

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

AVES DEL MIOCENO DE LA PROVINCIA DE ENTRE RÍOS, ARGENTINA



JUAN M. DIEDERLE y JORGE I. NORIEGA

Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP-CONICET), Materi y España, E3105BWA Diamante, Entre Ríos, Argentina. juandiederle@cicytpp.org.ar, cidnoriega@infoaire.com.ar

Resumen. Se presenta una reseña actualizada del registro fósil de las aves del Mioceno Tardío de las formaciones Paraná e Ituzaingó, aflorantes en la provincia de Entre Ríos, Argentina. Se discuten también aspectos paleoecológicos y paleoambientales asociados a los taxones. La avifauna hallada en el “Mesopotamiense” es indicadora de ambientes acuáticos integrados por ríos, rodeados por zonas más altas cubiertas por selvas en galería, refugios de anhíngidos y cicónidos. Asimismo se habría desarrollado una gran llanura anegable, con diversos cuerpos lacustres y palustres asociados, hábitats ideales de gruídos, anátidos y palelódidos. En zonas más altas de tierra firme prevalecían forrácidos y rheids. Por otra parte, fenicoptéridos habrían habitado zonas bajas costeras al mar con fuerte influencia de las mareas. Biogeográficamente, cabe destacar que al comparar la avifauna del Mioceno de la Mesopotamia con las contemporáneas de otras regiones de Argentina, se encontró preliminarmente una mayor similitud con la registrada en el NOA.

Palabras clave. Aves. Biodiversidad. Mioceno. Paleoambientes. Entre Ríos. Argentina.

Abstract. MIOCENE BIRDS FROM ENTRE RÍOS PROVINCE, ARGENTINA. An updated summary is presented of the fossil record of late Miocene birds coming from the Paraná and Ituzaingó formations in Entre Ríos Province, Argentina. Paleocological and paleoenvironmental aspects related to those taxa are also discussed. The avifauna from the “Mesopotamian” is indicative of aquatic environments formed by rivers, bordered by more elevated areas covered with gallery forests –which were good habitats for anhingids and ciconiids– and a large floodplain containing lakes and ponds, a special habitat for gruids, anatids and palelodids. Phorusrhacids and rheids dominated the highlands far away from riversides. On the other hand, phoenicopterids would have occupied lowlands near the sea coasts strongly affected by tidal episodes. Biogeographically, the Mesopotamian avifauna was preliminarily found to present greater affinities with that of northwestern Argentina than those from other regions during the Miocene.

Key words. Birds. Biodiversity. Miocene. Paleoenvironments. Entre Ríos. Argentina.

Las Aves del Mioceno de Entre Ríos provienen de las unidades geológicas que afloran en el sector occidental de la provincia, es decir, en una estrecha franja que corre de norte a sur sobre la margen izquierda del río Paraná y que contiene a sus principales tributarios. Estas unidades sedimentarias comprenden los depósitos marinos litorales y sublitorales correspondientes a la Formación Paraná (ver Pérez, 2013) y los “conglomerados osíferos, arenas fluviales y medianosas” (= “Mesopotamiense”, *sensu* Frenguelli, 1920) de la base de la Formación Ituzaingó (ver Brunetto *et al.*, 2013). En base a los diferentes antecedentes geológicos y paleontológicos existentes, muchos de ellos compilados en este volumen (Brandoni, 2013; Brunetto *et al.*, 2013), se considera que dicho registro está íntegramente comprendido en el lapso Mioceno Tardío *s.l.*

Información detallada referente a los ejemplares fósiles previamente estudiados y sus correspondientes repositorios se encuentra resumida en Patterson y Kraglievich (1960), Noriega (1994, 1995, 2000, 2002), Alvarenga y Höfling (2003), Noriega y Piña (2004), Areta *et al.* (2007), Noriega y Agnolin (2008), Noriega y Diederle (2010) y Diederle *et al.* (2012). La lista completa de taxones repor-

tados para las formaciones Paraná e Ituzaingó se encuentran resumidos en el Apéndice 1.

En esta contribución se actualizan los registros de las aves colectadas en las unidades mencionadas, y se discuten asimismo aspectos vinculados a su biodiversidad miocena, paleobiología y el contexto paleoambiental.

DIVERSIDAD TAXONÓMICA

Rheiformes

Los Rheidae constituyen la única familia del orden y son endémicas de América del Sur. El registro fósil del grupo se extiende con dudas al Paleoceno de Brasil (Alvarenga, 1983) y de la Patagonia argentina (Tambussi, 1995), siendo llamativamente escaso durante el Neógeno y más abundante en el Cuaternario (Alvarenga, 1983; Cuello, 1988; Tambussi y Noriega, 1996; Picasso *et al.*, 2011).

Para el Neógeno de Argentina, se conoce a *Opisthodactylus patagonicus* Ameghino, 1895, en el Mioceno Temprano tardío de la Patagonia (Tambussi, 2011) y *Opisthodactylus* sp. en el Mioceno Tardío del NOA (Noriega y Vezzosi, 2011), *Pterocnemis* sp. Gray, 1871, en el Mioceno

Tardío de La Pampa (Cenizo *et al.*, 2011) y en los niveles del “Mesopotamiense” de la Fm. Ituzaingó (Noriega y Agnolin, 2008). Los ejemplares que provienen de esta última unidad habían sido previamente asignados a Rheidae indeterminado (Noriega, 1995), y sus diferencias con los representantes actuales posibilitaron la propuesta de una nueva especie (Agnolin y Noriega, 2012). Finalmente para el Plioceno Temprano de Buenos Aires, se conocen las especies *Heterorhea dabbenei* Rovereto, 1914, y *Hinacuri nehuensis* Tambussi, 1995 (ver Tambussi, 1995).

Anseriformes

Los Anseriformes fueron hallados en unidades geológicas del Cretácico Tardío (Clarke *et al.*, 2005) y su principal radiación taxonómica habría ocurrido a partir del Mioceno (Olson, 1985). La familia Anatidae es la más diversa del orden, con especies distribuidas en todos los continentes, excepto la Antártida (Carboneras, 1992a).

El registro de anátidos del “Mesopotamiense” incluye un resto muy fragmentario atribuido originalmente a la subfamilia extinta “Dendrocheninae”, del cual no han podido brindarse mayores precisiones taxonómicas (Noriega, 1995). En un trabajo reciente, los “Dendrocheninae” fueron sinonimizados con Oxyurinae (Worthy y Lee, 2008), que se conocen desde el Neógeno en Europa, América del Norte y Oceanía (Worthy y Lee, 2008). Los géneros extintos de esta subfamilia serían *Mionetta* Livezey y Martin, 1988, *Dendrochen* Miller, 1944, *Manuherikia* Worthy, Tennyson, Jones, McNamara y Douglas, 2007, *Pinpanetta* Worthy, 2009, *Dunstanetta* Worthy, Tennyson, Jones, McNamara y Douglas, 2007 y *Tirarinetta* Worthy, 2008 (Worthy, 2008, 2009; Worthy y Lee, 2008). El ejemplar del “Mesopotamiense” es muy fragmentario para permitir su precisa identificación, aunque fue considerado afín a *Mionetta* o *Manuherikia* (Worthy y Lee, 2008), y de confirmarse tal presencia correspondería a la más antigua de la subfamilia en América del Sur.

Fue también reportado para el “Mesopotamiense” un resto de Anatinae, que comparte caracteres con el género actual *Anas* Linnaeus, 1758 (Noriega y Agnolin, 2008).

Pelecaniformes

Los primeros registros de este orden provienen de sedimentos del Cretácico Tardío, y son asignados a Sulidae (Carboneras, 1992b).

Anhingidae es una familia de Pelecaniformes dulceacuícolas con amplia distribución mundial, predominantemente en regiones intertropicales de América, África,

Asia y Oceanía (Orta, 1992). El origen de esta familia se estima a partir del Oligoceno (Orta, 1992), experimentando en América del Sur una destacable radiación de especies en los comienzos del Neógeno, con formas de tamaños que superaban ampliamente a los actuales representantes de la familia (Noriega y Alvarenga, 2002).

Los taxones neógenos presentes en América del Sur son *Macranhinga paranensis* Noriega, 1992, de la Mesopotamia argentina (Mioceno Tardío; Noriega y Diederle, 2010), *M. ranzii* Alvarenga y Guilherme, 2003, del Acre brasileño (Mioceno Tardío–Plioceno Temprano; Alvarenga y Guilherme, 2003) y de la Mesopotamia argentina (Mioceno Tardío; Areta *et al.*, 2007), *Macranhinga* sp. de Patagonia (Mioceno Temprano; Cenizo y Agnolin, 2010), *Meganhinga chilensis* Alvarenga, 1995, de Chile (Mioceno Temprano; Alvarenga, 1995), *Liptornis hesternus* Ameghino, 1895, de Patagonia (Mioceno Temprano; Ameghino, 1895), *Giganhinga kiyuensis* Rinderknecht y Noriega, 2002, de Uruguay (Plioceno–Pleistoceno; Rinderknecht y Noriega, 2002) y cf. *Giganhinga* en la Mesopotamia argentina (Mioceno Tardío; Areta *et al.*, 2007). También existen registros de paleoespecies neógenas del género actual, tales como *Anhinga minuta* Alvarenga y Guilherme, 2003, en el Acre brasileño (Mioceno Tardío–Plioceno Temprano; Alvarenga y Guilherme, 2003), *A. fraileyi* Campbell, 1996, en el Acre peruano y boliviano y posiblemente presente en el Acre brasileño (Mioceno Tardío; Campbell, 1996; Alvarenga y Guilherme, 2003) y cf. *A. grandis* Martin y Mengel, 1975, en el Acre brasileño (Mioceno Tardío–Plioceno Temprano; Alvarenga y Guilherme, 2003) y en Colombia (Mioceno Medio; Rasmussen y Kay, 1992), aunque este último fue considerado como Anhingidae indeterminado (Cenizo y Agnolin, 2010).

Recientemente se dio a conocer material de *M. paranensis* proveniente de Entre Ríos, hallado en la Fm. Paraná (Mioceno Tardío) (Noriega y Diederle, 2010). Este hallazgo se suma a los del “Mesopotamiense” de la misma provincia representados por *M. paranensis*, cf. *Giganhinga* sp., cf. *Anhinga minuta* y *M. ranzii* (Noriega y Agnolin, 2008) (Fig. 1).

Phoenicopteriformes

Este orden comprende a aves acuáticas de considerable porte, conocidas como flamencos, cuyos primeros representantes provendrían del Oligoceno temprano de Europa y Egipto (Worthy *et al.*, 2010).

La familia Phoenicopteridae es la única representante actual del orden, distribuida en América Central y del Sur, África, Europa y Asia (del Hoyo, 1992). Los hallazgos

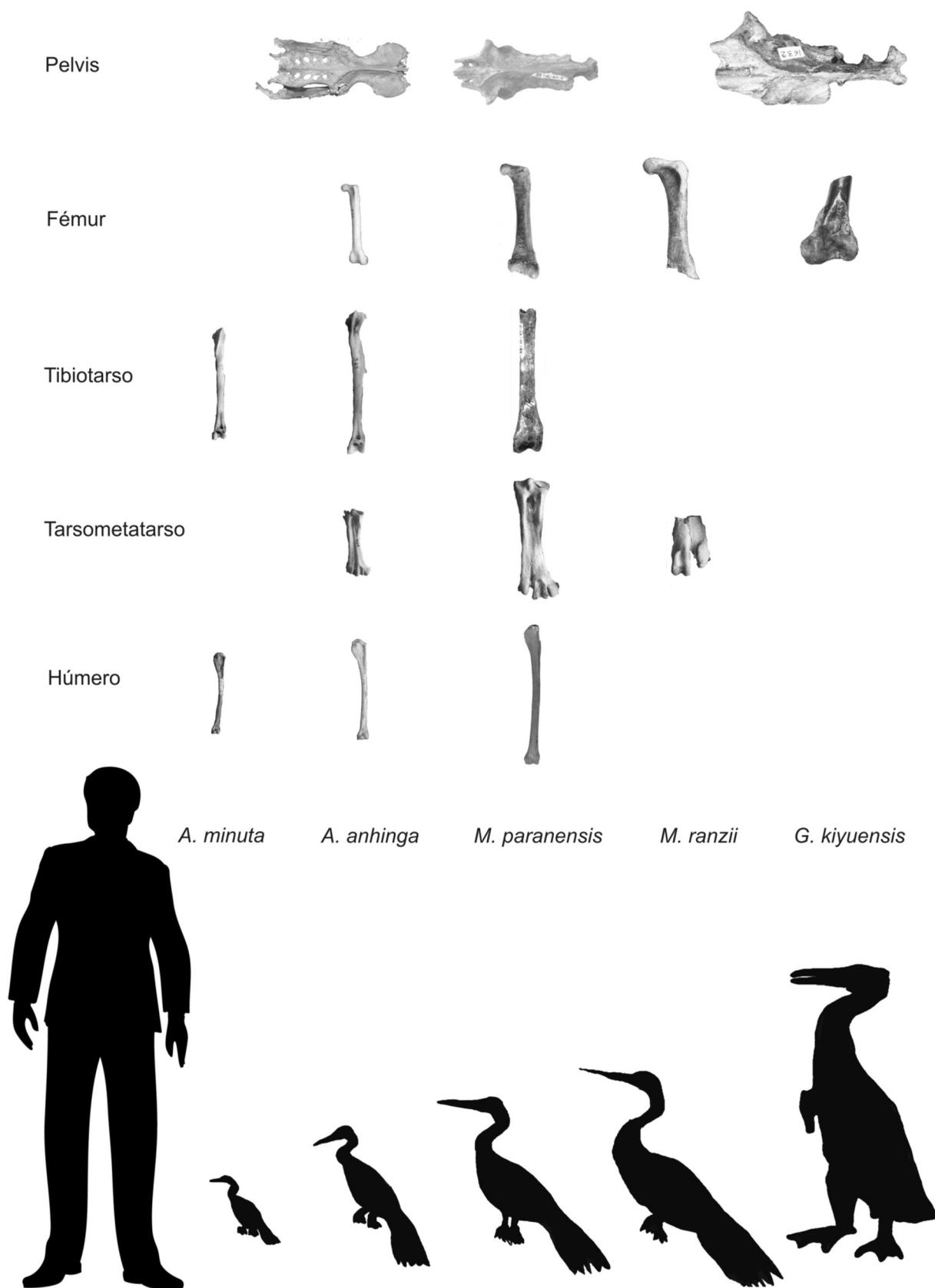


Figura 1. Huesos de la pelvis, fémur, tarsometatarso, tibiotarso y húmero de los Anhingidae registrados en el “Mesopotamiense” (Formación Ituzaingó), comparados con los análogos de la viviente *Anhinga anhinga*. Siluetas a escala de los diferentes taxones comparadas con el hombre.

de Phoenicopteridae en América del Sur se restringen al Oligoceno tardío de Brasil (Alvarenga, 1990) y Mioceno Tardío–Plioceno de Argentina y Uruguay (Ubilla *et al.*, 1990). Dichas presencias fueron referidas al género *Phoenicopterus* Linnaeus, 1758, o a un Phoenicopteridae indeterminado. Materiales del “Mesopotamiense”, que no pudieron ser determinados con mayor precisión debido a su deficiente estado de conservación (Noriega, 1995; Noriega y Agnolin, 2008) poseen ciertas semejanzas con el género *Phoenicopterus* (Noriega, 1995), que se registra también en la Fm. Paraná (Noriega *et al.*, 2009).

También integra el orden la familia extinta Palaelodidae, representada por los géneros *Palaelodus* Milne-Edwards, 1863, y *Megapaloelodus* Miller, 1944 (Worthy *et al.*, 2010). Los palelódidos fueron hallados en gran parte del Cenozoico de Europa, norte de África, Oceanía, América del Norte y del Sur (Worthy *et al.*, 2010).

El registro del género *Palaelodus* en América del Sur se restringe a escasos materiales de *Palaelodus* aff. *P. ambiguus* Milne-Edwards, 1863, colectados en sedimentos del Oligoceno–Mioceno de Brasil (Alvarenga, 1990). En el “Mesopotamiense” se registró a *Palaelodus* cf. *P. ambiguus*, semejante en tamaño y morfología al espécimen descrito por Alvarenga (1990) (Noriega y Agnolin, 2008).

Las especies reconocidas para el género *Megapaloelodus* en América son *M. connectens* Miller, 1944 (Mioceno Temprano), *M. opsionus* Brodkorb, 1961, de E.E.U.U. (Plioceno) (Worthy *et al.*, 2010) y de México (Mioceno Tardío) (Barnes, 1991) y recientemente se describió a *M. peiranoi* Agnolin, 2009, de Argentina (Mioceno Tardío; Agnolin, 2009a). En el “Mesopotamiense” de Entre Ríos se reportó también al género *Megapaloelodus* (Noriega y Agnolin, 2008).

Ciconiiformes

Los Ciconiiformes incluyen a diversas formas de aves acuáticas de patas y cuellos largos, cuyo registro más antiguo es del Eoceno temprano (Martínez-Vilalta y Motis, 1992).

Los cicónidos son aves zancudas, de cuello largo y de hábitos acuáticos que se hallan en las regiones templadas y cálidas del mundo (Elliott, 1992). Su registro certero más antiguo corresponde al Eoceno tardío de Egipto (Boles, 2005). Existen además registros aislados en el Neógeno de Europa, Asia, América y África (Feduccia, 1996).

Entre ellos se encuentran los mictéricos que habitan en el sur de Asia, África, norte de Oceanía y sur de América del Norte y América del Sur (Elliott, 1992). Están actualmente representados en América por *Mycteria ameri-*

cana Linnaeus, 1758, que habita desde el sur de E.E.U.U. hasta el centro de Argentina (Elliott, 1992), con registros previos concentrados en el Cuaternario (Cuello, 1988). Se encontraron restos en el “Mesopotamiense” inicialmente atribuidos a esta tribu (Noriega, 1995), y que posteriormente se asignaron con mayores precisiones a Mycteriini cf. *Mycteria* sp. La ratificación de este registro ampliaría el biocron para el género (Noriega y Agnolin, 2008).

Por su parte, los ciconinos se encuentran distribuidos en África, norte de Oceanía, Asia, Europa y América del Sur (Elliott, 1992). Son reportados en el Neógeno de Europa, Australia, África, América del Norte y del Sur (Boles, 2005; Noriega y Cladera, 2008). Materiales provenientes del “Mesopotamiense” fueron referidos a Ciconiini cf. *Ciconia* sp. (Noriega y Agnolin, 2008). De confirmarse tal asignación, correspondería al registro más antiguo del género en América del Sur.

Gruiformes

Los Gruiformes son un grupo morfológicamente diverso, cuyo registro comprobado más antiguo es del Paleoceno tardío (Dyke y Van Tuinen, 2004).

Las grullas vivientes, incluidas en la familia Gruidae, son aves zancudas que habitan la totalidad de los continentes con la excepción de América del Sur y Antártida. Dicha familia es conocida tempranamente en el registro paleontológico desde el Eoceno de Europa, a través de numerosos reportes en el resto del Paleógeno y Neógeno de Eurasia y América del Norte (Noriega y Agnolin, 2008).

En sedimentos del “Mesopotamiense” se hallaron los restos de un Gruidae indeterminado, con ciertas semejanzas con el género *Grus* Linnaeus, 1758, aunque de difícil asignación genérica. Constituye el registro más austral de esta familia y único en América del Sur (Noriega y Agnolin, 2008).

Cariamiformes

El orden está conformado por aves cursoriales con representantes vivientes incluidos en la familia Cariamidae, conocidas comúnmente como chuñas o seriemas, las cuales habitan exclusivamente la zona centro-este de América del Sur (Gonzaga, 1996) y los extintos Phorusrhacidae, cuyos registros más antiguos son del Paleoceno de Brasil y Eoceno de la Antártida (Mourer-Chauviré *et al.*, 2011).

La historia evolutiva de los fororacos se inició entre finales del Cretácico o comienzos del Cenozoico, alcanzando una amplia distribución cronológica y geográfica durante el aislamiento de América del Sur en el “Terciario”.

Participaron posteriormente del Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) a partir del cual avanzaron hacia América del Norte (Alvarenga y Höfling, 2003). Cabe destacar el reciente hallazgo de un Phororhacoidea en África, el cual indicaría posibles conexiones transatlánticas durante el Neógeno temprano (Mourer-Chauviré *et al.*, 2011).

Dentro de este grupo se encuentran las subfamilias Brontornithinae, Phorusrhacinae, Patagornithinae, Psilopterinae y Mesembriornithinae (Alvarenga y Höfling, 2003; Alvarenga *et al.*, 2011; ver también nueva propuesta sistemática de Agnolin, 2009b). Los fororracos del “Mesopotamiense” corresponderían a tres de estas subfamilias (Noriega, 2000; Noriega y Agnolin, 2008), pero el carácter preliminar del registro se debe al carácter fragmentario de los materiales (Noriega y Agnolin, 2008). Del “Mesopotamiense” proceden ejemplares de dimensiones comparables con la talla de *Devincenzia pozzi* (Kraglievich, 1931) (Phorusrhacinae) y restos no asociados referidos tentativamente a *Andalgalornis steulleti* (Kraglievich, 1931) (ver Noriega y Agnolin, 2008). Alvarenga y Höfling (2003) consideran que las especies por ellos sinonimizadas en *Andalgalornis steulleti* (*i.e.*, *Phororhacos steulleti* Kraglievich, 1931, y *Phororhacos deautieri* Kraglievich, 1931, del “Mesopotamiense”, junto con *Andalgalornis ferox* Patterson y Kraglievich, 1960, del Mioceno Tardío de Catamarca) podrían ser taxones diferentes, pero entienden que por el momento, el material disponible no es suficiente para corroborar tal hipótesis. Sin embargo, Agnolin (2009b) consideró a los taxones del “Mesopotamiense” como *nomen dubium*, reconociendo solo a *A. ferox* como especie válida. Por último se conocen materiales del “Mesopotamiense” con dimensiones comparables con aquellas observadas en las especies de *Phorusrhacos* Ameghino, 1889 (Phorusrhacinae) o *Mesembriornis* Moreno, 1889 (Mesembriornithinae). Sin embargo, el estado de conservación de estos ejemplares, junto con la falta de consenso en la distinción de las diferentes subfamilias de Phorusrhacidae a partir de caracteres del tibiotarso distal, sólo permiten asignar sistemáticamente con certeza hasta el nivel familiar (Noriega y Agnolin, 2008).

PALEOBIOLOGÍA Y PALEOAMBIENTES

Rheiformes

Los Rheiformes son aves no voladoras, altamente adaptadas a la locomoción cursorial, con patas y cuellos largos (Folch, 1992). *Pterocnemia pennata* (d’Orbigny, 1834), el choique o ñandú petiso, se encuentra en ambientes áridos o semiáridos de Chile, Bolivia y Argentina

(Folch, 1992; Picasso *et al.*, 2011), en tanto que el ñandú común, *Rhea americana* (Linnaeus, 1758), se asocia a sabanas, bosques y estepas de regiones más cálidas y húmedas.

El registro fósil de una especie extinta de *Pterocnemia* en el “Mesopotamiense” de Entre Ríos, en un paleoambiente cálido y húmedo como el que ha sido inferido para dicha unidad a partir de evidencias geológicas y paleontológicas (Carlini *et al.*, 2000; Cione *et al.*, 2000), parecería a primera vista contradecir los requerimientos ambientales del taxón desde una perspectiva estrictamente actualista. Sin embargo, será necesario reconstruir la historia natural de los Rheidae mio-pliocénicos, con énfasis en los aspectos filogenéticos y paleobiogeográficos, a fin de arribar a hipótesis explicativas acerca de las distribuciones pretéritas de los taxones ancestrales, las migraciones y los posibles procesos de especiación acaecidos.

Anseriformes

Las especies de Oxyurinae son buceadoras, con patas cortas y colas generalmente largas. Habitan en ambientes dulceacuícolas como pantanos, lagunas, lagos, con vegetación emergente o flotante y rodeadas por arboledas e inclusive en zonas de manglares (Carboneras, 1992a).

Si el Oxyurinae del “Mesopotamiense” pertenecería al género *Manuherikia*, estaría adaptado al buceo, tanto en ambientes de agua dulce como salada, con un tamaño y quizás nicho similar al de la actual especie *Oxyura australis* Gould, 1837 (ver Worthy y Lee, 2008). Si estos materiales, en cambio, pertenecieran a *Mionetta*, sería un taxón con patas cortas, como las de los chapoteadores y de proporciones similares al actual género *Anas* (Worthy y Lee, 2008).

El Anatinae del “Mesopotamiense”, correspondería un ave con cuerpo redondeado apto para la flotabilidad, alas relativamente cortas, patas cortas y fuertes, picos amplios y cónicos. Son aves que pueden habitar una gran variedad de ambientes acuáticos, ya sean de aguas dulces o saladas, ríos, estuarios, zonas costeras de mares, lagos, lagunas con vegetación acuática, rodeadas por árboles dispersos entre pastizales (Carboneras, 1992a).

Pelecaniformes

Los representantes actuales de la familia Anhingidae viven mayormente en sitios de agua dulce continentales, o en ambientes marinos costeros, siempre que exista vegetación arbórea asociada donde establecer sus nidos. Se alimentan principalmente de peces y complementan su

dieta con anfibios, reptiles acuáticos e invertebrados, tales como moluscos, crustáceos e insectos (Orta, 1992).

El hallazgo de *M. paranensis* en la Fm. Paraná denota la presencia de un paleoambiente costero al mar con vegetación arbórea asociada (Noriega y Diederle, 2010). Por su parte, las especies de anhíngidos del “Mesopotamiense” dan cuenta de la presencia de un ambiente ribereño bordeado por selvas en galería (Noriega y Agnolin, 2008).

Macranhinga paranensis posee una masa estimada de alrededor de 5,4 kg y su nado habría sido similar al de los cormoranes (Phalacrocoracidae), tratándose de un buceo favorecido por la reducción de la neumaticidad de sus huesos y más poderoso que el de las anhingas actuales (Noriega, 2001). Seguramente capturaba sus presas por persecución y su vuelo habría sido más batido que el de las anhingas vivientes (Noriega, 2001).

Macranhinga ranzii tenía un tamaño estimado en alrededor de un 20 o 25% mayor que el de *Ma. paranensis* (Alvarenga y Guilherme, 2003).

El material referido a cf. *Giganhinga* sp. pertenece a un individuo con un peso estimado en 17,7 kg (Areta *et al.*, 2007), algo más pesado que el de la especie tipo *G. kiyuensis* (ver Rinderknecht y Noriega, 2002). Estas formas habrían contrarrestado la flotabilidad a expensas de su enorme peso, a fin de alcanzar mayores profundidades durante el buceo. Poseerían también buenas aptitudes para el nado gracias a una poderosa patada (Rinderknecht y Noriega, 2002), con posible pérdida de su capacidad de vuelo.

De confirmarse la presencia de *Anhinga minuta* y si se tiene en cuenta el tamaño y morfología de sus huesos, podría suponerse que tendría hábitos similares a los de las especies actuales, aunque quizás con menor capacidad de vuelo, dada la fuerte curvatura del húmero en el ala (Noriega, 1994).

La notable diversidad de tamaños de anhíngidos que convivieron durante el Mioceno Tardío en la Mesopotamia (Fig. 1), evidenciado por el amplio rango observado en las estimaciones de sus masas corporales, así como las diferentes capacidades de locomoción inferidas a partir de la morfología, habrían condicionado fuertemente sus hábitos y tipo de alimentación. Sería esperable encontrar a las formas de mayor tamaño en los cursos más caudalosos o cuerpos de agua más profundos, alimentándose de presas de mayores tamaños. En tanto que las formas medianas y pequeñas habrían desarrollado sus actividades en cursos de aguas de menor porte y/o en cercanías de las orillas, y su alimentación no sólo habría incluido vertebrados pequeños, sino también invertebrados.

La alta especialización de los taxones a un determinado tipo de alimentación, de locomoción o de hábitat, implica una estrecha dependencia de las especies con los ambientes complejos que se desarrollaban en la Mesopotamia durante el Mioceno Tardío. Esto debió signar marcadamente su supervivencia ante la profundidad de los sucesivos cambios fisiográficos y climático-ambientales acaecidos desde las etapas regresionales del “Mar Paranaense” hasta la continentalización definitiva de la región. Así, las modificaciones en la cuenca Paranaense a partir de la retirada del mar, producto tanto del establecimiento como de la continua alteración de los ambientes estrictamente dulceacuícolas (representados por ríos entrelazados de diferente envergadura y lagunas asociadas) y hasta de los más salobres de tipo estuarial o deltaico cercanos a la desembocadura del gran sistema fluvial del “Pre-Paraná”, habrían afectado la evolución de estas formas.

En este mismo sentido, Cenizo y Agnolin (2010) coinciden en que una combinación de cambios climáticos, regresión de los mares epicontinentales y la posterior pérdida de ambientes dulceacuícolas, junto a la competencia con falacrocorácidos y la afluencia de mamíferos carnívoros competidores desde el establecimiento del Istmo de Panamá, serían los causantes de esta extinción.

Phoenicopteriformes

Los fenicoptéridos o flamencos modernos son un grupo de grandes aves vadeadoras, con cuellos y patas largas, y con picos recurvados adaptados a la filtración del alimento (del Hoyo, 1992). Habitan cuerpos de aguas poco profundas generalmente salinos, salobres o alcalinos, costeros o lagunas interiores (del Hoyo, 1992).

Considerando los hábitos y hábitats arriba citados para las formas actuales, los flamencos registrados en la Fm. Paraná y en el “Mesopotamiense” son compatibles con poblaciones que podrían haber vivido en zonas de albuferas lindantes a las costas del “Mar Paranaense”, o bien en áreas deltaicas o lacustres someras desarrolladas dentro de la llanura aluvial del río “Pre-Paraná” cerca de su desembocadura al mar (Noriega *et al.*, 2009; Candela *et al.*, 2012)

Los palelódidos son flamencos extintos que presentan caracteres en su cintura pélvica y patas comparables con los de las aves buceadoras propulsadas por sus patas, tal como los macáes (Podicipedidae) (Cheneval y Escuillí, 1992). El aspecto de su mandíbula sugiere que pudieron haber tenido un primitivo aparato filtrador, comparable con especies planctívoras como las alcas (Alcidae) y algunos pingüinos (Spheniscidae) (Cheneval y Escuillí,

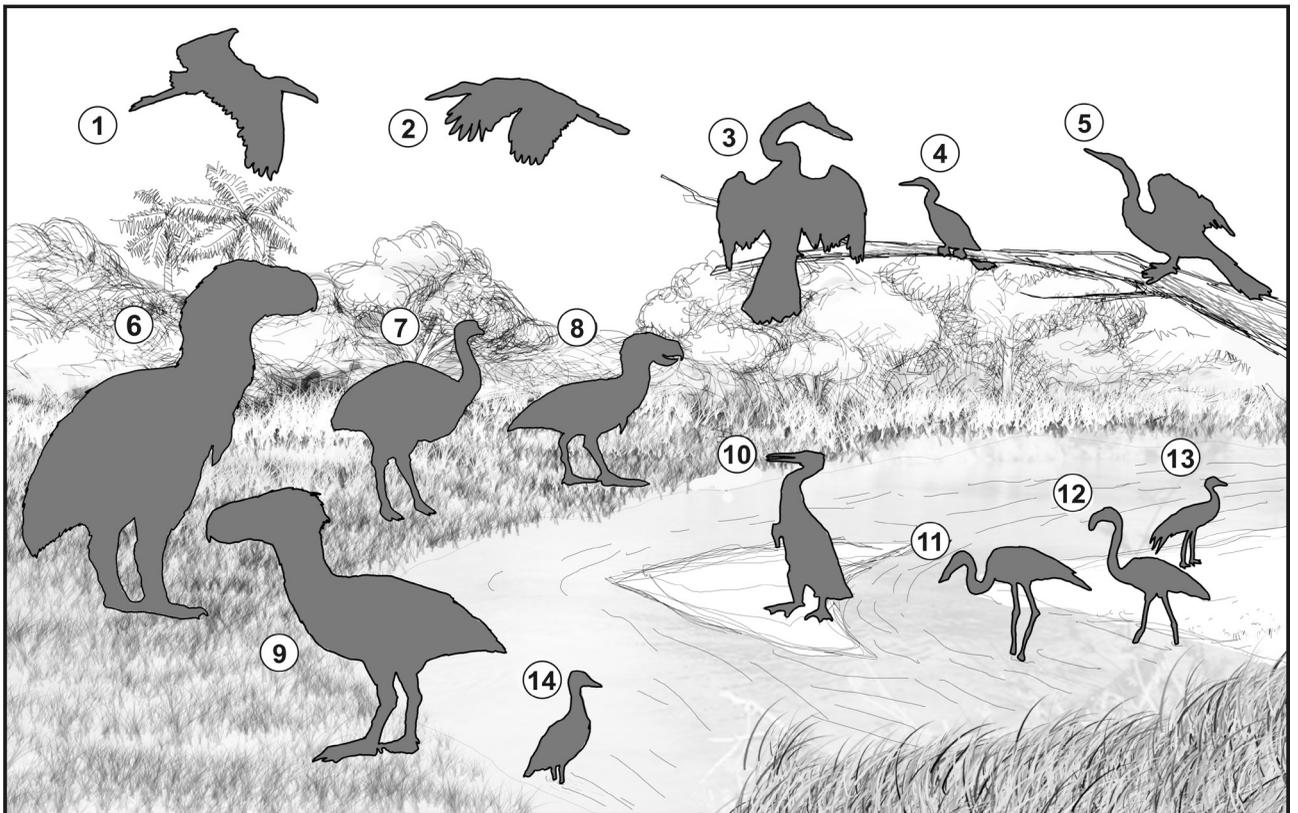


Figura 2. Escenario hipotético durante el Mioceno Tardío del área mesopotámica en la provincia de Entre Ríos, Argentina, incluyendo las aves registradas en el “Mesopotamiense” (Formación Ituzaingó). 1, cf. *Mycteria* sp.; 2, cf. *Ciconia* sp.; 3, *Macranhinga ranzii*; 4, cf. *Anhinga minuta*; 5, *Macranhinga paranensis*; 6, *Devincenzia pozzi*; 7, *Pterocnemia* sp.; 8, Phorusrhacidae indeterminado; 9, *Andalgalornis steulleti*; 10, cf. *Giganhinga* sp.; 11, *Megapalaelodus* sp.; 12, Phoenicopterinae indeterminado; 13, cf. *Grus* sp.; 14, Anatinae indeterminado.

1992). La probable presencia de glándula de la sal, insinuada por el surco en su cráneo, sugeriría que estas aves vivían asociadas a cuerpos de agua más o menos salinos (Cheneval y Escuillié, 1992), es decir en ambientes idénticos o similares a los propuestos para los fenicoptéridos.

Ciconiiformes

Los mictérinos prefieren los humedales de agua dulce, tales como lagunas, pantanos, así como estuarios, manglares y ríos con selvas en galería asociadas, de donde obtienen principalmente peces y, en menor medida, anfibios, serpientes y pequeños yacarés. Estas cigüeñas necesitan la presencia de árboles en cercanías al agua donde instalar sus nidos a resguardo de los depredadores (Elliott, 1992). Considerando la forma y tamaño del ejemplar del “Mesopotamiense”, resulta factible suponer que la especie fósil de *Mycteria* Linnaeus, 1758, tendría similares características biológicas que el representante actual.

Los ciconinos habitan mayormente humedales de zonas tropicales y subtropicales, tales como riberas de ríos, lagunas, pantanos y sabanas inundadas, aunque en menor medida pueden encontrarse en ambientes algo más secos, muchas veces con árboles asociados, para nidificar (Elliott, 1992). En América, esta tribu está representada por *Ciconia maguari* (Gmelin, 1789), la cual posee una dieta de anfibios, peces, pequeños roedores, serpientes e insectos acuáticos (Elliott, 1992).

Como los ejemplares del “Mesopotamiense” pueden referirse con cierto grado de certeza al género *Ciconia* Brisson, 1760, es posible suponer que estas formas fósiles hayan compartido los mismos tipos de ambientes y hábitos que las vivientes.

Gruiformes

Los gruídos actuales se hallan asociados a humedales poco profundos y zonas de praderas desde el Ártico a los trópicos (excepto América del Sur), en donde se alimentan de manera especializada u oportunista de una amplia variedad de ítems alimenticios, desde frutas, semillas y raíces, hasta invertebrados y pequeños vertebrados (Archibald y Meine, 1996).

Los especímenes aislados y fragmentarios del “Mesopotamiense” dan cuenta de un taxón cuyo tamaño y morfología es muy semejante al de los actuales gruídos, aunque su dificultosa asignación sistemática no permite establecer analogías seguras, en cuanto a requerimientos ecológicos, con ninguna de las especies vivientes conocidas. Por otra parte, su presencia tan aislada en el Neógeno

de América del Sur, con la simultánea primera y última aparición en el Mioceno de Entre Ríos, nos lleva a ser cautos en cuanto a la evaluación general del taxón.

Cariamiformes

Los fororrácidos, junto con los marsupiales carnívoros, fueron los máximos depredadores terrestres en la fauna de gran parte del Paleógeno y Neógeno (Tambussi y Noriega, 1996; Alvarenga y Höfling, 2003; Chiappe y Bertelli, 2006; Degrange *et al.*, 2012). Dicho dominio concluyó con la llegada de carnívoros placentarios desde América del Norte luego del establecimiento del Istmo de Panamá, lo que coincidió con una disminución en la diversidad taxonómica de los fororracos.

Los taxones descritos hasta el momento en el “Mesopotamiense” se corresponden con los morfotipos de los grandes (Phorusrhacinae o Mesembriornithinae) y los medianos (Patagornithinae) depredadores cursoriales con nula capacidad de vuelo (Patterson y Kraglievich, 1960; Alvarenga y Höfling, 2003). Estas especies contarían con pies robustos y piernas aptas para correr a altas velocidades y con alta maniobrabilidad, necesarias para perseguir y capturar eficientemente a sus presas (Degrange *et al.*, 2012).

Entre los estilos de depredación supuestos, los fororracos habrían usado sus fuertes picos para someter y matar directamente a sus presas o bien habrían desestabilizado a sus víctimas con patadas, para luego matarlas y desmembrarlas (Blanco y Jones, 2005; Degrange *et al.*, 2012).

CONCLUSIONES

Paleoambientes

Las aves del “Mesopotamiense” son en su mayoría indicadoras de ambientes acuáticos, ya sean fluviales, lacustres y palustres (Fig. 2), desarrollados en el contexto de la amplia llanura aluvial del río “Pre-Paraná” que generó los depósitos de la Fm. Ituzaingó. Los albardones y márgenes de los cursos de aguas habrían estado rodeados por vegetación arbórea higrófila del tipo selva en galería (Fig. 2), situación que puede ser inferida a partir de las necesidades ecológicas para establecer sus colonias y refugiarse por parte de anhíngidos y cícónidos (Noriega, 1995; Noriega y Agnolin, 2008) y confirmada por la evidencia paleobotánica (ver Brea *et al.*, 2013).

Asimismo, las áreas algo más alejadas de las riberas y con una fisonomía de vegetación más abierta, caracterizada por sabanas arboladas con alternancia de pastizales (Fig. 2), algunas conformando humedales inundables intermitentemente, serían propicias para la vida de gruídos,

anátidos y palelódidos. Los fororrácidos y rheidos, en tanto, prevalecerían en las zonas más altas o de tierra firme (Noriega, 1995, 2010; Noriega y Agnolin, 2008).

Por último, no deben quedar fuera de consideración los ambientes de humedales del tipo marismas o manglares, asociados a zonas de la costa marítima con anegación periódica por el régimen de mareas, donde los fenicoptéridos encontrarían su hábitat óptimo.

De aquí se desprende que la vasta extensión geográfica que significó el sistema fluvial del “Pre-Paraná”, junto a los humedales asociados a su llanura de inundación y desembocadura (ver Brunetto *et al.*, 2013), son claves para explicar la diversidad de aves presentes en el “Mesopotamiense”, como así también para suponer que el registro fósil del grupo es aún muy incompleto y taxonómicamente sesgado. Es altamente factible que familias actuales vinculadas al medio acuático, aún hoy sin representación en el “Mesopotamiense” (*e.g.*, Anhimidae, Ardeidae, Threskionithidae, Aramidae, Rallidae, Jacanidae, Charadriidae, entre otras), hayan formado parte de las comunidades del pasado.

Estas ausencias se hacen también evidentes al analizar el registro fósil desde el punto de vista de la representatividad taxonómica por nichos tróficos, ya que a excepción de las aves piscívoras (Anhingidae) y de los máximos depredadores (tipo alpha o “superdepredadores”) en la cima de la cadena trófica (Phorusrhacidae), las herbívoras (Gruidae), las omnívoras (Ciconiidae, Rheidae) y las filtradoras de pequeños organismos en toda la columna de agua (Anatidae, Palaelodidae) o en la superficie (Phoenicopteridae), resultan pobremente representadas. Tampoco se registran en el “Mesopotamiense” carroñeros especializados como los vultúridos (jotes y cóndores) que son frecuentes en las comunidades actuales y en el Paleógeno–Neógeno de América del Sur (Tonni y Noriega, 1998), quedando por el momento este rol limitado en forma facultativa a cicónidos y con dudas a fororrácidos (Degrange *et al.*, 2012).

Paleobiogeografía

El “Mesopotamiense” de la provincia de Entre Ríos (Argentina) presenta vinculaciones paleobiogeográficas a nivel de géneros compartidos con otras regiones de América del Sur como Brasil (*Anhinga*, *Macranhinga*, *Palaelodus*), Uruguay (*Devincenzia*) y Venezuela (*Anhinga*) (Noriega, 2010).

A nivel de las categorías de familia y subfamilia, se destaca la presencia aislada y única para el continente de un Gruidae indeterminado y de un ejemplar de Oxyuri-

nae (afín a los “Dendrocheninae” *Dendrochen*, *Mionetta* o *Manuherikia*), taxones que han sido también reportados en el “Terciario” *s.l.* de América del Norte, Europa y Oceanía (Worthy y Lee, 2008; Noriega, 2010).

El registro del “Mesopotamiense” comparte con otras asociaciones del Mioceno de Argentina los géneros *Andalgalornis* y *Megapaloelodus* (Fm. Andalhuala) y el género *Pterocnemia* (Fm. Aisol), ambas del Noroeste (NOA). Respecto a la región central y sur del país, comparte también a *Pterocnemia* (Fm. Cerro Azul) en la provincia de La Pampa y *Macranhinga* (Fm. Santa Cruz) en la provincia de Santa Cruz.

La escasez generalizada de información paleornitológica disponible y la falta de precisión en muchas de las determinaciones sistemáticas existentes no permiten aún cuantificar los datos, ni brindan evidencia de peso para establecer vinculaciones paleobiogeográficas certeras. No obstante, al comparar los listados de aves miocenas de distintas áreas geográficas del territorio argentino, se insinúa una sutil afinidad entre la Mesopotamia y la región del NOA.

AGRADECIMIENTOS

A A. Kramarz (MACN) y M. Reguero (MLP) por el préstamo de materiales de las colecciones paleontológicas a su cargo; P. Tubaro y C. Kopuchian (MACN) por acceso a materiales de comparación; C. Acosta Hospitaleche y F. Agnolin quienes arbitraron este trabajo y aportaron sugerencias para mejorarlo; D. Brandoni por sus comentarios y sugerencias; J. Ricle por la realización de las figuras; G. Vezzosi por las ilustraciones; PIP-CONICET y PICT-2007-392 (ANPCYT) financiaron las investigaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- Agnolin, F.L. 2009a. Una nueva especie del género *Megapaloelodus* (Aves: Phoenicopteridae: Palaelodinae) del Mioceno Superior del noroeste de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 11: 23–32.
- Agnolin, F.L. 2009b. *Sistemática y filogenia de las aves fororracoideas (Gruiformes: Cariamae)*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, 79 p.
- Agnolin, F.L. y Noriega, J.I. 2012. Una nueva especie de ñandú (Aves: Rheidae) del Mioceno tardío de la Mesopotamia Argentina. *Ameghiniana* 49: 236–246.
- Alvarenga, H.M.F. 1983. Uma ave ratita do Paleoceno brasileiro: bacia calcária de Itaboraí, estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Boletim do Museu Nacional, Rio de Janeiro, Geologia* 41: 1–11.
- Alvarenga, H.M.F. 1990. Flamingos fósseis da Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo, Brasil: Descrição de nova espécie. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 62: 335–345.
- Alvarenga, H.M.F. 1995. A large and probably flightless Anhinga from the Miocene of Chile. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 149–161.

- Alvarenga, H.M.F. y Guilherme, E. 2003. The anhingas (Aves: Pelecaniformes) from the Upper Tertiary (Miocene-Pliocene) of southwestern Amazonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 614–621.
- Alvarenga, H.M.F. y Höfling, E. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae. *Papéis Avulsos Zoologia* 43: 55–91.
- Alvarenga, H., Chiappe, L. y Bertelli, S. 2011. Phorusrhacids: the Terror Birds. En: G. Dyke y G. Kaiser (Eds.), *Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds*. 1st Edition, Wiley-Blackwell, Hoboken, p. 187–208.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Academia Nacional Ciencias de Córdoba* 6: 1–1028.
- Ameghino, F. 1895. Sobre las aves fósiles de Patagonia. *Boletín del Instituto Geográfico de Argentina* 15: 501–602.
- Archibald, G.W. y Meine, C.D. 1996. Family Gruidae (Cranes). En: J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the birds of the world*, vol. 3. *Hoatzin to auks*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 60–89.
- Areta, J.I., Noriega, J.I. y Agnolin, F.L. 2007. A giant darter (Pelecaniformes: Anhingidae) from the Upper Miocene of Argentina and weight calculation of fossil Anhingidae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 243: 343–350.
- Barnes, L.G. 1991. The fossil marine vertebrate fauna of the latest Miocene Almejas Formation on Isla Cedros, Baja California, Mexico. 1^a Reunión Internacional sobre Geología de la Península de Baja California (La Paz, 1991), *Resúmenes*: 10–11.
- Blanco, R.E. y Jones, W.W. 2005. Terror birds on the run: A mechanical model to estimate its maximum running speed. *Proceedings of Royal Society B* 272: 1769–1773.
- Boles, W.E. 2005. A review of the Australian fossil storks of the genus *Ciconia* (Aves: Ciconiidae), with the description of a new species. *Records of the Australian Museum* 57: 165–178.
- Brandoni, D. 2013. Los mamíferos continentales del “Mesopotamienense” (Mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina. Diversidad, edad y paleobiogeografía. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, *Publicación Especial* 14: 179–191.
- Brea, M., Zucol, A.F. y Franco, M.J. 2013. Paleoflora de la Formación Paraná (Mioceno Tardío), Cuenca Chaco-Paranense, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, *Publicación Especial* 14: 28–40.
- Brisson, M.J. 1760. *Ornithologia sive Synopsis Methodica*. C.J.B. Bauche, Paris.
- Brodkorb, P. 1961. Birds from the Pliocene of Juntura, Oregon. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences* 24: 169–184.
- 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.
- Campbell Jr., K.E. 1996. A new species of giant anhuinga (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) from the Upper Miocene (Huayquerian) of Amazonian Peru. *Contributions in Science* 460: 1–9.
- Candela, A.M., Bonini, R. y Noriega, J.I. 2012. First continental vertebrates from the marine Parana Formation (late Miocene, Mesopotamia, Argentina): chronology, biogeography, and palaeoenvironments. *Geobios* 45: 515–526.
- Carboneras, C. 1992a. Family Anatidae (ducks, geese and swans). En: J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World*, vol. 1, *Ostrich to Ducks*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 536–628.
- Carboneras, C. 1992b. Family Sulidae (gannets and boobies). En: J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World*, vol. 1, *Ostrich to Ducks*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 312–325.
- Carlini, A.A., Scillato Yané, G.J., Noriega, J.I. y Aceñolaza, F.G. 2000. Perezosos terrestres (Xenarthra: Tardigrada) del “Mesopotamienense” (Formación Ituzaingó, Mioceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia* 36: 13–27.
- Cenizo, M.M. y Agnolin, F.L. 2010. The southernmost records of Anhingidae and a new basal species of Anatidae (Aves) from the lower-middle Miocene of Patagonia, Argentina. *Alcheringa* 34: 493–514.
- Cenizo, M.M., Tambussi, C.P. y Montalvo, C.I. 2011. Late Miocene continental birds from the Cerro Azul Formation in the Pampean region (central-southern Argentina). *Alcheringa* 36: 47–68.
- Cheneval, J. y Escuillí, F. 1992. New data concerning *Palaelodus ambiguus* (Aves: Phoenicopteriformes: Palaelodidae): ecological and evolutionary interpretations. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series* 36: 208–224.
- Chiappe, L.M. y Bertelli, S. 2006. Skull morphology of giant terror birds. *Nature* 443: 929.
- 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., 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.
- Clarke, J.A., Tambussi, C.P., Noriega, J.I., Erickson, G.M. y Ketchum, R.A. 2005. Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous. *Nature* 433: 305–308.
- Cuello, J. 1988. Lista de las aves fósiles de la región Neotropical y de las islas Antillanas. *Paula-Coutiana* 2: 3–79.
- d’Orbigny, A. 1834. *Les oiseaux de L’Amérique: Voyage dans l’Amérique Méridionale* (1827-1835): Pitois Levrault, Paris, libro 2, itin. 67, note 2: 1–188.
- Degrange, F.J., Noriega, J.I. y Areta, J.I. 2012. Diversity and paleobiology of the Santacrucean birds. En: S.F. Vizcaíno, R.F. Kay y M.S. Bargo (Eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 138–155.
- del Hoyo, J. 1992. Family Phoenicopteridae (flamingos). En: J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World*, vol. 1, *Ostrich to Ducks*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 508–526.
- Diederle, J.M., Noriega, J.I. y Acosta Hospitaleche, C. 2012. Nuevos materiales de *Macranhinga paranensis* Noriega (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) del Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 15: 203–210.
- Dyke, G.J. y Van Tuinen, M. 2004. The evolutionary radiation of modern birds (Neornithes): Reconciling molecules, morphology and the fossil record. *Zoological Journal of the Linnean Society* 141: 153–178.
- Elliott, A. 1992. Family Ciconiidae (storks). En: J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World*, vol. 1, *Ostrich to Ducks*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 436–465.
- Feduccia, A. 1996. *The origin and evolution of birds*. Yale University Press, New Haven y Londres, 420 p.
- Folch, A. 1992. Family Rheidae (rheas). En: J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World*, vol. 1, *Ostrich to Ducks*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 84–89.

- Frenguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55–256.
- Gmelin, J.F. 1789. En: C. Linnaeus (Ed.), *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, Cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Editio decima tertia, Reformata, Laurentii Salvii, Estocolmo 1, p. 623.
- Gonzaga, L.P. 1996. Family Cariamidae (seriemas). En: J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sartagal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World, vol. 3. Hoatzin to Auks*, Lynx Edicions, Barcelona, p. 234–239.
- Gould, J. 1837. A small collection of Birds from Swan River, presented to the Society by Lieut. Breton and Capt. Brete. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1836: 85–86.
- Gray, G.R. 1871. *Hand-list of genera and species of birds, distinguishing those contained in the British Museum*. Taylor and Francis, Londres, 350 p.
- Kraglievich, L. 1931. Contribución al conocimiento de las aves fósiles de la época araucocentrriana. *Physis* 10: 304–315.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae Per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, Cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Laurentii Salvii, Estocolmo, 824 p.
- Livezey, B.C. y Martin, L.D. 1988. The systematic position of the Miocene anatid *Anas* (?) *blanchardi* Milne-Edwards. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 196–211.
- Martin, L.D. y Mengel, R.M. 1975. A new species of *Anhinga* (Anhingidae) from the Upper Pliocene of Nebraska. *The Auk* 92: 137–140.
- Martínez-Vilalta, A. y Motis, A. 1992. Family Ardeidae (herons). En: J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sartagal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World, vol. 1, Ostrich to Ducks*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 376–429.
- Miller, A.H. 1944. An avifauna from the Lower Miocene of South Dakota. *Bulletin of the Department of Geological Sciences* 27: 85–100.
- Milne-Edwards, A. 1863. Mémoire sur la distribution géologique des oiseaux fossils et description de quelques espèces nouvelles. *Annales des Sciences Naturelles* 4: 132–176.
- Moreno, F.P. 1889. Breve reseña de los progresos del Museo La Plata, durante el segundo semestre de 1888. *Boletín del Museo La Plata* 3: 1–44.
- Mourer-Chauviré, C., Tabuce, R., Mahboubi, M., Adaci, M. y Bensalah, M. 2011. A Phororhacoid bird from the Eocene of Africa. *Naturwissenschaften* 98: 815–823.
- Noriega, J.I. 1992. Un nuevo género de Anhingidae (Aves: Pelecaniformes) de la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior) de Argentina. *Notas del Museo de La Plata, Paleontología* 21: 217–223.
- Noriega, J.I. 1994. [*Las Aves del "Mesopotamiense" de la provincia de Entre Ríos, Argentina*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 162 p.].
- Noriega, J.I. 1995. The avifauna from the 'Mesopotamian' (Ituzaingó Formation; Upper Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 141–148.
- Noriega, J.I. 2000. Nuevos restos de Phororhacidae (Aves: Gruiformes) del Mesopotamiense (Fm. Ituzaingó; Mioceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 37: 31R.
- Noriega, J.I. 2001. Body mass estimation and locomotion of the Miocene pelecaniform bird *Macranhinga*. *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 115–128.
- Noriega, J.I. 2002. Additional material of *Macranhinga paranensis* Noriega 1992 (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) from the Upper Miocene Ituzaingó Formation of Entre Ríos Province, Argentina. En: Z. Zhou y F. Zhang (Eds.), *Proceedings 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution*. China Science Press, Beijing, p. 51–61.
- Noriega, J.I. 2010. Las Aves del "Mesopotamiense" (Mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina: paleoambientes y vinculaciones paleobiogeográficas. *10^{mo} Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 7^{mo} Congreso Latinoamericano de Paleontología* (La Plata, 2010), *Actas*: 104.
- Noriega, J.I. y Agnolin, F.L. 2008. El registro paleontológico de las aves del 'Mesopotamiense' (Formación Ituzaingó; Mioceno tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino III. Miscelánea* 17: 123–142.
- Noriega, J.I. y Alvarenga, H.M.F. 2002. Phylogeny of the Tertiary giant anhingas (Pelecaniformes: Anhingidae) from South America. En: Z. Zhou y F. Zhang (Eds.), *Proceedings of the 5th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution*. China Science Press, Beijing, p. 41–49.
- Noriega, J.I. y Cladera, G. 2008. First record of an extinct marabout stork in the Neogene of South America. *Acta Palaeontologica Polonica* 53: 593–600.
- Noriega, J.I. y Diederle, J.M. 2010. Nuevos materiales de *Macranhinga paranensis* Noriega (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) del Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *10^{mo} Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 7^{mo} Congreso Latinoamericano de Paleontología* (La Plata, 2010), *Actas*: 104.
- Noriega, J.I. y Piña, C.I. 2004. Nuevo material de *Macranhinga paranensis* (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) del Mioceno Superior de la Formación Ituzaingó, provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 41: 115–118.
- Noriega, J.I. y Vezzosi, R.I. 2011. The record of *Opisthodactylus Ameghino* 1891 (Aves, Rheiformes) from the Late Miocene of Northwestern Argentina. *4^o Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados* (San Juan, 2011), *Resúmenes*: 192.
- Noriega, J.I., Candela, A.M. y Bonini, R.A. 2009. Primeros registros de vertebrados terrestres en la Formación Paraná (Mioceno mediotardío), provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 46: 40R.
- Olson, S. 1985. The fossil record of birds. En: D. Farner, J. King, y K. Parkes (Eds.), *Avian Biology*, vol. 8. Academic Press, Nueva York, p. 79–252.
- Orta, J. 1992. Family Anhingidae (darters). En: J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sartagal (Eds.) *Handbook of the Birds of the World, vol. 1, Ostrich to Ducks*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 354–361.
- Patterson, B. y Kraglievich, J.L. 1960. Sistemática y nomenclatura de las aves Fororacoideas del Plioceno argentino. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata* 1: 1–51.
- Pérez, L.M. 2013. Nuevo aporte al conocimiento de la edad de la Formación Paraná, Mioceno de 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: 7–12.
- Picasso, M.B., Degrange, F.J., Mosto, M.C. y Tambussi, C.P. 2011. Un individuo juvenil de *Pterocnemia pennata* (Aves: Rheidae) en el Pleistoceno de la región Pampeana: implicancias ontogenéticas y ambientales. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 28: 192–200.
- Rasmussen, D.T. y Kay, R.F. 1992. A Miocene anhinga from Colombia, and comments of the zoogeographic relationships of South America Tertiary's avifauna. En: K.E. Campbell, (Ed.), *Papers in Avian*

- Paleontology honoring Pierce Brodkorb. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series* 36: 225–230.
- Rinderknecht, A. y Noriega, J.I. 2002. Un nuevo género de Anhingidae (Aves: Pelecaniformes) de la Formación San José (Plioceno-Pleistoceno) del Uruguay. *Ameghiniana* 39: 183–191.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 25: 1–249.
- Tambussi, C.P. 1995. The fossil Rheiformes from Argentina. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 121–129.
- Tambussi, C.P. 2011. Paleoenvironmental and faunal inferences based upon the avian fossil record of Patagonia and Pampa: what works and what does not. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 458–474.
- Tambussi, C.P. y Noriega, J.I. 1996. Summary of the avian fossil record from the southern South America. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 245–264.
- Tonni, E.P. y Noriega, J.I. 1998. Los cóndores (Ciconiiformes, Vulturidae) de la región pampeana de la Argentina durante el Cenozoico tardío: Distribución, interacciones y extinciones. *Ameghiniana* 35: 141–150.
- Ubilla, M., Perea, D., Tambussi, C.P. y Tonni, E.P. 1990. Primer registro fósil de Phoenicopteridae (Aves: Charadriiformes) para el Uruguay (Mio-Plioceno). *Anais Academia Brasileira de Ciências* 62: 61–68.
- Worthy, T.H. 2008. [Tertiary fossil waterfowl (Aves: Anseriformes) of Australia and New Zealand. Tesis Doctoral, University of Adelaide, Adelaide, 415 p.].
- Worthy, T.H. 2009. Descriptions and phylogenetic relationships of two new genera and four new species of Oligo-Miocene waterfowl (Aves: Anatidae) from Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 411–454.
- Worthy, T.H. y Lee, M.S.Y. 2008. Affinities of Miocene waterfowl (Anatidae: *Manuhirikia*, *Dunstanetta* and *Miotadorna*) from the St Bathans fauna, New Zealand. *Palaeontology* 51: 677–708.
- Worthy, T.H., Tennyson, A.J.D., Jones, C., McNamara, J.A. y Douglas, B.J. 2007. Miocene waterfowl and other birds from Central Otago, New Zealand. *Journal of Systematic Palaeontology* 5: 1–39.
- Worthy, T.H., Tennyson, A.J.D., Archer, M. y Scofield, R.P. 2010. First Record of *Palaelodus* (Aves: Phoenicopteriformes) from New Zealand. *Records of the Australian Museum* 62: 77–88.

Apéndice 1

Taxones reportados para las formaciones Paraná e Ituzaingó

Formación Paraná

PELECANIFORMES

ANHINGIDAE

Macranhinga paranensis

PHOENICOPTERIFORMES

PHOENICOPTERIDAE

***Phoenicopterus* sp.**

Formación Ituzaingó

RHEIFORMES

RHEIDAE

***Pterocnemia* sp.**

ANSERIFORMES

ANATIDAE

OXYURINAE indeterminado

ANATINAE indeterminado

PELECANIFORMES

ANHINGIDAE

Macranhinga paranensis

Macranhinga ranzii

cf. ***Giganhinga* sp.**

cf. ***Anhinga minuta***

PHOENICOPTERIFORMES

PALAELODIDAE

Palaelodus* cf. *P. ambiguus

***Megapaloelodus* sp.**

PHOENICOPTERIDAE

PHOENICOPTERINAE indeterminado

CICONIIFORMES

CICONIIDAE

MYCTERIINI

cf. ***Mycteria* sp.**

CICONIINI

cf. ***Ciconia* sp.**

GRUIFORMES

GRUIDAE

GRUINAE

cf. ***Grus* sp.**

CARIAMIFORMES

PHORUSRHACIDAE

PHORUSRHACINAE

Devincenzia pozzii

PATAGORNITHINAE

Andalgalornis stulleti

PHORUSRHACIDAE indeterminado