Brandoni, 2011; Brunetto *et al.*, 2013). Basados en las relaciones estratigráficas y en los vertebrados fósiles allí registrados, Cione *et al.* (2000) asignaron a esta unidad litoestratigráfica una edad miocena tardía representada en América del Sur por la Edad Mamífero Huayqueriense y por el Tortonense en la escala internacional.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden CROCODYLIA Gmelin, 1789 *sensu* Benton y Clark, 1988

Familia ALLIGATORIDAE Cuvier, 1807 *sensu* Norell *et al.*, 1994

Subfamilia CAIMANINAE Brochu, 2003 *sensu* Norell, 1988

Género *Mourasuchus* Price, 1964

Especie tipo. *Mourasuchus amazonensis* Price, 1964.

Mourasuchus nativus (Gasparini, 1985)

Carandaisuchus nativus Gasparini, 1985, p. 51, fig. 1.

Mourasuchus nativus (Gasparini, 1985) Bocquentin y Souza Filho, 1990, p. 231, figs. 2–4.

Holotipo. MLP 73-IV-15-8. Tabla craneana (Fig. 3.2).

Material referido. MLP 73-IV-15-9, sector posterior del cráneo; UFAC-1397, maxilar izquierdo; UFAC-1424, sector posterior del cráneo y hemimandíbula izquierda (Fig. 3.1); UFAC-1431-1477-1666-2515-3530-3717-4259-4885-4925, sector posterior del cráneo; UFAC-1484, hemimandíbula izquierda; UFAC-1485, hemimandíbula derecha; UFAC-1495, maxilar derecho.

Diagnosis enmendada. *Mourasuchus nativus* presenta una cresta medial en la superficie dorsal posterior del parietal, y el sector posterior de la tabla craneana elevado, formando un reborde robusto de posición transversal al eje sagital del cráneo con dos protuberancias a modo de “rodetes” formadas por los escamosos, muy marcadas en estadios adultos. Difiere de *M. atopus* (Langston, 1965) por presentar una escotadura pronunciada en el margen lateral del yugal. En *M. nativus* los exoccipitales no se proyectan mediante procesos ventrales a lo largo de la tubera occipital. Como en Caimaninae, las fenestras postemporales son amplias, el orificio para el paso de la

rama timpánica del nervio trigémino es grande, expuesta en vista lateral y se alinea con el foramen trigémino. Esta especie también se caracteriza por presentar un puente lateral que divide la fosa del trigémino en dos aberturas independientes para el paso de las ramas mandibular y maxilar del trigémino. Este puente es robusto y está formado principalmente por el cuadrado.

Procedencia geográfica y cronoestratigráfica. El holotipo y el material referido con repositorio en el MLP provienen del área de Paraná (provincia de Entre Ríos, Argentina; Fig. 1); “Conglomerado osífero” (Formación Ituzaingó), Mioceno Tardío (Cione *et al.*, 2000; Brandoni y Scillato-Yané, 2007; Brandoni, 2011). El material referido con repositorio en la UFAC proviene del área de Niterói, sobre el margen derecho del Río Acre, entre las ciudades de Rio Branco y Senador Guimard (10°08'30.0"S, 67°48'46.3"O); Formación Solimões, Mioceno Tardío.

Comentarios. Una de las primeras menciones sobre estos peculiares cocodrilos fue efectuada por Langston (1965), quién propuso el nuevo taxón *Nettosuchus atopus* Langston, 1965, del Mioceno medio de Colombia, y para el cual define la familia monotípica Nettosuchidae. Un año antes, Price (1964) había descrito un nuevo género y especie, *Mourasuchus amazonensis* Price, 1964, del Mioceno Tardío de Brasil, pero su trabajo no tuvo una rápida difusión. Ese fue el motivo por el cual Langston (1965) denominó un nuevo taxón cuando había sido ya descrito por Price (1964). Para enmendar esta situación Langston (1966) y Gasparini (1973) consideraron a *Mourasuchus* como taxón válido y a *Nettosuchus* Langston, 1965, como sinónimo de éste. *Mourasuchus* fue recientemente asignado a los Alligatoroidea (Brochu, 1999, 2003, 2010; Aguilera *et al.*, 2006; Bona, 2007; Fig. 2). De acuerdo al registro, *Mourasuchus* es un género endémico de América del Sur (Langston y Gasparini, 1997), y ha sido propuesto como taxón hermano de *Orthogenysuchus olseni* Mook, 1924, del Eoceno de América del Norte. Este escenario plantea una diferenciación más temprana de este linaje en América y un modelo biogeográfico complejo para explicar su paleodistribución; ambos temas ameritan ser estudiados con más detalle (Brochu, 1999, 2010; Langston, 2008; Riff *et al.*, 2010). Gasparini (1985) describió un nuevo género y especie, *Carandaisuchus nativus*, la cual es posteriormente transferida de género por Bocquentin y Souza Filho (1990) y considerada como sinónimo de *Mourasuchus nativus*, sobre la base de material craneano más completo.

Género *Caiman* Spix, 1825

Especie tipo. *Caiman fissipes* Spix, 1825.

Caiman australis (Burmeister, 1883)

Crocodylus australis Bravard, 1858.

Crocodylus australis (Bravard, 1858); Burmeister, 1883, p. 148–150 (en parte).

Crocodylus meridionalis Scalabrini, 1887, p. 37.

Alligator paranensis Scalabrini, 1887, p. 37.

Proalligator australis (Bravard, 1858) Ambrosetti, 1887, p. 420–426 (en parte).

Alligator australis (Bravard, 1858); Ameghino, 1898, p. 240.

Alligator australis (Bravard, 1858); Rovereto, 1912, p. 341–346 (en parte); fig. 2; lám. XVI, 1a,b.

Proalligator australis (Bravard, 1858); Rusconi, 1932, p. 197.

Proalligator australis (Bravard, 1858); Rusconi, 1933, p. 59, figs. 1, 2.

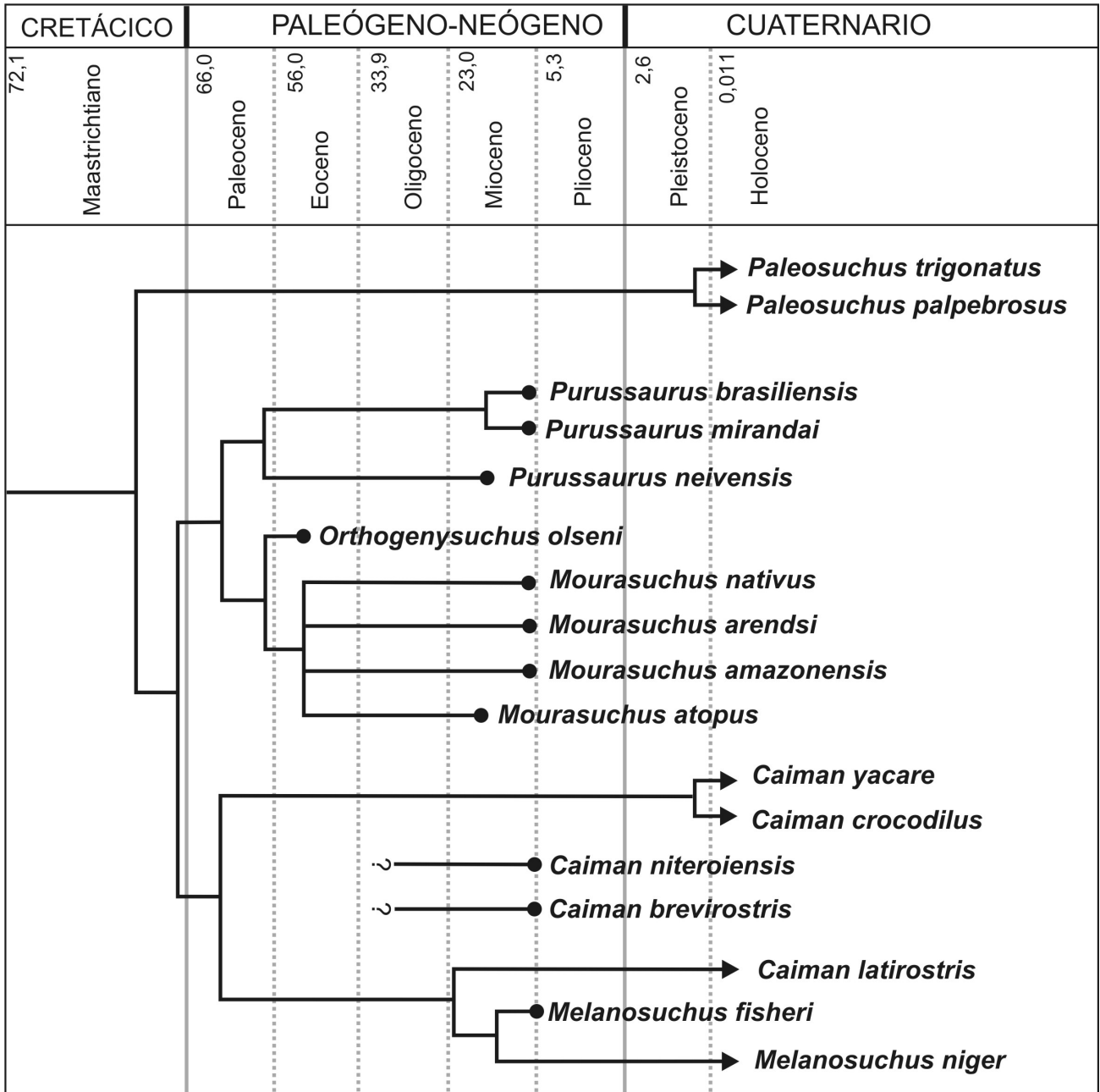


Figura 2. Cladograma mostrando las relaciones filogenéticas de los principales taxones de Caimaninae.

Proalligator australis (Burmeister, 1885); Patterson, 1936, p. 47–48 (en parte).

Proalligator australis (Burmeister, 1885); Langston, 1965, p. 177–118.

Holotipo. MACN PV 258. Maxilar izquierdo (Fig. 3.3–4).

Diagnos enmendada. *Caiman* de rostro angosto que se diferencia de las otras especies del género por la siguiente combinatoria de caracteres: alvéolos maxilares 3 y 4 con un diámetro similar y de mayor tamaño que el resto de los de la serie maxilar; espacios interalveolares maxilares reducidos; margen lateral del maxilar menos festoneado que en otras especies de *Caiman*, tanto en vista dorsal como lateral; ornamentación del maxilar con crestas longitudinales y pequeñas protuberancias.

Procedencia geográfica y cronoestratigráfica. Área de Paraná (provincia de Entre Ríos, Argentina; Fig. 1); “Conglomerado osífero” (Formación Ituzaingó), Mioceno Tardío (Brandoni y Scillato-Yané, 2007; Brandoni, 2011).

Comentarios. Sobre la base de material fragmentario y aislado Bravard (1858, reeditado por Burmeister, 1883, 1885) propuso la especie *Crocodylus australis*, a la cual asignó todo el material fósil de cocodrilos no longirrostrós procedentes del “Mesopotamiense”. Desafortunadamente este autor no incluyó ilustraciones ni descripciones detalladas de estos materiales y parte de su trabajo, de publicación limitada, se encuentra extraviado (Langston, 1965). Posteriormente, Burmeister (1885) brindó una descripción detallada de este taxón, basada, entre otros elementos, sobre un maxilar de una morfología similar al espécimen MACN PV 258 (Fig. 3.3–4); y Ameghino (1898), transfirió la especie al género *Alligator* Cuvier, 1807. Sin embargo, la primera diagnosis formal, junto con una discusión detallada de los caracteres, fue presentada por Rovereto (1912), quien refirió este taxón como *Alligator australis*. Para una discusión taxonómica detallada de esta especie se puede consultar los trabajos de Ambrosetti (1887), Rusconi (1933), Langston (1965, p. 177–188) y Gasparini (1973). El maxilar de *C. australis* presenta un morfotipo similar al presente en caimaninos, con un hocico más angosto que el de *Melanosuchus* y con alveolos dentarios no comprimidos lateralmente, como ocurre en *Paleosuchus*. La virtual ausencia de festonamiento en el margen lateral y el tamaño relativo de los alvéolos maxilares 3 y 4, grandes y similares en diámetro, justifican la asignación específica de este ejemplar (Gasparini 1973, 1981). De este modo se puede concluir que *C. australis* es una de las al menos cinco especies de *Caiman* regis-

tradas en el Mioceno Tardío en Argentina, dando soporte a la hipótesis de una gran diversificación taxonómica del género durante ese lapso en estas latitudes.

Caiman latirostris (Daudin, 1802)

Crocodylus latirostris Daudin, 1802, p. 417.

Caiman fissipes Spix, 1852, fig. 3.

Alligator australis (Bravard, 1858) Rovereto, 1912, p. 341 (en parte), fig. 1a.

Caiman paranaensis (Scalabrini, 1887) Patterson, 1936, p. 50 (en parte).

Alligator lutescens Rovereto, 1912, p. 346 (en parte), fig. 4a.

Proalligator australis (Bravard, 1858) Rusconi, 1933, p. 59 (en parte), fig. 10.

Xenosuchus lutescens (Rovereto, 1912) Rusconi, 1933, p. 80 (en parte), fig. 11a

Material referido. MACN PV 5416, premaxilar y maxilar izquierdos; MACN PV 5576, premaxilar izquierdo; MLP 73-IV-15-16, fragmento de premaxilar izquierdo; MLP 73-IV-15-12 fragmento de caja craneana.

Procedencia geográfica y cronoestratigráfica. Desde el Mioceno Tardío, en el área de Paraná (provincia de Entre Ríos, Argentina; Fig. 1), hasta la actualidad, en el noreste de Argentina, Paraguay, Bolivia, norte de Uruguay y sureste de Brasil.

Comentarios. Rovereto (1912, p. 346) propuso la especie *A. lutescens* sobre la base de varios fragmentos aislados de cocodrilos de gran porte, entre los cuales se pueden identificar los especímenes MACN PV 5416 (fragmento derecho del rostro) y MACN PV 13551 (tabla craneana) (Fig. 4.1–2). La presencia de caracteres diagnósticos tales como el primer diente del dentario perforando la base del premaxilar, por dentro de la fosa de la narina, y una cresta maxilar conspicua y continua, desde el margen lateral del hueso hasta el lagrimal-frontal (Bona y Desojo, 2011), permiten referir el ejemplar MACN PV 5416 a *Caiman latirostris*. Sin embargo el ejemplar MACN PV 13551 presenta una morfología peculiar que difiere de la presente en las especies actuales de *Caiman latirostris* y, coincidiendo con Langston (1965, p. 121), este material sería el material tipo de *Alligator lutescens* Rovereto, 1912 (ver más abajo). Cabe destacar que *Caiman* cf. *lutescens* Langston, 1965, del Mioceno medio de Colombia está representada por un cráneo incompleto, con ausencia de tabla craneana (UCMP 39978, Langston 1965, p. 75, figs. 32–34, lám. 2). Según la descripción y las ilustraciones provistas por este autor, este espécimen presenta una morfología gene-

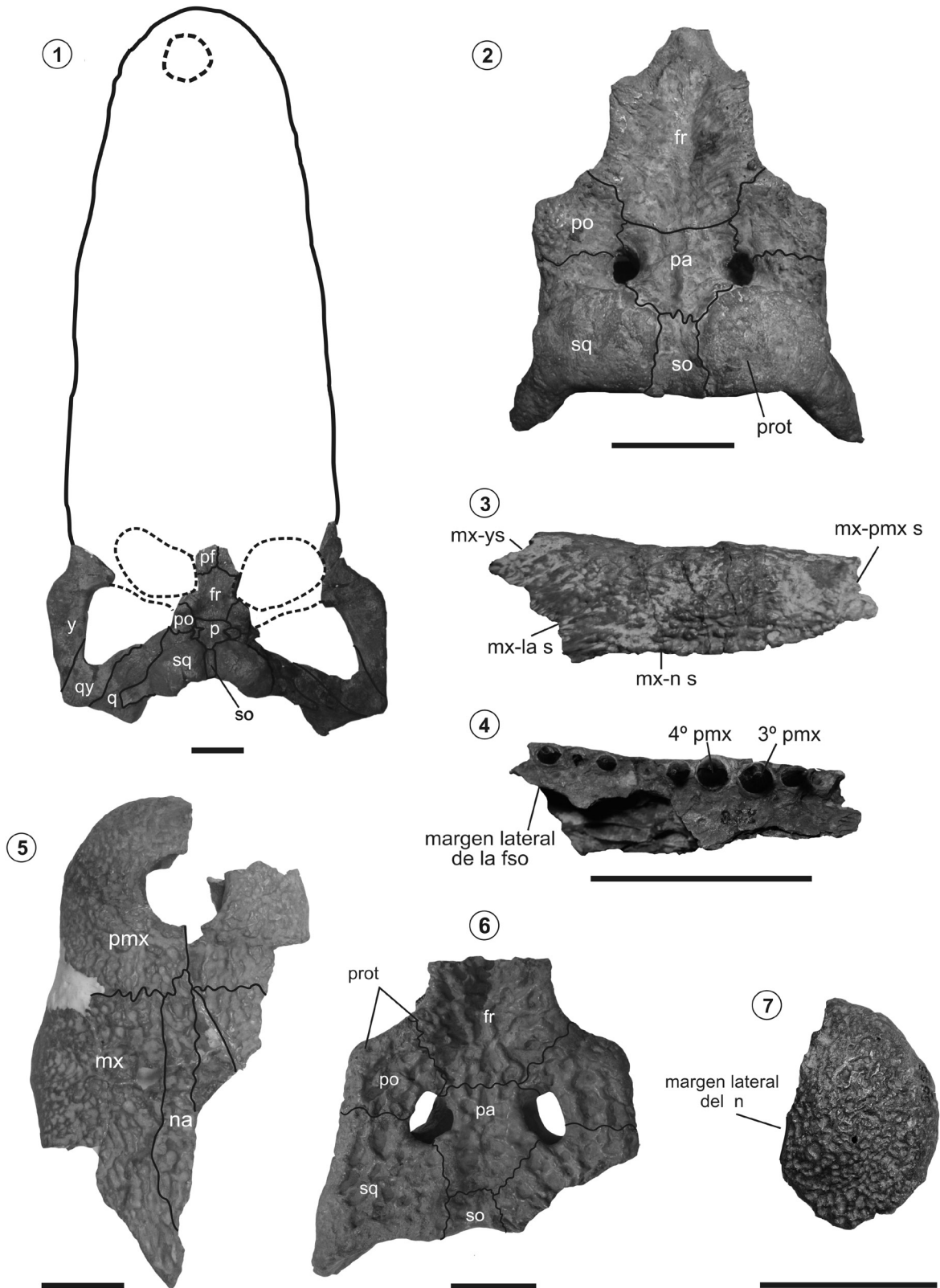


Figura 3. 1–2, *Mourasuchus nativus*; 1, UFAC 1424, dibujo esquemático de la reconstrucción del contorno del cráneo, modificada de Bona *et al.*, 2013; 2, MLP 73-IV-15-8 (Holotipo); 3–4, *Caiman australis* MACN PV 258 (Holotipo); 3, vista dorsal; 4, vista ventral; 5–7, *Caiman* sp. MLP 73-IV-15-1; 5, vista dorsal del rostro; 6, vista dorsal de la tabla craneana; 7, MACN PV 5555, vista dorsal del premaxilar derecho. Fr, frontal; mx-la s, sutura maxilar-lagrimal; mx-n s, sutura maxilar-nasal; mx-pmx s, sutura maxilar-premaxilar; mx-y s, sutura maxilar-yugal; n, nasal; p, parietal; pf, prefrontal; pmx, premaxilar; po, postorbital; prot, protuberancia del escamoso; q, cuadrado; qy, cuadrado yugal; so, supraoccipita; sq, escamoso; y, yugal. Escala, 100 mm.

ral de la región anteorbitaria similar a la de *Caiman*, con algunas diferencias morfológicas que lo distinguen de *C. latirostris* (e.g., rostro relativamente corto, narinas extremadamente anchas), y sin caracteres comparables de la tabla craneana que permitan referirlo a *C. lutescens* (ver Brochu, 1999). Asimismo, *C. lutescens* fue mencionado para el Mioceno Tardío de Venezuela, a partir del registro de un fragmento izquierdo de rostro (Sánchez-Villagra y Aguilera, 2006, figs. 3P, Q; Scheyer y Moreno-Bernal, 2010). Sin embargo la morfología general de este espécimen y las proporciones de la narinas son similares a las de *C. latirostris*, por lo que futuros estudios de este material permitirán corroborar la distribución geográfica de *C. latirostris* en el Mioceno Tardío en América del Sur. En suma, *C. latirostris* se registra con seguridad y exclusivamente en el Mioceno Tardío en el área de Paraná y es una de las especies actuales de cocodrilos con la mayor distribución temporal documentada.

En lo que se refiere a *Alligator lutescens* Rovereto, 1912, y según la evidencia disponible, es un taxón representado por una tabla craneana (Fig. 4.2) procedente del Mioceno Tardío del área de Paraná. Este material constituye parte del material tipo de la especie (Rovereto, 1912), junto con otros fragmentos craneanos y de vértebras, que no fueron encontrados asociados y que fueron asignados a un único taxón en base a sus dimensiones (Rovereto, 1912, p. 346). Entre estos fragmentos se encuentra el espécimen MACN PV 5416 que como ya fue expresado, presenta caracteres que permiten asignarlo a *Caiman latirostris*.

La morfología de la tabla craneana (MACN PV 13551), es similar a la de los caimaninos del “*Crown Group Caimans*” (Brochu, 1999), con los huesos dérmicos extendidos sobrepasando el margen de la fenestra supratemporal. Estos rasgos permiten refutar su asignación al género *Alligator* (Rovereto, 1912). Ciertos caracteres como el margen posterior de la tabla craneana en forma de “V”, la tabla craneana profundamente cóncava en la línea media y las proporciones y contorno del frontal presentes en MACN PV 13551, son muy similares a las presentes en otros caimaninos de gran porte, como *Purussaurus* Barbosa Rodrigues, 1892 (para una discusión taxonómica acerca de *A. lutescens* y *Caiman* cf. *lutescens* ver Langston, 1965 y Brochu, 1999).

Caiman cf. *C. yacare*

Material referido. MLP 73-IV-15-5, MLP 73-IV-15-6, fragmentos de dentarios derechos; MLP 73-IV-5-17, MACN PV 5417 fragmentos de maxilares derechos.

Procedencia geográfica y cronoestratigráfica. Desde el Mioceno Tardío, en el área de Paraná (provincia de Entre Ríos, Argentina; Fig. 1), hasta la actualidad, en el noreste y centro de Argentina, Paraguay, Bolivia y parte del oeste de Brasil.

Comentarios. La primera mención de la presencia de *Caiman* cf. *C. yacare* en el “Mesopotamiense” fue hecha por Gasparini (1973) sobre la base de restos mandibulares de gran tamaño, y fue posteriormente aceptada en otros trabajos (Gasparini, 1981, 1996; Cione et al., 2000; Bona et al., 2013). Todos los fragmentos de dentario aquí asignados a *Caiman* cf. *C. yacare* comparten caracteres morfológicos con *C. yacare*, tales como la sínfisis extendida hasta la parte posterior del 5° alvéolo, formando un ángulo de 20°–30° con el margen medial de la mandíbula (Fig. 4.3). Si estos restos pertenecen a individuos de *C. yacare*, entonces se corroboraría la hipótesis de que esta especie habría estado diferenciada en el Mioceno Tardío en América del Sur. De ser así, y al igual que otras especies de caimanes aquí descritas (i.e., *Caiman* sp., *C. latirostris* y *C. lutescens*) los especímenes miocenos habrían alcanzado tallas más grandes que las que alcanzan los actuales.

Caiman sp.

Crocodylus paranensis Scalabrini, 1887, p. 37.

Alligator? ameghinoi Rovereto, 1912, p. 360–367 (en parte), fig. 16.

Xenosuchus paranensis Rusconi, 1933, p. 67–80 (en parte), fig. 9.

Caiman latirostris Gasparini, 1973, 103–107 (en parte).

Material referido. MLP-73-IV-15-1, cráneo representado por el rostro (fragmentos articulados de premaxilar, maxilar, nasal y lagrimal izquierdo) y el sector postorbitario (tabla y caja craneana); MACN PV 5555, fragmento de premaxilar derecho (Fig. 3.5–7).

Procedencia geográfica y cronoestratigráfica. Área de Paraná (provincia de Entre Ríos, Argentina; Fig. 1); Mioceno Tardío (Brandoni y Scillato-Yané, 2007; Brandoni, 2011).

Comentarios. *Alligator? ameghinoi* Rovereto, 1912, fue diagnosticada sobre la base de fragmentos aislados de cráneo y postcráneo. Entre los materiales que conforman el sintipo de esta especie se reconoce un fragmento de premaxilar que, de acuerdo a lo figurado por Rovereto (1912, p. 364, fig. 16 a), concuerda exactamente con el fragmento de premaxilar MACN PV 5555. Posteriormente Rusconi (1933) propuso el género *Xenosuchus* Rusconi,

1933, para incluir las especies *X. paranensis* (Scalabrini, 1887) y *X. lutescens* (Rovereto, 1912), a las cuales refiere todos los especímenes de cocodrilos de gran porte procedentes del área de Paraná. De esta manera, *X. paranensis* es redescrita sobre la base de fragmentos de dentario, vértebras, húmeros y el premaxilar MACN PV 5555 (ver Langston, 1965, p. 121, para una discusión sobre la historia taxonómica de los cocodrilos de gran porte del “Mesopotamiense”). El ejemplar MACN PV 5555 está representado por un fragmento de premaxilar derecho de un individuo de gran porte, de rostro bajo, ancho, con las narinas bien distantes del borde anterior del premaxilar y con una ornamentación distintiva, marcada por pequeñas protuberancias y abundantes “pits” en el sector anterior del hocico. La ubicación de las narinas y el tipo de ornamentación del premaxilar en este ejemplar son distintas de las presentes en otras especies de caimanes.

Gasparini (1973) mencionó el espécimen MLP-73-IV-15-1, de gran tamaño, y lo asignó a *Caiman latirostris*. A partir del estudio de ambos materiales, se reconoce que ambos MLP 73-IV-15-1 y MACN PV 5555 corresponden a individuos con similar talla, ornamentación y posición de las narinas, rasgos que permiten asignarlos a una misma

especie de *Caiman*, la cual se distingue de otros géneros de caimaninos (*Paleosuchus* y *Melanosuchus*) por la ausencia de alvéolos comprimidos lateralmente y la ausencia de crestas conspicuas en el maxilar, respectivamente (Fig. 3.5, 7). Esta especie habría estado representada por formas de gran porte diferentes de otros caimaninos de gran tamaño, como *Purussaurus* o *Mourasuchus* y caracterizada principalmente por el contorno, tamaño y morfología de las narinas externas, la ornamentación del cráneo y la morfología general de la tabla craneana.

DISCUSIÓN

El registro de cocodrilos durante el Mioceno en América del Sur representa un momento en la historia evolutiva de los Eusuchia caracterizado por una gran diversificación taxonómica de linajes como Alligatoridae Caimaninae y Gavialidae (Fig. 2) (Langston, 1965; Gasparini, 1996; Brochu, 2003; Riff *et al.*, 2010), con una amplia distribución geográfica de los distintos géneros (*Mourasuchus*, *Purussaurus*, *Caiman*, *Gryposuchus*) y con endemismos locales a nivel de especie (Bona y Riff, 2010, Bona *et al.*, 2013). Los pulsos de diversificación están mejor documentados en el dominio de la Pan-Amazonia

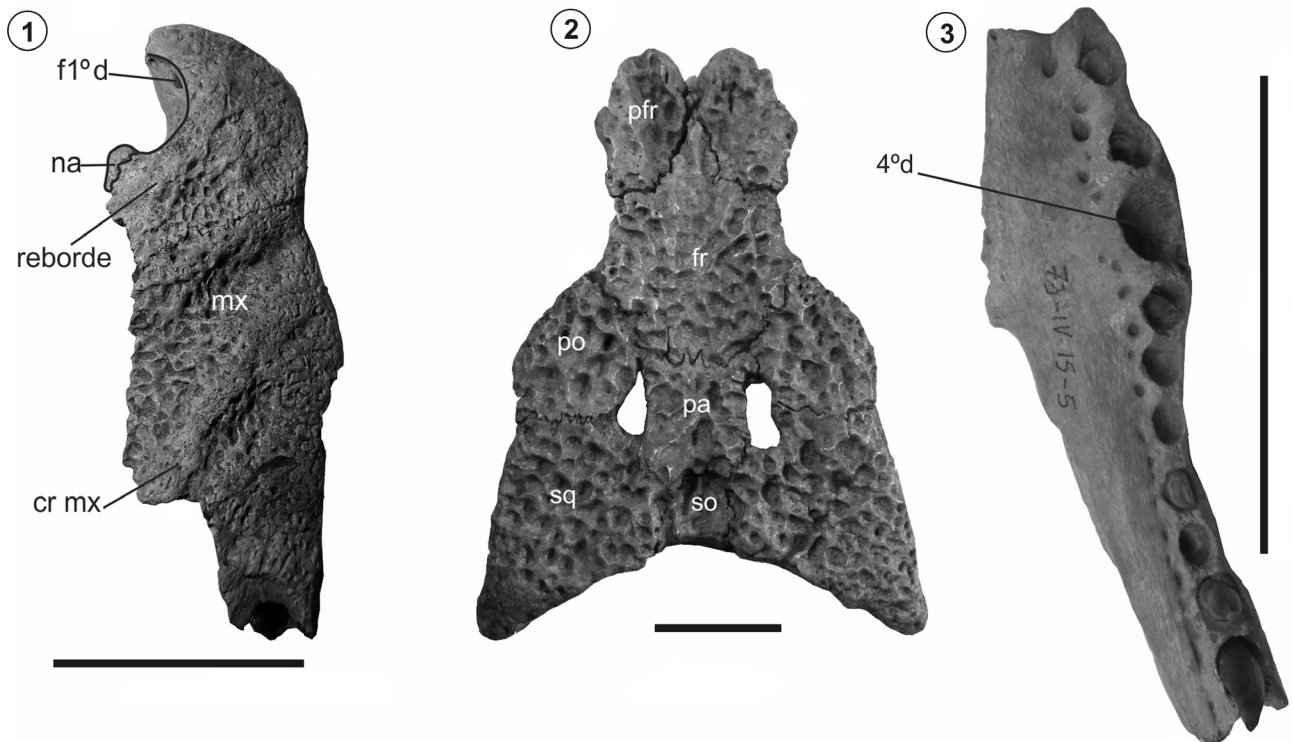


Figura 4. 1, *Caiman latirostris* MACN PV 5416, vista dorsal del rostro; 2, Holotipo de *Caiman lutescens* MACN PV 13551; 3, *Caiman* cf. *C. yacare* MLP 73-IV-15-5, vista dorsal de dentario derecho. Escala, 100 mm.

(*sensu* Hoorn *et al.*, 2010), con cambios faunísticos asociados a las inmensas reconfiguraciones ambientales conducidas por el surgimiento de las cadenas septentrionales de los Andes (Hoorn y Wesselingh, 2010; Hoorn *et al.*, 2010). No obstante, gran parte de la diversidad del norte de América del Sur se encuentra también documentada en áreas más australes, principalmente en el área de Paraná. Esta amplia distribución de ciertas formas de cocodrilos de agua dulce principalmente para el Mioceno Tardío, en América del Sur, estaría indicando la existencia de conexiones parciales entre las grandes cuencas hidrográficas, las que favorecieron la dispersión de algunas especies de cocodrilos. Este escenario podría contraponerse con la hipótesis de una comunicación marítima intracontinental, pericratónica.

A partir del estudio del registro de los cocodrilos fósiles del Mioceno Tardío de Paraná, se hace robusta la hipótesis de la presencia, en estas latitudes, de una gran diversidad taxonómica de Caimaninae en relación a otros taxones de Crocodylia, como los gavialoideos (representados sólo por *Gryposuchus neogaeus*). Si bien la diversidad registrada no es comparable con aquella documentada en otras áreas coetáneas de América del Sur (*e.g.*, Mioceno Tardío de Urumaco, Venezuela y Acre, Brasil), el registro del área de Paraná (“Conglomerado osífero”, Fm. Ituzaingó) se distingue por la diversificación de *Caiman*. Esta diversidad taxonómica excede ampliamente la presente en la actualidad. Cuando se comparan todos los registros de cocodrilos del Mioceno Tardío en América del Sur, aquel de Paraná se distingue también por: (1) la ausencia de taxones como el género *Charactosuchus* Langston, 1965 [*e.g.*, tres especies en la Formación Solimões, Estado de Acre, Brasil; *Charactosuchus mendesi* (Souza Filho y Bocquentin-Villanueva, 1989) en la Formación Urumaco, Estado Falcón, Venezuela]; (2) la ausencia de otros Caimaninae, tales como *Melanosuchus* (*i.e.*, *M. fisheri* Medina, 1976, Formación Urumaco, Venezuela; Scheyer y Moreno-Bernal, 2010); y (3) la ausencia de grandes predadores como *Purussaurus* (ver Latrubesse *et al.*, 2007, p. 68–69, tab. 1; Riff *et al.*, 2010, p. 262–263, tab. 16.1, por comparaciones entre los registros de crocodyliformes en localidades miocenas de América del Sur). Asimismo, de las especies registradas en el área de Paraná, *M. nativus* es la única que se registra en otras áreas coetáneas (*i.e.*, Acre).

En suma, el registro de cocodrilos miocenos en el área de Paraná está caracterizado por la presencia de dos géneros de caimaninos, *Caiman* y *Mourasuchus*, y sólo un gavialoideo, *Gryposuchus neogaeus*. Las especies de *Caiman*

reconocidas como válidas en esta contribución son: *C. australis*, *C. latirostris*, “*C. lutescens*”, *C. cf. Caiman yacare* y *Caiman* sp. En la actualidad *C. latirostris* y *C. yacare* son las especies de Caimaninae que alcanzan las latitudes más altas y su distribución en la Argentina coincide con el sistema Paraná-del Plata (Medem, 1983). La actual distribución de estas dos especies en la Mesopotamia argentina representa un relicto de una más amplia distribución ancestral durante el Neógeno (la cual habría coincidido con el actual “Dominio Subtropical”; Ringuelet, 1961).

Se ha postulado que durante el Mioceno en América del Sur los vertebrados continentales habrían desarrollado grandes tamaños (*e.g.*, Cione *et al.*, 2005; Vizcaíno *et al.*, 2012). En el norte de la Amazonia (*e.g.*, áreas de Acre y Urumaco) se registran cocodrilos de gran tamaño como *Gryposuchus* Riff y Aguilera, 2008, que habría alcanzado los 10 m de largo total, y *Purussaurus brasiliensis* Barbosa Rodrigues, 1892, que habría alcanzado alrededor de 12 m de largo total (Riff y Aguilera, 2008). En el Mioceno Medio, *M. atopus* está representado por un cráneo de 1,5 m de largo y el sebécido *Barinasuchus* Paolillo y Linares, 2007, por un fragmento de rostro de 0,7 m de largo (Paolillo y Linares, 2007). Los cocodrilos del sur de la Amazonia, como los del área de Paraná, son en general de menor tamaño que aquellos coetáneos registrados en el norte. No obstante, en relación con los actuales, durante el Mioceno Tardío las especies de *Caiman* alcanzaron tamaños mayores a los que alcanzan en la actualidad. Por otra parte, formas tales como *Purussaurus*, que representa uno de los grandes predadores del norte de la Amazonia, no están registradas en áreas tan australes. Del mismo modo, *Gryposuchus neogaeus* tampoco habría alcanzado la talla que alcanzaron otras especies de gaviales distribuidas en latitudes más bajas (*e.g.*, *G. croizati*).

Durante el Mioceno Temprano, las transgresiones marinas cubrieron extensas áreas de América del Sur. Los mares “Paranaense”, “Amazonian” y “Caribbean” (Räsänen *et al.*, 1995) cubrieron grandes sectores de Venezuela, Colombia, Ecuador, Brasil, Paraguay, Bolivia, Uruguay y Argentina (Hernández *et al.*, 2005, figs. 1–3). La transgresión miocena “Paranaense” se extendió sobre la mayor parte de la depresión de la Cuenca del Chaco-Paraná (Uliana y Biddle, 1988; Hernández *et al.*, 2005, fig. 1). Los depósitos marinos de este mar conforman la Formación Paraná (Aceñolaza, 1976; Chebli *et al.*, 1989; Cione *et al.*, 2000), que aflora en la provincia de Entre Ríos (Fig. 1) e infrayace a los niveles de la Formación Ituzaingó. Excepto por la presencia de peces bien preservados dentro de nódulos, los restos fósiles de vertebrados hallados en el

“Conglomerado osífero” se encuentran típicamente desarticulados y muchos de ellos marcadamente erodados (Cione *et al.*, 2000, 2005; Cozzuol, 1996). Las interpretaciones tafonómicas sugieren que este conglomerado habría sido depositado por un canal que habría colectado restos de estos cocodrilos desde áreas adyacentes del “Proto-Paraná”, como arroyos y humedales. De este modo, la diversidad taxonómica de cocodrilos registrada en este nivel fosilífero no está necesariamente expresando que todas las especies allí registradas hubieran cohabitado en un mismo cuerpo de agua. Por el contrario, los Crocodylia registrados en la Formación Ituzaingó probablemente representen especies simpátricas que no necesariamente habrían compartido el mismo hábitat. Nosotros consideramos al “Conglomerado osífero” como un depósito fluvial que concentró, en un mismo lapso temporal, restos de cocodrilos que fueron transportados de diferentes sectores de una región geográfica lo suficientemente amplia como para albergar poblaciones de seis especies de alligatósidos (*M. nativus*, *C. australis*, *C. latirostris*, “*C. lutescens*”, *C. cf. Caiman yacare* y *Caiman* sp.) y un gavial (*Gryposuchus neogaeus*), con diferentes requerimiento ecológicos. Sin embargo cabe destacar que en la actualidad, en América del Sur, muchas especies de cocodrilos (*e.g.*, las especies de *Paleosuchus*, *Caiman* y *M. niger* Spix, 1825) tienden a superponer sus áreas de distribución y en algunos casos como en *Paleosuchus* habitar en las mismas aguas, aunque con requerimientos ecológicos diferentes (Carvalho, 1955; Langston, 1965; Medem, 1983).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a D. Brandoni y a J. Noriega por invitarnos a participar de esta publicación especial de la Asociación Paleontológica Argentina. Damos las gracias, también, a los curadores de las colecciones A. Kramarz, S. Alvarez (MACN); M. Reguero (MLP); J. Pereira de Souza Filho y E. Guilherme (UFAC), por permitirnos el acceso a los materiales bajo su cuidado. A L. Acosta por la preparación técnica de algunos restos fósiles y a M. Tomeo por las ilustraciones y el diseño de las figuras. Finalmente agradecemos a D. Fortier y a M. Fernández por los valiosos comentarios que ayudaron a mejorar la calidad de esta contribución. Este estudio estuvo parcialmente subsidiado por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2008-0261) y la Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG; grant APQ-00581-09 to DR).

BIBLIOGRAFÍA

Aceñolaza, F.G. 1976. Consideraciones bioestratigráficas sobre el Terciario marino de Paraná y alrededores. *Acta Geológica Lilloana* 13: 91–107.

- Aguilera, O.A, Riff, D. y Bocquentin-Villanueva, J. 2006. A new giant *Purussaurus* (Crocodyliformes, Alligatoridae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 221–232.
- Ambrosetti, J.B. 1887. Observaciones sobre los reptiles fósiles Oligocenos de los terrenos Terciarios del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 4: 409–426.
- Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica. *Segundo Censo de la República Argentina* 3: 1–240.
- Barbosa Rodrigues, B. 1892. Les Reptiles fossiles de la vallée de l'Amazone. *Vellosia* 2: 41–46.
- Benton, M.J. y Clark, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. En: M. Benton (Ed.), *The Phylogeny and Classification of Tetrapods*. Clarendon Press, Oxford, p. 295–338.
- Bocquentin, J. y Souza Filho, J. 1990. O crocodiliano Sul-Americano *Carandaisuchus* como sinonimia de *Mourasuchus* (Nettosuchiidae). *Revista Brasileira de Geociências* 20: 230–233.
- Bona, P. 2007. Una nueva especie de *Eocaiman* Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia. *Ameghiniana* 44: 435–445.
- Bona, P. y Desojo, J.B. 2011. Osteology and Cranial Musculature of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). *Journal of Morphology* 272: 780–795.
- Bona, P. y Riff, D. 2010. The austral components of the Neogene South American crocodylian fauna: the northeast Miocene-Pliocene Argentinean record. *10^{mo} Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía 7^{mo} Congreso Latinoamericano de Paleontología* (La Plata, 2010), Actas, p. 99.
- Bona, P., Degrange, F. y Fernández, M. 2013. Skull anatomy of the bizarre crocodylian *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). *The Anatomical Record* 296: 227–239.
- Brandoni, D. y Scillato-Yané, G. J. 2007. Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada) del Terciario de Entre Ríos, Argentina: aspectos taxonómicos y sistemáticos. *Ameghiniana* 44: 427–434.
- Brandoni, D. 2011. The Megalonychidae (Xenarthra, Tardigrada) from the late Miocene of Entre Ríos Province, Argentina, with remarks on their systematics and biogeography. *Geobios* 44: 33–44.
- Bravard, A. 1858. *Monografía de los terrenos terciarios del Paraná*. (Reimpresión facsimilar) Imprenta del Congreso de la Nación, Buenos Aires, 1995, V-XII + 107 p.
- Brochu, C.A. 1999. Phylogenetics, Taxonomy and Historical Biogeography of Alligatoroidea. En: T. Rowe, C.A. Brochu y K. Kishi (Eds.), *Cranial Morphology of Alligator mississippiensis and Phylogeny of Alligatoroidea. Memoir of the Journal of Vertebrate Paleontology* 6: 9–100.
- Brochu, C.A. 2003. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31: 357–396.
- Brochu, C.A. 2010. A new alligatorid from the Lower Eocene Green River Formation of Wyoming and the origin of caimans. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1109–1126.
- Brochu, C.A. 2011. Phylogenetic relationships of *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937 and the early history of caimanines. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 228–256.
- Brochu, C.A. y Rincón, A.D. 2004. A gavialoid crocodylian from the Lower Miocene of Venezuela. *Special Paper Palaeontology* 71: 61–78.
- Brunetto, E., Noriega, J.I. y Brandoni, D. 2013. Sedimentología, estratigrafía y edad de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 13–27.

- Buffetaut, E. 1982. Systematique, origine et évolution des Gavialidae Sud-américains. *Geobios* 6: 127–140.
- Burmeister, G. 1883. Reprint of Bravard, 1858: Monografía de los terrenos marinos terciarios del Paraná. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 3: 45–94.
- Burmeister, G. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por Don Augusto Bravard y mencionados en su obra precedente. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 95–173.
- Carvalho, A.L. 1955. As jacarés do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional Rio de Janeiro, Brasil* 43: 127–152.
- Chebli, G.A., Tofalo, O. y Turzzini, G. 1989. Mesopotamia. En: G.A. Chebli y L.A. Spalletti (Eds.), *Cuencas Sedimentarias Argentinas. Serie Correlación Geológica* 6: 65–78.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J.I., Scillato Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191–237.
- Cione, A.L., Casciotta, J.R., Azpelicueta, M.M., Barla, M.J. y Cozzuol, M.A. 2005. Peces marinos y continentales del Mioceno del área Mesopotámica Argentina, procedencia estratigráfica y relaciones biogeográficas. En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino II. Miscelánea* 14: 49–64.
- Cozzuol, M.A. 1996. The record of the aquatic mammals in southern South America. *Münchener Geowissenschaften Abhandlungen* 30: 321–342.
- Cozzuol, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: age, diversity and geography. *Journal of South American Earth Science* 21: 185–203.
- Cuvier, M. 1807. Sur les différentes espèces de crocodiles vivants et sur leurs caractères distinctifs. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle Paris* 10: 8–86.
- Daudin, F.M. 1802. *Histoire naturelle, générale et particulière des Reptiles*. Impr. F. Dufart, Paris, 452 p.
- De Alba, E. 1953. Geología del Alto Paraná, en relación con los trabajos de derrocamiento entre Ituzaingó y Posadas. *Revista Asociación Geológica Argentina* 8: 129–161.
- Freguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55–256.
- Gasparini, Z. 1968. Nuevos restos de *Rhamphostomopsis neogaeus* (Burm.) Rusconi, 1933, (Reptilia, Crocodylia) del “Mesopotamiense” (Plioceno medio-superior) de Argentina. *Ameghiniana* 5: 299–311.
- Gasparini, Z. 1973. [Revisión de los Crocodylia (Reptilia) fósiles del Territorio Argentino: su evolución, sus relaciones filogenéticas, su clasificación y sus implicancias estratigráficas. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 169 p.]
- Gasparini, Z. 1981. Los Crocodylia fósiles de la Argentina. *Ameghiniana* 18: 177–205.
- Gasparini, Z. 1985. Un Nuevo cocodrilo (Eusuchia) Cenozoico de América del Sur. *Ministerio das Minas e Energia, Departamento Nacional da Produção Mineral, serie Geología Paleontología: [Estratigrafía]* 2: 51–53.
- Gasparini, Z. 1996. Biogeographic Evolution of the South American Crocodylians. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 159–184.
- Gray, J.E. 1862. A Synopsis of the Species of Alligators. *Annals and Magazine of Natural History (Series 3)* 10: 327–331.
- Gürich, G. 1912. *Gryposuchus jessei*, ein neues schmalsnauziges Krokodil aus den jünger Ablagerungen des oberen Amazonas-Gebietes. *Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten* 29: 59–71.
- Herbst, R. 1971. Esquema estratigráfico de la Provincia de Corrientes, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26: 221–243.
- Hernández, R.M., Jordan, T., Dalenz Farjat A., Echavarría, L., Idelman, B.D. y Reynold, J.H. 2005. Age, distribution, tectonics and eustatic controls of the Paranense and Caribbean marine transgressions in southern Bolivia and Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 19: 495–512.
- Holliday, C.M. y Witmer, L.M. 2007. Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology* 268: 457–484.
- Holliday, C.M. y Witmer, L.M. 2009. The epipterygoid of crocodylians and its significance for the evolution of the orbitotemporal region of eusuchians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 715–733.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. y Antonelli, A. 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* 330: 927–931.
- Hoorn, C. y Wesselingh, F. 2010. *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell, Oxford, 464 p.
- Iordansky, N.N. 1964. The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodylian skull. *Anatomischer Anzeiger* 115: 256–280.
- Langston, W. 1965. Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *University of California Publications in Geological Sciences* 52: 1–152.
- Langston, W. 1966. *Mourasuchus* Price, *Nettosuchus* Langston, and the family Nettosuchidae (Rept. Crocodylia). *Copeia* 4: 882–885.
- Langston, W. 2008. Notes on a partial skeleton of *Mourasuchus* (Crocodylia: Nettosuchidae) from the Upper Miocene of Venezuela. *Arquivos do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro* 66: 125–144.
- Langston, W. y Gasparini, Z. 1997. Crocodylians, *Gryposuchus*, and the South Americans gavials. En: R.F. Kay, N.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution, Washington D.C., p. 113–154.
- Latrubesse, E.M., Silva, S., Cozzuol, M. y Absy, M.L. 2007. Late Miocene continental sedimentation in southwestern Amazonia and its regional significance: Biotic and geological evidence. *Journal of South American Earth Science* 23: 61–80.
- Medem, F. 1983. *Los Crocodylia de Sur América*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 270 p.
- Medina, C.J. 1976. Crocodylian from the Late Tertiary of Northwestern Venezuela: *Melanosuchus ficheri* sp. nov. *Breviora* 438: 1–14.
- Mook, C.C. 1924. A new crocodylian from the Wasatch Beds. *American Museum Novitates* 137: 1–4.
- Norell, M.A. 1988. [Cladistic approaches to paleobiology as applied to the phylogeny of alligatorids. Ph.D. dissertation, Yale University, New Haven, 279 p.]
- Norell, M.A., Clark, J.M. y Hutchison, J.H. 1994. The Late Cretaceous alligatoroid *Brachychampsia montana* (Crocodylia): new material and putative relationships. *American Museum Novitates* 3116: 1–26.

- Paolillo, A. y Linares, O.J. 2007. Nuevos cocodrilos Sebecosuchia del Cenozoico Suramericano (Mesosuchia: Crocodylia). *Paleobiología Neotropical* 3: 1–25.
- Patterson, B. 1936. *Caiman latirostris* from the Pleistocene of Argentina, and a summary of South American Cenozoic Crocodylia. *Herpetologica* 1: 43–54.
- Piña, C.I. y Argañaraz, B. 2000. Presencia del género *Caiman* (Crocodylia: Alligatoridae) en la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno), Entre Ríos, Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 255–262.
- Price, L.I. 1964. Sobre o crânio de um grande crocodilídeo extinto do Alto Rio Jurua, Estado do Acre. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 36: 59–66.
- Räsänen, M., Linna, A.M., Santos, J.C.R. y Negri, F.R. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 265: 386–389.
- Riff, D. y Aguilera, O. 2008. The world's largest gharials *Gryposuchus*: Description of *G. croizati* n. sp. (Crocodylia, Gavialidae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Palaeontologische Zeitschrift* 82: 178–195.
- Riff, D. y Oliveira, G.R. 2008. Nova ocorrência de *Gryposuchus* (Crocodylia, Gavialidae) para o Mioceno Superior do Estado do Acre, Brasil. *Boletim Paleontologia em Destaque- Edição Especial* 23: 175–176.
- Riff, D., Romano, P.S.R., Oliveira, G.R. y Aguilera, O.A. 2010. Neogene crocodile and turtle fauna in Northern South America. En: C. Hoorn y F. Wesselingh (Eds.), *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. Wiley-Blackwell, Oxford, p. 259–280.
- Ringuelet, R.A. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22: 151–170.
- Rovereto, C. 1912. Los cocodrilos fósiles en las capas del Paraná. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 22: 339–368.
- Rusconi, C. 1932. Los yacarés actuales y fósiles de la Argentina. En: N. Lozano (Ed.), *El libro de la Cruz Roja Argentina*. Editorial Fabril, Buenos Aires, p. 197–198.
- Rusconi, C. 1933. Observaciones críticas sobre reptiles Terciarios de Paraná (Familia Alligatoridae). *Revista de la Universidad Nacional de Córdoba* 20: 1–52.
- Rusconi, C. 1935. Observaciones sobre los gaviales fósiles Argentinos. *Annales de la Sociedad de Ciencias Argentina* 119: 203–214.
- Salas-Gismondi, R., Antoine, P.O., Baby, P., Brusset, S., Benammi, M., Espurt, N., De Franceschi, D., Pujos, F., Tejada, J. y Urbina, M. 2007. Middle Miocene crocodiles from the Fitzcarral Arch, Amazonian Peru. *Cuadernos del Museo Geominero* 8: 355–360.
- Sánchez-Villagra, M. y Aguilera, O. 2006. Neogene Vertebrates from Urumaco, Falcon State, Venezuela: diversity and significance. *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 213–220.
- Scalabrini, P. 1887. *Cartas científicas al General Eduardo Racedo*. Museo de la Provincia de Entre Ríos. Tipografía y Encuadernación La Velocidad, Paraná, p. 1–209.
- Scheyer, T.M. y Moreno-Bernal, J.W. 2010. Fossil crocodylians from Venezuela in the context of South American faunas. En: M.R. Sánchez-Villagra, O.A. Aguilera y A.A. Carlini (Eds.), *Urumaco & Venezuelan Paleontology: The fossil record of the Northern Neotropics*. Indiana University Press, Bloomington e Indianapolis, p. 192–213.
- Simpson, G.G. 1937. An ancient eusuchian crocodile from Patagonia. *American Museum Novitates* 965: 1–20.
- Souza Filho, J.P. y Bocquentin-Villanueva, J. 1989. *Brasilosuchus mendesi*, n. g., n. sp., um novo representante da família Gavialidae do Neógeno do Acre, Brasil. *Anais do 11º Congresso Brasileiro de Paleontologia* (Curitiba, 1989) 1: 457–463.
- Spix, J.B. 1825. *Animalia nova sive species novaelacertarum quas in itinere per Brasiliam annis MDCCXVII collegit et descripsit J.B. de Spix*. F.S. Hübschman, Munich, p. 1–26.
- Stucchi, M. y Urbina, M. 2004. *Ramphastosula* (Aves: Sulidae): a new avian genus from the early Pliocene of the Pisco Formation, Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 974–978.
- Uliana, M.A. y Biddle, K.T. 1988. Mesozoic–Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America. *Revista Brasileira de Geociências* 18: 172–190.
- Vélez-Juarbe, J., Brochu, C.A. y Santos, H. 2007. A gharial from the Oligocene of Puerto Rico: transoceanic dispersal in the history of a non-marine reptile *Proceedings Biological Sciences* 274: 1245–1254.
- Vizcaíno, S.F., Cassini, G.H., Toledo, N. y Bargo, M.S. 2012. On the evolution of large size in mammalian herbivores of Cenozoic faunas of South America. En B.D. Patterson y L. Costa (Eds.), *Bones, Clones and Biomes. The History and Geography of Recent Neotropical Mammals*. University of Chicago Press, Chicago, p. 76–101.
- Witmer, L.M. 1995. Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodylians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. *Journal of Morphology* 225: 269–327.
- Witmer, L.M. 1997. The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Journal of Vertebrate Paleontology, Supplement* 17: 1–73.
- Witmer, L.M., Ridgely, R.C., Dufeu, D.L. y Semones, M.C. 2008. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs. En: H. Endo y R. Frey (Eds.), *Anatomical imaging: towards a new morphology*. Springer-Verlag, Tokyo, p. 67–87.