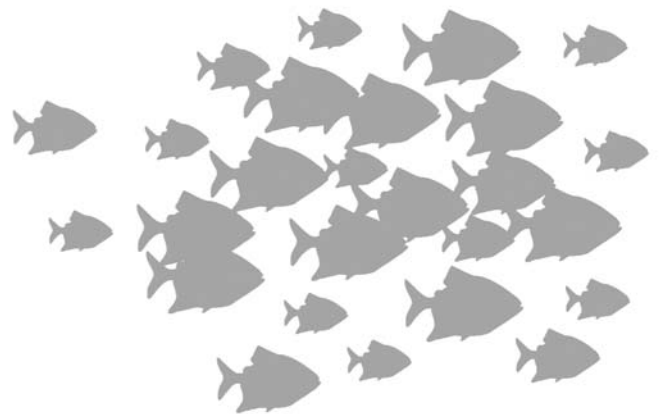


---

# PECES, ANFIBIOS E INVERTEBRADOS CENOZOICOS





# Peces continentales y anfibios cenozoicos de Argentina: los últimos cincuenta años



Alberto L. CIONE\* y Ana M. BÁEZ

**Abstract.** FRESHWATER FISH AND AMPHIBIANS OF THE CENOZOIC OF ARGENTINA: THE LAST FIFTY YEARS. Cenozoic fish and amphibians, represented by anurans, have been known in Argentina since the XIX century, but their records do not match with the taxonomically rich and morphologically diverse living fauna as many conspicuous components remain unrecorded. Nevertheless, these fossil occurrences are significant to our understanding of the origin and evolution of the South American ichthyofauna and batrachofauna. With regard to both groups, it is evident that some lineages were already present in the late Mesozoic; also, most Cenozoic finds occur in Eocene and Miocene beds owing to the abundant exposures of these ages. Several fish groups predominant today appear in the Eocene and, especially, the Miocene; extant genera occur in the Paleogene and some recent species date back to the Miocene. This strongly contrasts with mammals, most extant genera of which make their appearance in the Pleistocene and living species during the latest Pleistocene. Whereas half of the present paleomastofauna is of Holarctic origin, the ancestral groups entering South America during the late Neogene Great American Biotic Interchange, no fish and few Holarctic amphibians dispersed into South America. In contrast, some South American species migrated to North America across the Panama isthmus or prior to its completion. Instances of local extinctions that might be related to global climatic changes and tectonic events are known for fish and anurans.

**Palabras clave.** Teleostei. Anura. Biogeografía. Evolución.

**Key words.** Teleostei. Anura. Biogeography. Evolution.

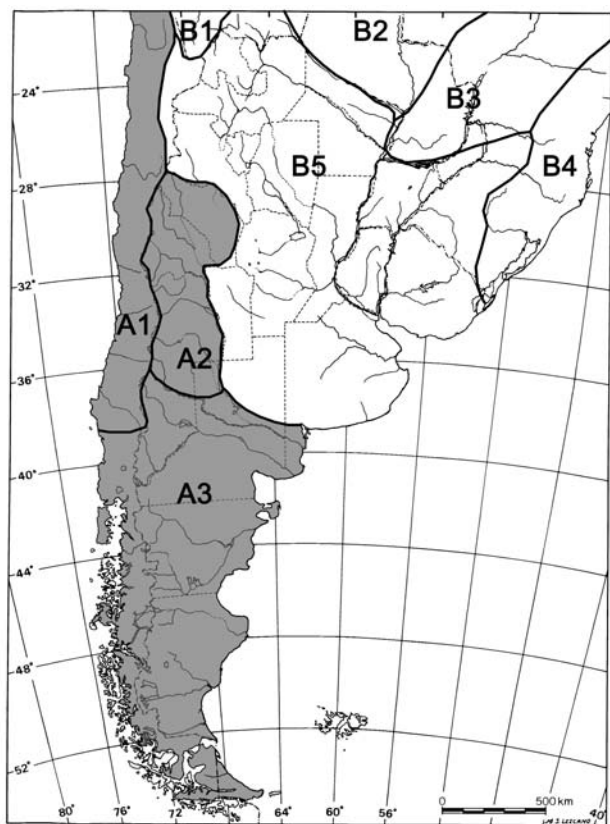
## Introducción

Los últimos cincuenta años, período de fructífera existencia de la revista de la Asociación Paleontológica Argentina, han sido testigos de numerosos avances, metodológicos y fácticos, de gran impacto en el estudio de la evolución de peces y anfibios. Entre las novedades metodológicas pueden destacarse la cladística, la nueva biogeografía(s), la tectónica global, los estudios taxonómicos generalizados y transformados en disciplina, el reloj molecular, las filogenias moleculares y su contrastación con las filogenias basadas en morfología, los estudios sobre el desarrollo de las formas vivientes y fósiles, la aparición de las filogenias cuantitativas, las nuevas propuestas filogenéticas a gran escala, tanto involucrando taxones extinguidos, como exclusivamente formas vivientes, la importancia de la interrelación entre mecanismos del desarrollo y patrones evolutivos, los mapeos genéticos (en especial de genes Hox), la morfometría aplicada a la paleontología, las inter-

pretaciones morfofuncionales, las reconstrucciones de antiguas redes tróficas, la tomografía computada, la informática aplicada a distintas disciplinas. A ello se agregan publicaciones y proyectos tales como el *Traité de Paléontologie*, el *Handbook of Palaeoichthyology* y el *Handbook of Paleoherpétology*, *Amphibian species of the world*, la revista *Palaeoichthyologica*, el proyecto *The Tree of Life*, y muchos más.

Las novedades fácticas en estos grupos de vertebrados incluyen el masivo descubrimiento de fósiles de nuevos taxones, tales como los hallazgos de agnatos en el Cámbrico de China, el descubrimiento de restos de agnatos excepcionalmente preservados en el Ordovícico de Sudamérica, los novedosísimos agnatos furcacaudiformes silúricos, las detalladas descripciones de los más antiguos actinopterigios del Devónico, los placodermos y dipnoos del Devónico de Australia, los estudios esqueléticos en elasmobranchios, la descripción de los peces extraordinariamente preservados de la Formación Santana de Brasil, la descripción de los peces marinos cretácico tardíos del Líbano, la nueva interpretación de las relaciones de los tiburones lamniformes, entre muchas otras. A ello se suman, entre otros aportes, los hallazgos y reinterpretaciones de los más antiguos te-

\*Coordinador, [acione@museo.fcnym.unlp.edu.ar](mailto:acione@museo.fcnym.unlp.edu.ar)



**Figura 1.** Ictiogeografía continental de Sudamérica austral (Ringuelet, 1975 modificado por Dyer, 2000) / *continental ichthyogeography of southern South America* (Ringuelet, 1975 modified by Dyer, 2000) **A1-A3:** Subregión Austral. **A1,** Provincia Chilena; **A2,** Provincia Cuyana; **A3,** Provincia Patagónica. **B1-B18:** Subregión Brasilica; **B1,** Provincia Tititaca; **B2-B4,** Dominio Paranense; **B2,** Provincia del Alto Paraguay; **B3,** Provincia del Alto Paraná; **B4,** Provincia Parano-Platense; **B5,** Provincia de los ríos costeros del sudeste de Brasil.

trápodos conocidos del Devónico de Groenlandia, los nuevos registros de formas intermedias entre peces y tetrápodos del Devónico de Canadá y de Australia, los descubrimientos de salamandras en el Jurásico de China, de cecilias con restos de miembros y de ranas basales en Jurásico Inferior de Arizona, los hallazgos de las importantes batracofaunas del Cretácico Inferior de Israel y del Oligoceno de la República Checa. Todas estas nuevas herramientas y descubrimientos han dado un marco enriquecido al análisis del registro de peces y anfibios.

América del Sur y América Central tienen la ictiofauna de agua dulce más rica en especies (y probablemente más diversa morfológicamente) del mundo. De hecho, se estima que incluye 8000 especies; esa cifra representa el 46% de las especies de peces de agua dulce, 25% de todas las especies de peces continentales y marinos y quizás 10% de los vertebrados del mundo! (véase Vari y Malabarba, 1998; Nelson, 2006). De esa diversidad, se ha determinado que unas 450 especies endémicas habitan el territorio

A.P.A. Publicación Especial 11, 2007

argentino (López *et al.*, 2003; Menni, 2004). Sin embargo, la riqueza de especies está concentrada en el noreste de Argentina en tanto que la mayor parte de su territorio tiene una ictiofauna pobre a pobrísima (Ringuelet, 1975). La primera se incluye dentro de lo que se denomina Subregión Brasilica en tanto que la segunda dentro de la Subregión Austral (figura 1). El registro fósil tampoco es muy abundante, aunque ha aportado algunos especímenes sumamente informativos.

En lo que respecta a los anfibios vivos, ellos muestran una extraordinaria diversidad biológica, comparable a la de los mamíferos placentarios, y constituyen un importante componente de la fauna de vertebrados con cerca de 6000 especies; de esas especies el menor número (173) corresponde a cecilias, el siguiente a salamandras (548) y el mayor (alrededor de 5.300), a anuros (Frost *et al.*, 2006, Amphibia Web, 2006). Como en el caso de los peces de agua dulce, la fauna anfibiana de Sudamérica es una de las más diversas del mundo, comprendiendo representantes de anuros, cecilias y salamandras que alcanzan por lo menos un tercio de las especies a nivel mundial. De esos tres grupos, el más abundante actualmente en Sudamérica es el de los anuros, que tiene los rangos de distribución geográfica y ecológica más amplios, lo que también ocurre con el registro fósil. En general, la diversidad decrece con la latitud, aunque el registro fósil es más continuo en la parte austral del continente, en parte por el mayor desarrollo allí de la disciplina. Con excepción de los pípidos, la anurofauna sudamericana está constituida por los neobatracios, un clado que incluye el 95% de las especies vivientes. Estudios recientes, utilizando métodos de reloj molecular relajado, y con algunos puntos de calibración basados en datos fósiles, han estimado que las divergencias basales de los neobatracios datan del Cretácico Temprano (Wiens, 2007), o aún del Jurásico (Roelants *et al.*, 2007). En general, la interpretación del registro en este momento se ve dificultada por la falta de datos morfológicos que soporten la mayoría de los nodos internos, aunque hay evidencias claras de que algunos linajes de neobatracios estaban ya diferenciados en el Cretácico Superior (Báez, 1987; Báez y Perú, 1989).

Varias teorías se han propuesto para explicar la inusual riqueza de especies del continente. Una de ellas es la de los refugios que plantea que la gran diversidad es resultado de los cambios climáticos pleistocenos. Sin embargo, tanto el registro fósil como las predicciones a partir de filogenias basadas en datos moleculares y morfológicos señalan que gran parte de la diversificación comenzó muy anteriormente que el Pleistoceno (p. ej., Vari y Weitzman, 1990; Lundberg, 1998; Calcagnotto *et al.*, 2005). Incluso se han detectado varias especies vivientes en el Eoceno y Mioceno de

Argentina y de otros países, señalando estasis prolongada y cladogénesis temprana (p. ej., Fernández *et al.*, 1973; Lundberg, 1996; Cione y Casciotta, 1997; Lundberg *et al.*, 1988). Esto se hace aún más evidente en los elasmobranquios, con géneros que datan del Jurásico (Cappetta, 1987). No obstante, hay evidencias moleculares de fenómenos muy recientes de especiación (p. ej., Barluenga *et al.*, 2006).

Sin lugar a dudas, aún cuando falta mucha información, el fin del siglo XX y el comienzo del XXI se han constituido en el período más fructífero en el relevamiento de las ictio y batracofaunas sudamericanas incluyendo avances significativos en lo que respecta a hipótesis de relaciones filogenéticas, esenciales para analizar la biogeografía histórica. Entre los referidos a los peces del continente, tanto marinos como de agua dulce, pueden citarse los de Casciotta y Arratia (1993), Costa (1998), Dyer (1998), Kullander (1998), Vari y Malabarba (1998), Rodilez-Hernández *et al.* (2005) y Albert y Fink (2007), entre otros. Patrones históricos repetidos se han hallado en varias áreas del continente. Por otra parte, las aguas continentales del extremo austral de Sudamérica son muy peculiares tanto en composición como en diversidad ictiofaunística (Ringuelet, 1975; Cione, 1986a; Arratia *et al.*, 1997; Menni, 2004). En lo que respecta a los anfibios, es enorme la gran diversidad específica descubierta desde 1985, con un crecimiento aproximado del 48% (Frost *et al.*, 2006), pero aún subsisten discrepancias con respecto al orden de ramificación de varios linajes representados hoy día. No obstante, las contribuciones de Crawford y Smith (2005), Faivovich *et al.* (2005), Pauly *et al.* (2004), Grant *et al.* (2006) y Pramuk (2006), en lo que respecta a grupos con representación en el continente, constituyen algunos pocos ejemplos de los numerosos intentos recientes por dilucidar sus relaciones.

Los registros de peces fósiles sudamericanos no son escasos pero, a diferencia de lo que sucede con mamíferos y aves, no están concentrados en Argentina, mientras que en el caso de los anuros los hallazgos provienen mayormente del extremo austral del continente. El único análisis extenso de los materiales fósiles de peces de Argentina (abarcando toda Sudamérica austral) fue realizado por Arratia y Cione (1996; véase asimismo Cione, 1986a; Cione *et al.*, 2000 para peces cenozoicos; Cione y Pereira, 1987, 1990; López-Arbarello, 2004a, para peces mesozoicos). En el caso de los anfibios, Báez (1986, 2000) analizó el registro terciario del continente, considerando por un lado las relaciones de los grupos tal como eran entendidas entonces y por otro su distribución en relación al clima y geografía presente y pasada. Previamente, Gasparini y Báez (1975) y Báez y Gasparini (1979) habían incluido información sobre los anuros en su revisión de la herpetofauna terciaria de Argentina.

Asimismo, Estes y Báez (1985) examinaron el registro herpetofaunístico del Cenozoico de ambas Américas con el objetivo de contribuir al conocimiento de los episodios de intercambio faunístico americano a base de las evidencias paleontológicas.

En la presente contribución se describen sucintamente las asociaciones de peces y anfibios y la naturaleza del registro, se analiza la biogeografía en función de algunas hipótesis filogenéticas y cambios ambientales y se comenta la significación de los fósiles del área en el análisis filogenético de los grupos involucrados. La bibliografía utilizada es sólo una selección de la existente debido a razones de espacio disponible.

## Los grandes grupos de peces y anfibios actuales

### *Peces*

Los vertebrados que denominamos peces son en realidad un agrupamiento parafilético. En el Cenozoico argentino se encuentran presentes taxones tales como los neoseláceos, los dipnoos y los teleósteos. Los tiburones y rayas actuales (*Neoselachii*) y algunos órdenes se remontan por lo menos al Jurásico (Maisey *et al.*, 2004). Actualmente existe cierto debate sobre las relaciones filogenéticas de los distintos grupos involucrados (Carvalho, 1996; Compagno, 2001). Entre los peces óseos, los neopterigios se remontan al Pérmico y los teleósteos al Triásico (Patterson, 1993; Nelson, 2006) en tanto que algunos órdenes vivientes aparecen en el Jurásico (Patterson, 1993). Entre otros problemas a resolver, se discute sobre qué taxones deben incluirse entre el grupo troncal de los teleósteos (Arratia, 2004).

Aunque la mayoría de los peces no ha sufrido grandes pérdidas a través de las extinciones masivas del Fanerozoico tardío, varios grupos cretácicos importantes desaparecieron en la extinción del Cretácico-Paleógeno (Patterson, 1993; Kriwet y Benton, 2004). A pesar de que se extinguieron tanto actinopterigios como elasmobranquios, en el caso de los primeros lo hicieron formas especializadas, pero entre los elasmobranquios hubo pérdidas tanto en los depredadores de mar abierto como en las formas durófagas demersales. En el caso de los elasmobranquios recién al fin del Paleoceno y comienzo del Eoceno se recuperó la diversidad previa (Kriwet y Benton, 2004).

### *Anfibios*

Las formas vivientes comprenden Anura, Caudata y Gymnophiona, cuyo conocimiento en lo

que respecta a su diversificación a gran escala se ha visto incrementado en años recientes con la incorporación de la evidencia molecular, si bien aún no son muchos los intentos de síntesis general combinando esa evidencia con la morfológica. Recientes análisis han corroborado que los anfibios vivientes constituyen un grupo monofilético con respecto a Amniota (Frost *et al.*, 2006; Roelants *et al.*, 2007) y favorecen una relación más cercana de Anura y Caudata. Los datos paleontológicos indican que al menos en el Jurásico Temprano los linajes representados por anuros, salamandras y cecilias estaban ya separados (Jenkins y Walsh, 1993; Gao y Shubin, 2003). De estos grupos el más diverso es el de los anuros en el que se reconocen una serie de linajes sobre cuya secuencia de diferenciación no hay consenso, los "arqueobatracios", y un clado que incluye la casi totalidad de las especies vivientes, los neobatracios. Entre los primeros se registran ya en el Jurásico Superior pipoideos y discoglosoideos (*s.l.*) y en el Cretácico Superior los pelobátidos (Rocek y Nessov, 1993). Los segundos se remontan al Cretácico Temprano (Moura y Báez, 2006).

## Los grupos sudamericanos actuales

### Peces

Los peces actuales dominantes son teleósteos. Hay una familia de rayas de agua dulce (Potamotrygonidae) y las rayas Pristidae y el tiburón *Carcharhinus leucas* son anfibióticos. Los grupos de teleósteos dominantes son los ostariofisos otofisi: Siluriformes, Gymnotiformes y Characiformes. No hay otros otofisi endémicos tales como los Cypriniformes. Otros grupos abundantes son los Atherinomorpha Cyprinodontiformes y Atheriniformes y los Perciformes Cichlidae, Nandidae, Percichthyidae, Sciaenidae, y Perciliidae. Menos diversos son los Osteoglossiformes, Osmeriformes, Pleuronectiformes, Tetraodontiformes, Beloniformes, Clupeiformes, Eleotridae, Lepidosirenidae y Geotridae, entre otros grupos (para una síntesis, véase Malabarba *et al.* (eds., 1998). También hay formas de teleósteos anfibióticos (Ringuelet, 1975; Menni, 2004).

### Anfibios

La fauna de anfibios de América del Sur está dominada por los anuros, si bien las salamandras están representadas por los Plethodontidae y las cecilias por los basales Rinotrematidae, los acuáticos Tiflonectidae y los Ceciliidae. La fauna de anuros se

caracteriza por su diversidad taxonómica y alto grado de endemismo, en gran parte debido al contexto geográfico en el que se desarrolló gran parte de su historia. Los anuros no-neobatracios están restringidos a los Pipidae, representados por el género *Pipa*. En contraste, los dos grandes subclados de neobatracios, particularmente el especioso Hyloides (*sensu* Frost *et al.*, 2006), componen el resto de la fauna. Tradicionalmente se consideró a los hyloides Leptodactylidae (incluyendo alrededor de 57 géneros) como el grupo más diverso y característico de la fauna sudamericana. Sin embargo, recientes análisis filogenéticos basados tanto en datos moleculares (Frost *et al.*, 2006; Roelants *et al.*, 2007) como en caracteres morfológicos principalmente larvales han corroborado la sospecha de que en su extensión usual no constituye un grupo monofilético. Otros grupos de neobatracios representados son los Hylidae, Bufonidae, Dendrobatidae y Centrolenidae, entre los hyloides, y Microhylidae y Ranidae, entre los ranooides.

## El contexto geográfico sudamericano

Durante la mayor parte del Cenozoico, América del Sur estuvo aislada de otros continentes (véase Scotese, 2007). Para el comienzo del Terciario, hacía unos 50 millones de años que se había separado totalmente de África (Aptiano), sólo habría habido una conexión efímera en el Cretácico Tardío con América del Norte (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 2007). Varios datos biogeográficos indican que habría habido una conexión continental de América del Sur con Australia *via* Antártida (por ejemplo, la presencia de un ornitorrinco en el Paleoceno sudamericano: Pascual y Ortiz Jaureguizar, 2007). Esta conexión desapareció totalmente con la formación del Estrecho del Drake y el establecimiento la Corriente Circum Antártica. Este evento es difícil de precisar debido a que se desconoce cuándo se movilizaron varios "microcontinentes", entre ellos los de las Georgias y las Orcadas del Sur. Una fecha razonable para su formación puede rondar los 30 Ma (véase Pfuhl y McCave, 2006). Durante el Mioceno se habrían desarrollado algunas conexiones con América del Norte *via* las islas caribeñas. Hacia el fin del Cenozoico (menos de 3 Ma), una conexión relativamente estable se formó con América Central (Woodburne *et al.*, 2006).

Las vías de agua sudamericanas están determinadas por la persistencia de los macizos de Guayana y Brasilia, la dominante presencia de los Andes emergentes en el oeste, las cuencas fluctuantes al este de la Cordillera y varios arcos estructurales (Lundberg *et al.*, 1998). Actualmente, 93 % del drenaje de agua dulce corre hacia el Atlántico pero seguramente, esta

proporción ha variado a través del Cenozoico (figura 2). El continente ha estado comprimiéndose en dirección este-oeste con el desarrollo paulatino de los Andes como uno de sus resultados. Lundberg *et al.* (1998) sostienen que la separación de las cuencas del Amazonas y la del Paraná sucedió hace 30 Ma. Sin embargo, el grado de afinidad de taxones de vertebrados acuáticos compartidos, sugieren que hasta el Mioceno tardío podría haber habido una conexión entre ambas (véase abajo).

Actualmente los cuerpos de agua de Chile central y de la parte más austral del continente están aislados de las cuencas norteñas (véase más abajo; figura 2). La red de drenaje ha variado substancialmente a lo largo del Cenozoico en tanto que la parte austral del continente fue invadida recurrentemente por mares epicontinentales, los cuales han debido jugar un papel fundamental en los eventos cladogenéticos (véase Lundberg *et al.*, 1998; Cione *et al.*, 2005a, 2005b). Importantes ingresiones se desarrollaron en el Daniano, el Eoceno tardío, el Oligoceno tardío-Mioceno temprano, el Mioceno medio-tardío, el Pleistoceno medio-tardío y el Holoceno.

### Estado actual del conocimiento de los peces cenozoicos de Argentina

El estudio de los peces fósiles del Cenozoico en el país se inició con los trabajos de Bravard, Alessandri, Sangiorgi, Woodward, Ameghino, Leriche y Cockrell. Entre los argentinos, además de Ameghino, Cabrera, Rusconi (varios trabajos), Bordas y Dolgopol de Sáez (varios trabajos) describieron peces fósiles.

Esta prolongada historia de investigaciones paleoictiológicas se debe a que Argentina ha sido un país de larga tradición paleontológica. Sin embargo, no es hasta la obra de una investigadora del Museo de La Plata, Andreína Bocchino de Ringuelet, que un autor local puede ser denominado paleoictiólogo. Bocchino describió peces mesozoicos y cenozoicos en varios trabajos publicados en *Ameghiniana* entre 1964 hasta 1978. Como es de esperarse, muchas de las contribuciones previas han sido revisadas en los últimos años por autores locales y extranjeros. Durante el lapso de existencia de *Ameghiniana*, se publicaron unas 90 publicaciones sobre peces fósiles de Argentina y de la Península Antártica realizadas por argentinos. No conocemos publicaciones efectuadas por autores extranjeros sin colaboración de investigadores locales para el período en cuestión, aunque sí existen comentarios sobre peces de Argentina en trabajos que tratan sobre peces de otras áreas (p. ej., Arratia, 1982; Reis, 1998). Por otra parte, muchas contribuciones sobre la paleoictiología de otros países sudamericanos

han sido trascendentes para comprender la evolución de nuestra ictiofauna cenozoica (p. ej., Lundberg *et al.*, 1988; Rubilar, 1994; Malabarba, 1998a, véase Arratia y Cione, 1996).

Una tarea en desarrollo es la profundización del conocimiento de la relación de las formas fósiles con las actuales que habitan el continente tanto para explicar su diversidad como su distribución geográfica y estratigráfica y contrastar hipótesis de antigüedad de los eventos cladogenéticos a base de datos morfológicos y moleculares con el registro. El estado embrionario de estos estudios se evidencia en que muchos grupos sudamericanos importantes no tienen representación fósil en el continente o en ninguna otra parte (p. ej., Synbranchiformes, Nandidae, muchas familias de Siluriformes, Gymnotiformes y Characiformes; Patterson, 1993; Arratia y Cione, 1996; Lundberg, 1998; Gayet y Meunier, 2003; Nelson, 2006).

### El registro

En realidad, aun hoy, luego de más de 100 años, el registro del Cenozoico es muy pobre en comparación con la riqueza extraordinaria de la ictiofauna sudamericana actual (véase más arriba). Casi todos son teleosteos (la única excepción es un pez pulmonado, *Lepidosiren paradoxa*). Los sitios con peces fósiles del período se encuentran en distintas partes de Argentina y su ubicación geográfica y estratigráfica se muestra en las figuras 3 y 4.

#### *Paleoceno*

Los peces dulceacuícolas cenozoicos más antiguos proceden del noroeste, en las provincias de Salta y Jujuy. En las sucesivas Formaciones Mealla y Maíz Gordo se habían detectado un supuesto ciprinodontiforme ("*Cyprinodon* (?) *primulus*") y los primeros siluriformes calíctidos (*Corydoras revelatus*), respectivamente (véase Arratia y Cione, 1996; Reis, 1998). Esta pobreza de registro contrasta con la muy diversa ictiofauna relativamente coetánea (Paleoceno indeterminado) de la Formación Santa Lucía de Bolivia (véase Gayet y Meunier, 1998). La Formación Maíz Gordo correspondería al Paleoceno tardío. Recientemente se ha confirmado que *Corydoras revelatus* pertenece a ese género a base de estudios filogenéticos muy completos (Reis, 1998). La especie *Cyprinodon* (?) *primulus* está fundada sólo en escamas aisladas y es en realidad un *nomem vanum* ya que no es posible determinar una especie ni el género con ese material (véase Cione, 1986a). Sin embargo, no se descarta que correspondan a Cyprinodontiformes.



**Figura 2.** Red hidrográfica sudamericana. Se puede observar claramente la separación que existe entre las cuencas brasílicas y las de Chile central y Patagonia / *South American hydrography. The separation of the Brazilian and central Chilean and Patagonian river basins is evident.*

### Eoceno

Restos de peces muy interesantes aparecen en varias localidades del noroeste y de Patagonia. Desde hace varios años se conoce un notable ejemplo de estasis evolutiva en la Formación Lumbreira de Jujuy. Fernández *et al.* (1973) describieron placas dentarias indistinguibles de la especie viviente de pez pulmonado *Lepidosiren paradoxa*. También hay siluriformes y ciprinodontiformes indeterminados (Arratia y Cione, 1996) y un nuevo cíclido, *Proterocara argentina* (Malabarba *et al.*, 2006). Este cíclido es el más antiguo conocido en América del Sur. Sólo hay otro de edad similar en África (Murray, 2001).

En el noroeste de Patagonia, en la Formación Laguna del Hunco (Eoceno temprano), dos bagres fueron descritos por Dolgopol de Saez (1941). Esta autora las asignó a dos nuevas especies: *Arius* (?) *argentinus* y *Bachmania chubutensis*. Sin embargo, Arratia y Cione (1996), consideran que la primera es un sinónimo junior de la segunda. *Bachmania chubutensis* es uno de los siluriformes más primitivos que se conocen (Azpelicueta y Cione, en preparación).

En otras capas patagónicas, cerca del Golfo de San Jorge, sedimentos lacustres de la Formación Cañadón Hondo incluyen percas criollas (Percichthyidae) (figura 5). Se describieron casi simultáneamente dos

especies: *Percichthys hondoensis* Schaeffer, 1947 y *Guayquichthys feruglioi* Dolgopol de Saez, 1949. En realidad, la segunda es un sinónimo junior de la primera (Arratia, 1982; Cione, 1986a; Arratia y Cione, 1996).

### Mioceno

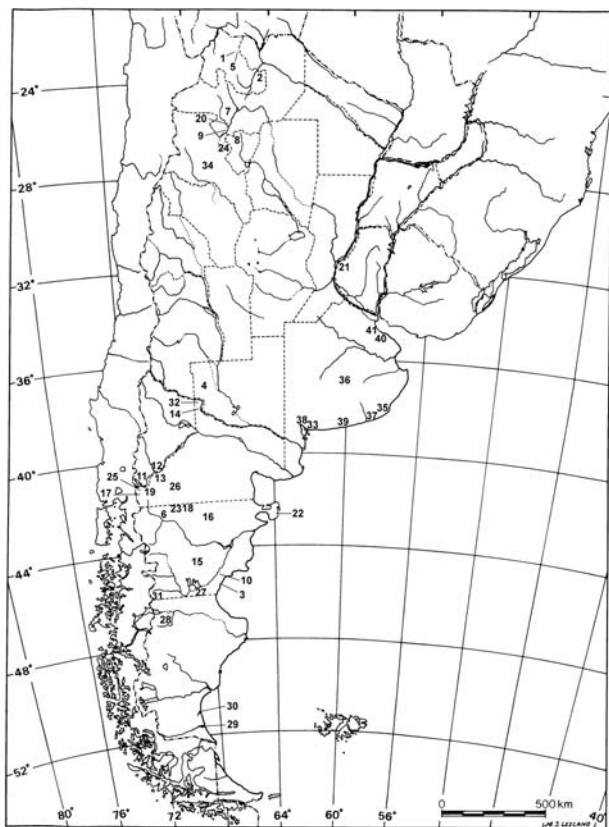
No se han detectado peces de agua dulce probablemente oligocenos. El Mioceno de Argentina incluye varias localidades con peces continentales en el noroeste, en la Mesopotamia y en el norte de Patagonia.

Ejemplares excepcionalmente preservados de sardinas (Clupeidae) y chanchitas (Cichlidae) fueron colectados en niveles atribuidos a la Formación Anta (Mioceno medio) en la quebrada de La Yesera de Salta (Bardack, 1961). Bardack identificó a una especie de Clupeidae (*Austroclupea zuninoi*) y a dos especies de Cichlidae (*Aequidens saltensis* y *Acaronia longirostrum*). El nuevo género de sardina se basó en una combinación de caracteres craneanos y poscraneanos que fueron revisados y comparados con formas vivientes por Cione *et al.* (1998). Los cíclidos sufrieron revisiones posteriores y se crearon dos géneros y una especie nuevas (*Paleocichla longirostrum* y *Proterocara argentina*), que se encuentran entre los cíclidos fósiles mejor descritos (Arratia y Cione, 1996; Malabarba *et al.*, 2006; véase Kullander, 1998).

En Puesto Galván (noroeste de Patagonia), en capas de la Formación Ñirihuau (Mioceno temprano), se conocen pejerreyes y percas criollas (Bocchino, 1971; Cione, 1986a; Arratia y Cione, 1996). El material de pejerreyes fue asignado a una especie viviente pacífica (*Basilichthys* aff. *regius*) por Bocchino (1971). Bocchino también identificó dos supuestos taxones marinos: un pez vela (*Istiophorus* sp.) y una anchoa (Engraulidae indet.). Los materiales se encuentran en estudio por uno de los autores (ALC) quien concluye que las determinaciones son erróneas y que nos son peces marinos. Dyer (1998), basado en la descripción original de Bocchino considera el pejerrey debe incluirse en el género *Odonthestes*. Percas del género *Percichthys* también se conocen de niveles diatomíticos lacustres miocenos medios cerca de Ingeniero Jacobacci (Provincia de Río Negro; Arratia y Cione, 1996).

Una supuesta especie de siluriforme (*Propygidium primaevus*) fue descrita en una localidad relativamente próxima, Cerro David, en al misma formación (Bocchino, 1964). La autora asignó el material, el cual está pobremente preservado, a la familia Trichomycteridae (originariamente Pygididae). Sin embargo, Cione y Torno (1988) concluyeron que en realidad corresponde a un acantopterigio, más precisamente a una perca criolla (Percichthyidae).





**Figura 3.** Ubicación geográfica de las principales localidades fósilíferas mencionadas en el texto / *geographic location of the main fossiliferous sites mentioned in the text.* 1, Mina Aguilar; 2, Arroyo Abra del Trigo; 3, Punta Peligro; 4, Puelén; 5, Sierra del Mal Paso; 6, Laguna del Hunco; 7, Estancia Pampa Grande; 8, Río Loro-Río Siambón-Río de los Planchones; 9, Alemania; 10, Cañadón Hondo; 11, Pampa de Jones o Nahuel Huapi Este; 12, Confluencia; 13, Río Pichileufu; 14, Aguará; 15, Rinconada de los López (Scarritt Pocket); 16, Puesto Baibián; 17, Valles del Ñirihuau, Villegas, Pichileufu; 18, Mina Cushamen; 19, Cerro Carbón; 20, Quebrada de la Yesera; 21, Paraná; 22, Península Valdés; 23, Puesto Galván; 24, Valle de Santa María; 25, Las Bayas-Cerro David; 26, Ingeniero Jacobacci; 27, Gran Barranca; 28, Río Pinturas; 29, Río Coyle; 30, Río Gallegos; 31, Laguna Blanca; 32, Barranca de los Loros; 33, Pehuen-Co; 34, Puerta del Corral Quemado; 35, Chapadmalal; 36, Arroyo del Azul; 37, Paso Otero; 38, Bajo San José; 39, Río Quequén Salado; 40, Alrededores de Buenos Aires; 41, Laguna Los Tres Reyes.

Peces típicamente brasílicos han sido reportados en niveles huayquerienses (Mioceno tardío) en Península Valdés, Chubut. Se encuentran en capas continentales que sobreyacen a la marina Formación Puerto Madryn (y que algunos autores incluyeron en ella). Este sitio ha aportado el registro más austral de Siluriformes Loricariidae y Pimelodidae conjuntamente con Perciformes indeterminados (Cione *et al.*, 2005a).

En áreas que circundaban la ingresión miocena media-tardía denominada Entrerriense, en las provincias de Salta, Tucumán y La Rioja, se registran en

unidades coetáneas (formaciones Río Salí y San José), peces Cyprinodontiformes que fueron asignados a la Familia Poeciliidae, muy comunes en la actualidad en aguas salobres y dulces del continente. El material debe ser aun estudiado detalladamente (son ejemplares extremadamente pequeños) y su asignación taxonómica precisa debe ser confirmada. Otros ciprinodontiformes sudamericanos miocenos han sido asignados a la familia Anablepidae, un grupo ampliamente distribuido en el continente (es el caso de la especie *Carrionellus diumortus* de Ecuador; véase Costa, 1998).

Las capas que registran la mayor diversidad y número de peces continentales en el Cenozoico de Argentina corresponden a los afloramientos en la provincia de Entre Ríos de la base de una unidad litoestratigráfica desarrollada en cauces (el "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó), excavados en los sedimentos marinos de la Formación Paraná. Allí fueron colectados numerosos especímenes de siluriformes y caraciformes que incluyen lo más conspicuo de la fauna de peces de agua dulce neotropical. Los peces fósiles del área se conocen desde el siglo XIX. Sin embargo, ellos no habían sido aun adecuadamente estudiados. Actualmente, nuevas tareas de campo están permitiendo precisar las ubicaciones estratigráficas de los materiales de colecciones, realizar nuevas y efectuar numerosos estudios (véase Cione, 1978, 1986a; Arratia y Cione, 1996; Cione *et al.*, 2000, 2003, 2005b; además de trabajos enviados y en preparación).

En esos niveles se han detectado muchos grupos de siluriformes típicos del continente (sorubiminos, pimelodinos, loricáridos, calíctidos, áridos, dorádidos, auqueniptéridos). El bage *Silurus agassizi* no fue descrito ni ilustrado y debe ser considerado *nomen nudum* (Cione, 1986a). Siluriformes de diferentes familias están presentes en el material del "Conglomerado osífero" (ALC, observación personal; Cione *et al.*, 2000, 2005b).

Por otra parte, también se han identificado varios caraciformes. Una novedad importante es el hallazgo de una forma intermedia entre los carácidos denominados pacúes y las pirañas (Cione *et al.*, 2003). Años atrás, se había propuesto una hipótesis de origen de las pirañas que planteaba la desaparición de la doble hilera de dientes generalizada de los carácidos por intercalación de los dientes posteriores con los anteriores, el achatamiento de los dientes y el desarrollo de un mecanismo de ensamblaje que produjo la formidable dentadura en cizalla de estos peces. El presente hallazgo confirma esa teoría. El serrasálmido *Colossoma macropomum* se encuentra tanto en la Formación Ituzaingó como en el Grupo La Venta (Mioceno Medio de Colombia; Lundberg *et al.*, 1988). Esos registros corroboran las relaciones biogeográficas.

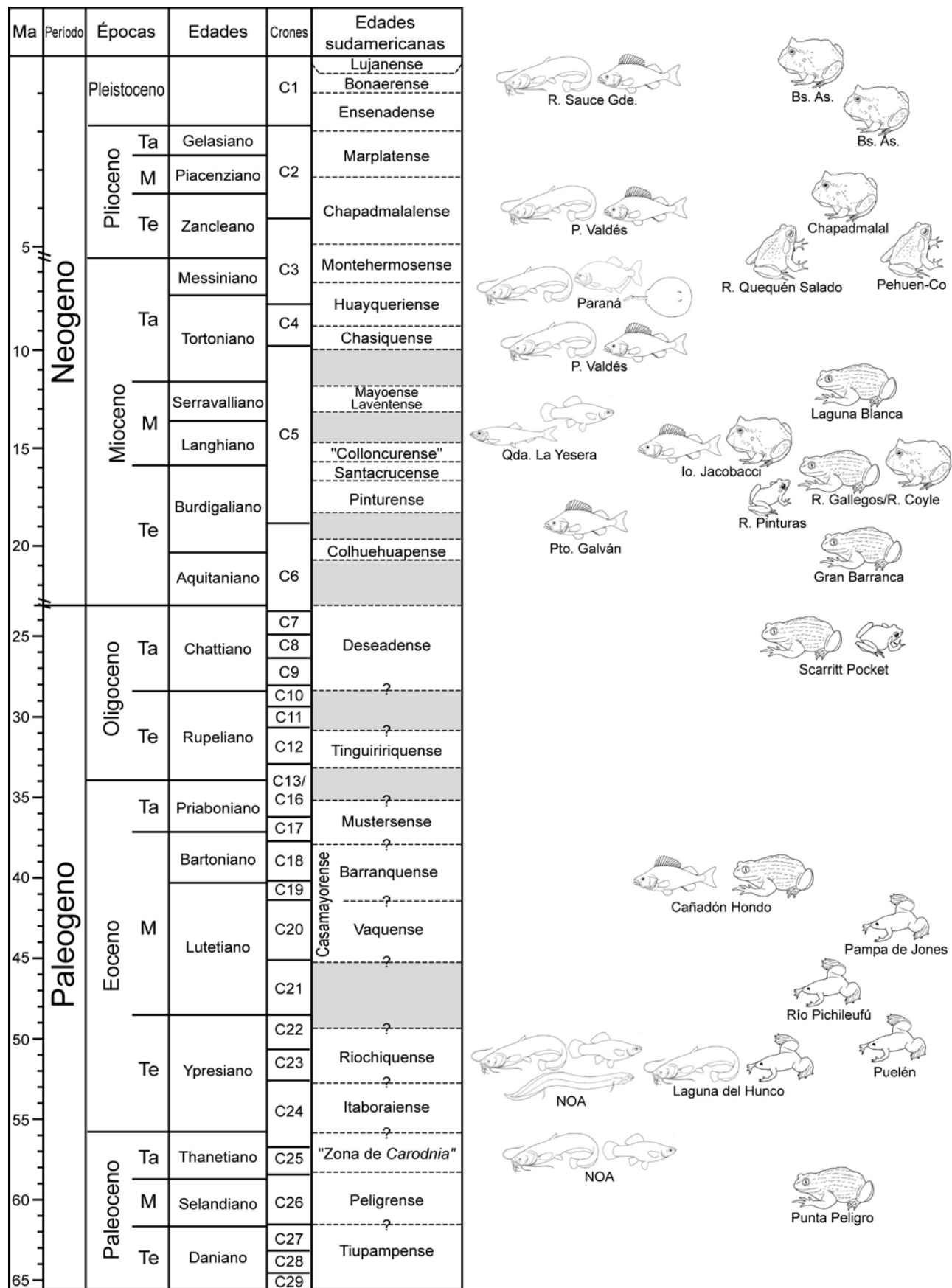


Figura 4. Ubicación cronológica de las principales localidades fosilíferas mencionadas en el texto / chronologic placement of the main fossiliferous sites mentioned in the text.

cas postuladas para otros elementos faunísticos (por ejemplo, cocodrilos, triquéquidos, cetáceos). Dientes caniniformes de la familia Cynodontidae (Characiformes), similares a los de los géneros *Hydrolicus*, *Cynodon* y *Raphiodon*, fueron descritos del "Conglomerado Osífero" (Cione y Casciotta, 1997). Sin embargo el tamaño y posición de la sierra sobre los bordes cortantes es diferente de la registrada en especies de estos géneros (figura 6).

También se han identificado placas dérmicas asignadas a rayas de agua dulce de la Familia Potamotrygonidae, endémica del continente (Deynat y Brito, 1994).

Un diente descrito en el siglo XIX como asignable al *Ginglymodi Lepisosteus* corresponde en realidad a un *Crocodylia* indeterminado (Cione, 1986a). El último registro de *Ginglymodi* en Sudamérica es cretácico (Argentina, Arratia y Cione, 1996 y Bolivia, Gayet y Meunier, 1998).

### *Plioceno*

Bagres y percíctidos han aparecido en capas fluviales chapadmalenses (Cione y Tonni, 1995a, 1995b; 1996) en los acantilados marinos cercanos a Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires. Son los únicos peces pliocenos (tanto marinos como continentales) conocidos de Argentina.

### *Pleistoceno*

En el cauce del Río Sauce Grande, cerca de Bahía Blanca, afloran sedimentos de edad Bonaerense (Pleistoceno medio; Cione y López-Arbarello, 1995; Cione y Tonni, 2005). En los mismos se detectó una mezcla de peces brasílicos con australes: los calíctidos *Corydoras* y *Callichthys* y el pimelódido *Pimelodella* con el percíctido *Percichthys*. Ni *Percichthys* ni *Callichthys* habitan la zona actualmente. El conjunto de los vertebrados (incluyendo tetrápodos) es una asociación no análoga. Asimismo, una asociación de roedores cálidos y peces locales se detectó en Mar del Plata y fue interpretado como evidencia del último interglacial (Pardiñas *et al.*, 2004).

### *Holoceno*

Los únicos peces continentales holocenos descritos provienen de los sedimentos marinos de la Formación Las Escobas, cerca de La Plata. Unos pocos dientes de la boga *Leporinus* (Leporinidae; Tonni y Cione, 1984), probablemente arrastrados por ríos se hallaron en el sedimento circundante a una ballena

fósil. Especies de *Leporinus* habitan actualmente las aguas dulces en las cercanías.

## Comentarios sobre el registro de los peces

### *Localidades*

Las localidades cenozoicas con asociaciones diversas tanto de ictiofauna marina como continental se concentran en el Mioceno de Salta (Formación Anta), Entre Ríos (formaciones Paraná e Ituzaingó), Río Negro (Formación Gran Bajo del Gualicho) y Chubut (formaciones Chenque, Gaiman y Puerto Madryn) (Cione, 1978, 1983, 1986b; Cione y Expósito, 1980; Cione y Pandolfi, 1984; Cione y Cozzuol, 1990; Cione y Azpelicueta, 2002; Cione *et al.*, 1996). Otras localidades importantes por la calidad del registro se encuentran en la Formación Maíz Gordo del Noroeste y en el Eoceno del Golfo de San Jorge. Las restantes localidades han aportado menor riqueza de taxones aunque algunos se presentan con excelente preservación.

### *Composición faunística*

Debido a que muchos materiales son fragmentarios o aun no han sido estudiados, solamente el 37,5% de los peces continentales cenozoicos de Argentina ha sido identificado a nivel específico y 57,50 % a nivel genérico. El resto ha quedado indeterminado a nivel superior (Arratia y Cione, 1996).

Aproximadamente 23% de los taxones marinos de Argentina corresponde a condriictios, casi todos neoseláceos. Nelson (2006) calcula que al fin de 2006 habrían sido descritas unas 28400 especies de peces. Los condriictios vivientes son unas 970 especies. En consecuencia constituirían aproximadamente el 3,4% de las especies. El resto de los peces vivientes está constituido en su casi totalidad por osteictios teleosteos (Nelson, 2006), con porcentajes muy reducidos de mixinoideos, petromizóntidos, actinopteri-gios basales, neopterigios basales, dipnoos y celacantinos. En aguas continentales hay muy pocos elasmobranquios (y también los ha habido en el Cenozoico). Los únicos elasmobranquios de agua dulce conocidos en Argentina están representados por algunas placas dérmicas del Mioceno de Entre Ríos asignadas a la familia Potamotrygonidae (Deynat y Brito, 1994).

Los osteictios corresponden un 57% del registro cenozoico de Argentina. Los osteictios marinos son el 73%. Los peces pulmonados constituyen el 1,2% del registro de osteictios; también en la actualidad son muy raros. La especie de dipnoo reportada para el Eoceno del noroeste argentino es la actual, lo cual in-

dica una notable estasis. El resto del registro de osteictios está integrado exclusivamente por teleosteos. Los únicos actinopterigios basales detectados en el Cenozoico de América del Sur son los Polypteriformes de la Formación Santa Lucía (Paleoceno, Bolivia), a posteriori estirpados en el continente (Gayet *et al.*, 2002). Este grupo, sólo conocido previamente en África, fue hallado en el Cretácico superior y Paleoceno de Bolivia (síntesis en Gayet y Meunier, 1998). No hay neopterigios basales ("holosteos") en el Cenozoico de América del Sur (Arratia y Cione, 1996). Otro grupo de osteictios fundamentalmente mesozoico que perdura en el Paleoceno de Bolivia y luego es estirpado del continente son los dipnoos ceratodóntidos (Schultze, 1991; Cione *et al.*, 2007). No hay registro cenozoico en Argentina.

Tal como sucede en la actualidad, los peces de agua dulce predominantes son los ostariofisos. Debido a causas tafonómicas, los siluriformes están mejor representados. Los bagres tienen huesos muy robustos, fácilmente preservables. Las familias que tienen representación fósil en el Cenozoico de Argentina son una nueva familia en el Eoceno patagónico y los Ariidae, Auchenipteridae, Callichthyidae, Doradidae, Loricariidae y Pimelodidae del Mioceno y los Pimelodidae y Callichthyidae del Plioceno y Pleistoceno. Los áridos también han sido registrados en el Mioceno marino de Patagonia (Cione *et al.*, 1996); no es extraño dado que es una de las pocas familias de bagres anfibióticos.

El 50% de la fauna de mamíferos sudamericanos tiene un origen holártico reciente, producto del Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) del fin del Cenozoico (Cione y Tonni, 1995b, Cione *et al.*, 2003; 2007; Woodburne *et al.*, 2006). En cambio, la fauna de agua dulce sudamericana cenozoica y actual es altamente endémica, tal como sucede en otros continentes (Cione, 1986a; Maisey, 1991; Lundberg, 1993; Arratia y Cione, 1996; Arratia, 1997; Lundberg *et al.*, 1998; Cione *et al.*, 2005a, 2005b). Por el contrario, parece haber habido mayores similitudes faunísticas en el Mesozoico con otros continentes (Lundberg, 1993; Arratia y Cione, 1996). A modo de ejemplo, tanto en Cretácico de América del Sur como de África, se reportaron el celacanto *Mawsonia* y el dipnoo *Asiatoceratodus* en tanto que en Argentina se registran el ginglymodi *Atractosteus* (una forma relativamente ecuménica en ese tiempo) y el dipnoo *Metaceratodus* (compartido con Australia).

### Asociaciones fósiles de peces

A excepción de las ictiofaunas de agua dulce miocenas, todas las otras son muy pobres en diversidad.

A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

Para el Paleoceno del noroeste se conocen un bagre (*C. revelatus*) muy bien conservado y escamas aisladas de supuestos ciprinodontiformes.

Para el Eoceno hay más localidades, pero también con poca diversidad. En el Noroeste se reportaron dientes del dipnoo *Lepidosiren paradoxa* y bagres aun no estudiados. En Patagonia hay dos localidades: Laguna del Hunco, con una sola especie de bagre, *Bachmania chubutensis* y Cañadón Hondo, con una especie de perca criolla (*Percichthys hondoensis*) y carácidos.

No se conocen peces continentales de edad oligocena segura. En cambio, para el Mioceno hay varias localidades fértiles en distintas áreas. En el noroeste, los peces de la quebrada de la Yesera incluyen varios cíclidos, un esquiénido, un clupeido, un cinodóntido y un carácido. Todos estos peces son brasílicos (véase más abajo). En distintos puntos de la ribera al norte de la ciudad de Paraná, el "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó incluye varios siluriformes, carácidos y esquiénidos. Es la ictiofauna de agua dulce más diversa de todo el registro de Argentina. En el norte de Patagonia hay varias localidades de edad miocena temprana-media que incluyen fundamentalmente percíctidos y un aterínido. En península de Valdés se ha detectado recientemente loricáridos y pimelódidos conjuntamente con perciformes indeterminados.

Los únicos peces pliocenos aparecen en los acantilados marinos del sur de la provincia de Buenos Aires, en niveles chapadmalalenses. Están constituidos por siluriformes y percíctidos. En el área pampeana hay varias localidades con peces. La mayoría de los taxones habitan el área en la actualidad, salvo la presencia de percíctidos más al norte de su distribución y calíctidos más al sur de su distribución actual en Bajo San José.

### Comentarios sobre la sistemática de algunos grupos de peces presentes en el Cenozoico de Argentina

En los últimos tiempos se han realizado aportes considerables al conocimiento de la filogenia de muchos grupos importantes de peces sudamericanos actuales, aunque numerosos problemas restan a diferentes niveles (véase por ejemplo Vari y Malabarba, 1998). Patrones repetidos se han hallado en numerosos grupos en el norte y este de América del Sur. Asimismo, varios estudios filogenéticos han utilizando peces fósiles, en algunos casos incluyendo formas de Argentina. En este capítulo se comentan sucintamente algunos estudios sistemáticos que tienen trascendencia para la ictiofauna cenozoica y actual de este país.

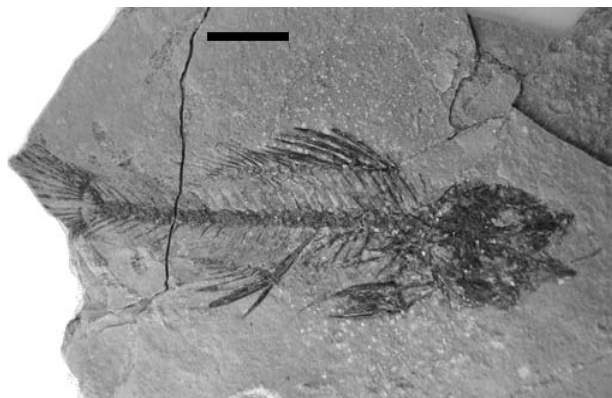


Figura 5. *Percichthys hondoensis*, Eoceno del Golfo de San Jorge. Escala: 10 mm / *Percichthys hondoensis*, Eocene of the Golfo de San Jorge. Scale: 10 mm.

### *Percichthyidae*

Varios grupos de perciformes habitan en aguas dulces sudamericanas (p. ej., Cichlidae, Nandidae, Sciaenidae). En la subregión Austral hay formas endémicas agrupadas en las familias Perciliidae y Percichthyidae (la primera es endémica de Chile; Arratia, 1982). La Familia Percichthyidae incluiría al género fósil y actual *Percichthys* y al extinto *Santosius* y es compartida con Australia (Nelson, 2006). Arratia (1982) definió a los Percichthyidae sudamericanos y no incluyó al género chileno actual *Percilia* dentro del grupo sino que la separa en otro clado, el cual actualmente vincula con el género australiano *Bostockia* (López-Arbarello, 2004b). En Argentina, López-Arbarello (2004b), basada en estudios morfométricos, discrimina sólo tres especies de *Percichthys* (*P. trucha*, *P. colhuapiensis* y *P. laevis*) y una en Chile (*P. chilensis*). A pesar de que el género *Percichthys* ha sido bien descrito no existen estudios de relaciones filogenéticas entre las formas locales ni de éstas con las australianas. Se ha hallado una sinapomorfía que reuniría a las formas miocenas del Chile *P. lonquimayiensis*, *P. sylviae* y *P. sp.* (Rubilar, 1994; Arratia y Cione, 1996). Se desconoce aún las relaciones de estas especies con las actuales y con otras fósiles tales como la eocena *P. hondoensis* y los percíctidos identificados en el Cretácico de Bolivia (Gayet y Meunier, 1998).

### *Cichlidae*

Los cíclidos son los perciformes más especiosos de agua dulce (Nelson, 2006). Kullander (1986) estimó que existen unas 250 especies en el continente. Casciotta y Arratia (1993) propusieron una teoría de relaciones que combina formas actuales y las miocenas del Noroeste argentino. Combinaron datos de 23

especies actuales con *Paleocichla* y *Geophagine* 1. Sus resultados difieren de otros tales como Stiassny (1991). De acuerdo con Casciotta y Arratia (1993), la posición basal de los cíclidos americanos está ocupada por el Grupo Chaetobranchine [*Astronotus* + [*Chaetobranchus* + *Chaetobranchopsis*]]. Los Geophagine 1 son más derivados que los Chaetobranchine pero serían el grupo hermano plesiomorfo de todos los otros cíclidos. El Grupo Genicichline de Stiassny (1991) comprende a *Cichla*, *Crenicichla* y *Teleocichla*. Para Casciotta y Arratia (1993), *Paleocichla* es el grupo hermano de *Cichla*. Las formas miocenas serían más avanzadas que los representantes vivientes del Grupo Chaetobranchine. La alta diversificación de los cíclidos miocenos indicaría que el fenómeno de especiación no es un hecho reciente (Casciotta y Arratia, 1993). Un esquema distinto fue propuesto por Kullander (1998), quien analizó 91 caracteres morfológicos en 43 géneros sudamericanos y siete géneros del viejo mundo. El análisis soporta bien una dicotomía entre los cíclidos sudamericanos y los del viejo mundo. Sin embargo, Kullander (1998) sostiene que el ordenamiento de las líneas basales de los taxones neotropicales está débilmente sustentado aunque el método de parsimonia sería exitoso para soportar los niveles altos a través de homoplasias. Kullander (1998) no aceptó el análisis de Casciotta y Arratia (1993) debido principalmente a diferencias en sus observaciones y en su supuesto sesgo hacia caracteres adaptados a la ictiofagia. Consecuentemente, de acuerdo a Kullander (1998), no estaría claro qué relación tendrían las formas fósiles miocenas argentinas estudiadas por Casciotta y Arratia (1993). Un hallazgo reciente en la Formación Lumbra (Eoceno) de Salta, permitió describir al cíclido más antiguo en América del Sur: *Proterocara argentina* (Malabarba *et al.*, 2006). De acuerdo a los autores de ese trabajo, el conjunto de caracteres, primitivos y derivados, que presenta, sugiere que algunas sinapomorfías que definen a subfamilias recientes estaban ya presentes en el Eoceno. La inclusión de *Proterocara* en la matriz no alteró significativamente el cladograma de Kullander (1998) para cíclidos actuales. Malabarba *et al.* (2006) sugieren que esa alteración hubiera sido improbable debido a la gran cantidad de datos faltantes. Este nuevo registro no alteró que los cuatro grandes grupos de cíclidos sean aún reconocibles: los cíclidos del Viejo Mundo, los geofaginos, los heroínos y los ciclasomatinos.

### *Dipnoi*

El registro de dipnoos fósiles sudamericanos está casi exclusivamente constituido por placas dentarias

aisladas o adheridas a fragmentos óseos puesto que no hay cráneos descritos (Cione *et al.*, 2007). Varios autores han intentado realizar teorías de relaciones basados en placas aisladas pero otros han sostenido que hay que emplear esqueletos, fundamentalmente cráneos (véase Schultze, 1991). Schultze (2004) aportó una teoría de relaciones en la cual coloca al dipnoo viviente sudamericano *Lepidosiren* como grupo hermano del género africano *Protopterus* y a ambos como grupo hermano de los géneros australianos *Neoceratodus* (fósil y viviente) y *Mioceratodus* (fósil). Ese resultado es relativamente coherente con otras evidencias, ya que indica una cercana relación con África del área amazónica. Sin embargo, Cavin *et al.* (2007), aunque mantienen la relación entre *Lepidosiren* y *Protopterus*, ubican al taxón australiano *Neoceratodus* como muy alejado de éstos, lo cual plantea un contexto paleobiogeográfico diferente. Cione *et al.* (2007), basados en evidencia exclusivamente dentaria, sostienen que la especie *Atlantoceratodus iheringi* (Ameghino, 1898), del Cretácico tardío de Patagonia, está cercanamente vinculada con "*Ceratodus*" *madagascariensis*, del Campaniano de Madagascar (esta afinidad ya había sido denotada por Schultze, 1991).

### Siluriformes

Los especialistas aceptan que los siluriformes son un grupo monofilético (Lundberg, 1998; Rodilez-Hernández *et al.*, 2005). El grupo hermano plesiomórfico de todos los otros siluriformes se encuentra en América del Sur (la Familia Diplomystidae de la Subregión Austral en Chile y Argentina). El género norteamericano del Eoceno *Hypsidoris* es considerado la forma inmediatamente más avanzada que Diplomystidae (Grande, 1987). Sin embargo, estudios en curso sugieren que otra forma primitiva del Eoceno se encuentra en Argentina (*Bachmannia chubutensis*; Azpelicueta y Cione, en preparación). De hecho, los Diplomystidae han sido citados para el Campaniano de Argentina (Cione, 1987) y el Maastrichtiano de Bolivia (Gayet y Meunier, 1998). No está claro qué relaciones tienen las formas cretácicas de Bolivia (Gayet y Meunier, 1998). De acuerdo a distintos autores (véase Pinna, 1998), los siluriformes sudamericanos más avanzados que los mencionados más arriba, no constituirían un grupo monofilético y que gran parte de la diversificación del taxón habría sucedido antes de la separación de América del Sur de otros continentes.

### Characiformes

Hay bastante debate sobre las relaciones de los A.P.A. Publicación Especial 11, 2007

Characiformes y su relación con las formas africanas. De acuerdo a la opinión de los autores más recientes (véanse distintas filogenias en Gayet *et al.*, 2003), los Characiformes sudamericanos no serían un grupo monofilético. Un grupo particularmente adecuado para el estudio de la biogeografía austral es el de los queirodontinos, en especial el género *Cheirodon*. La distribución de las especies del género es coincidente con la geografía del área, en especial con el desarrollo de la cordillera (Malabarba, 1998a, 1998b; Dyer, 2000).

### Atheriniformes

Estos peces son conocidos popularmente como pejerreyes. El orden es considerado monofilético y grupo hermano de los Cyprinodontiformes. Dyer (1998, 2000) ha analizado las relaciones de este grupo que habita aguas marinas, salobres y agua dulce en la parte austral de América del Sur (Perú, Chile, Argentina, Uruguay y sur de Brasil). Dyer reconoce que los pejerreyes del área se incluyen en la tribu monofilética Sorgentini. Esta tribu incluye a los géneros *Basilichthys* y *Odontesthes*. *Basilichthys* es una forma de agua dulce sólo conocida en Chile y Perú en tanto que las especies de agua dulce de *Odontesthes* sólo se conocen en ríos de la vertiente atlántica. Las especies marinas de *Odontesthes* se distribuyen en aguas pacíficas y atlánticas. Los cladogramas originados en los estudios de Dyer (1998, 2000) están de acuerdo con la distribución geográfica.

### Evolución de la ictiofauna de agua dulce cenozoica de Argentina

Muchas formas típicas del Cretácico (y que se registran en Argentina) no continúan en el Paleoceno de América del Sur (Pycnodontiformes, Lepisosteidae, *Atlantoceratodus*; Cione, 1977; Gayet *et al.*, 2002; Cione *et al.*, 2007) aunque algunos de ellos perduran en otras partes del mundo (Patterson, 1993; Nelson, 2006). Otros se extienden sólo hasta el Paleoceno en Bolivia (los peculiares actinopterigios basales Polypteriformes y el dipnoo *Ceratodus* en la Formación Santa Lucía; Schultze, 1991; Gayet y Meunier, 1998). Los neopterigios basales de la Familia Lepisosteidae habitan actualmente América del Norte. Sin embargo fueron casi ecuménicos en el Mesozoico (Gottfried y Krause, 1998). Notablemente, los lepisosteidos más antiguos y primitivos se encuentran en la Formación Santana (Aptiano) de Brasil (Wenz y Brito, 1996).

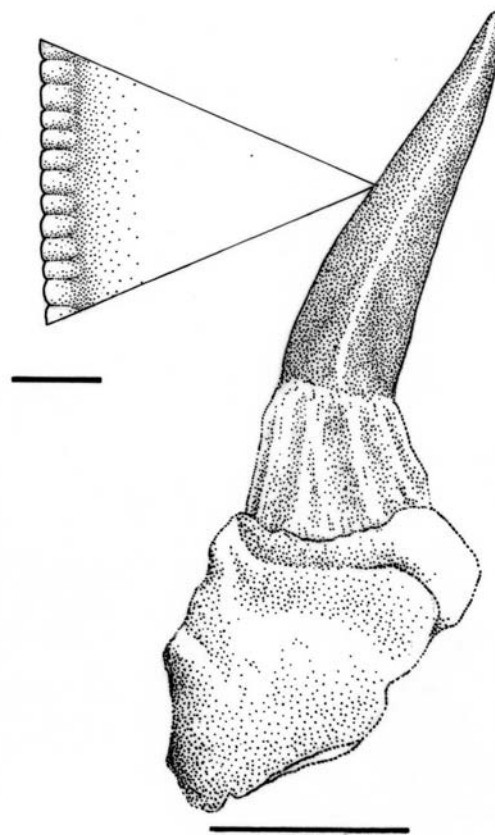
En los últimos tiempos han sido descubiertos varios integrantes importantísimos de las ictiofaunas actuales de agua dulce en el Cretácico superior. Tal es el

caso de los Characiformes, Siluriformes y Perciformes. Los Characiformes son ostariofisos otofisi muy abundantes en aguas dulces de América del Sur y África. Existe un registro putativo en la Formación Santana (Aptiano) de Brasil (Filleul y Maisey, 2004). Sin embargo, con certeza, los primeros caraciformes se conocen en el Cretácico superior de Bolivia, donde aparecen por primera vez familias vivientes: Characidae y Erythrinidae (Gayet y Meunier, 1998; Gayet *et al.*, 2003). Además de América del Sur, los Siluriformes son típicos habitantes de las aguas dulces de todo el planeta. Los registros más antiguos del mundo son los bagres de Patagonia (Campaniano; Cione y Lafitte, 1980; Cione, 1987). De hecho, durante el Cretácico presentan en América del Sur la mayor diversificación del momento. Sólo se conocen en otras áreas algunos restos aislados en el Cretácico-Paleoceno de la India (Cione y Prasad, 2002), supuestamente en el Cretácico de África (Patterson, 1993) y en América del Norte (otolitos; Gayet y Meunier, 2003). Los registros más antiguos asignables a familias vivientes sudamericanas (Diplomystidae) son cretácico tardíos en Argentina y Bolivia (Cione, 1987; Gayet y Meunier, 1998). Asimismo, conspicuos integrantes de ictiofaunas sudamericanas (y australianas), los perciformes Percichthyidae, también han sido reportados por primera vez para el Cretácico superior de Bolivia (Gayet y Meunier, 1998). Otros taxones, que habitan aguas epicontinentales de Sudamérica y otras áreas, también se registraban en el Cretácico del continente aunque a nivel supraordinal (p. ej., Osteoglossiformes; Clupeomorpha; Cione, 1985; Arratia y Cione, 1996; Gayet y Meunier, 1998).

Desafortunadamente, no se conoce en Argentina una unidad portadora de una ictiofauna continental diversificada en el Cenozoico más temprano similar a la de la Formación Santa Lucía de Bolivia (Gayet y Meunier, 1998). Sin embargo, un caso muy interesante es el registro en el Paleoceno del noroeste argentino de un bagre de una familia especializada y que pertenece a un género viviente (*Corydoras revelatus*). En el Eoceno se ha reportado una curiosa especie sólo conocida en su localidad tipo (*Bachmania chubutensis*; Eoceno temprano), la cual es un bagre extremadamente primitivo.

Los perciformes Cichlidae, un componente muy importante de las ictiofauna sudamericana y de otros continentes gondwánicos, tiene sus registros más antiguos en el continente en el Eoceno del Noroeste argentino y de África (Malabarba *et al.*, 2006).

Varias especies de grupos actuales se registran en el Oligoceno de Brasil (Cichlidae, Percichthyidae, Pimelodidae?, Characiformes; Malabarba, 1998a). Más abundante aunque más fragmentaria, en el Mioceno de Argentina, Bolivia y Colombia hay una buena representación de muchas familias típicas su-



**Figura 6.** Cynodontidae indet. del Mioceno de la Mesopotamia. Escala mayor: 10 mm; escala menor: 1 mm. Modificado de Cione y Casciotta (1997) / *Cynodontidae indet. from the Miocene of Mesopotamia. Longer scale: 10 mm; shorter scale: 1 mm. Modified from Cione and Casciotta (1997).*

damericanas incluyendo géneros y hasta especies vivientes: las rayas Potamotrygonidae, los caraciformes Cynodontidae y Serrasalminidae, los siluriformes Callichthyidae, Auchenipteridae, Doradidae, Sorubiminae y Loricariidae, y gimnotiformes de la Familia Sternopygidae y de otras familias (Gayet *et al.*, 1994; Lundberg, 1998; Cione *et al.*, 2000, 2005b; Albert y Fink, 2007).

En Argentina, hay relativamente abundantes restos de peces pulmonados cretácicos. En cambio, solo se conocen restos fósiles asignables a la especie actual sudamericana *Lepidosiren paradoxa* en el Cenozoico del Jujuy (Fernández *et al.*, 1973). Es llamativo que esta especie se detecte desde el Eoceno, indicando una muy prolongada estasis. Más aun, hay restos cretácico tardíos muy cercanos a la especie actual en Perú y Bolivia (Arratia y Cione, 1996).

Entre los peces de agua dulce actuales, no hay registro fósil de Synbranchiformes ni de Osmeriformes (Galaxiidae, Aplochitonidae) en el continente. En realidad, la mayor parte de las familias actuales no tienen representación fósil conocida (p. ej., Ctenoluciidae, Curimatidae, Gasteropelecidae, Hemio-

dontidae, Lebiasinidae, Ageneiosidae, Aspredinidae, Astroblepidae, Cetopsidae, Helogenidae, Hypophthalmidae, Scoloplacidae, Trichomycteridae, Cyprinodontidae, Nandidae, casi todas las familias de Gymnotiformes).

En síntesis, la ictiofauna sudamericana actual tiene sus raíces en el Cretácico, quizás inferior, aunque comenzó a diversificarse en el Paleógeno medio y ya presenta un aspecto moderno en el Mioceno. Las peculiares características de la fauna central chilena y austral argentina parecen estar presentes tempranamente en el Cenozoico así como sus relaciones con Australia y Nueva Zelanda en tanto que la ictiofauna brasílica tiene fuertes vínculos con África.

## Biogeografía

La diversidad marina y continental del continente surge de la compleja historia geológica y climática del mismo. Las fracturas continentales, el desarrollo de cordones montañosos y de desiertos y los grandes cuerpos de agua han provocado fenómenos de vicariancia y cladogénesis de suma importancia en la ictiofauna continental. Por cierto, fenómenos de dispersión también han jugado papeles de importancia. Inclusive, en la segunda mitad del siglo XX hemos sido testigos de dispersión de peces de agua dulce que han podido ser estudiados (Barla e Iriart, 1987).

### *Ictiogeografía actual de América del Sur*

La Región Neotropical se encuentra dividida en dos subunidades fenéticas de acuerdo a la distribución actual de los peces: las subregiones Brasílica y Austral (Ringuelet, 1975; figura 1). La subregión Austral incluye Patagonia, Cuyo, y Sur y centro de Chile (Ringuelet, 1975; Arratia, 1997; Dyer, 2000). El límite norte de la subregión Austral se encuentra definido en Argentina por las cuencas de los ríos San Juan-Desaguadero-Curacó-Colorado. La Subregión Brasílica ocupa el resto de América del Sur y América Central. La Subregión Brasílica es el área más rica en diversidad de peces y la Subregión Austral una de las menos diversas en el mundo (menos de 25 especies; Ringuelet, 1975; Almirón *et al.*, 1997; Arratia, 1997; Menni, 2004). La diversidad brasílica disminuye notablemente al sur del Río de la Plata, aun dentro de la subregión. En la actualidad, la denominada "Diagonal árida" y la geomorfología de la parte austral del continente determina un aislamiento acusado de los ríos de la Subregión Brasílica de aquéllos de la Austral (figura 1).

A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

La subregión se divide en las provincias Chilena, Subandino cuyana y Patagónica (figura 1). La provincia Patagónica se desarrolla tanto en la Patagonia argentina como en Chile austral. Coincide con la cordillera patagónica, la cual es relativamente baja, permitiendo que existan muchos cursos de agua argentinos que desaguan en el Pacífico. Precisamente, la provincia Chilena comienza al norte de la latitud de la cuenca más boreal de desagüe pacífico, el lago Lácar de Argentina (figuras 1,2).

### *Evolución biogeográfica de la ictiofauna continental*

Existe considerable discusión acerca del origen de la ictiofauna neotropical. Una importante fuente de debate son las filogenias que plantean que hay muchas familias con grupos hermanos con África (p. ej., Pinna, 1998). El registro fósil no apoya la gran antigüedad de la divergencia que plantea lo que se conoce sobre la antigüedad de la separación continental. Es por ello que algunos autores no descartan la migración a través de medio marino (p. ej., Murray, 2001, para Cichlidae; Calcagnotto *et al.*, 2005 para Characiformes). Por otra parte, se ha enfatizado el carácter mixto de la fauna sudamericana, especialmente en el Cretácico tardío.

La división en dos grandes unidades ictiogeográficas para la Región Neotropical no era tan clara en el Cenozoico como lo es en la actualidad aunque casi no hay ejemplos de peces australes en la actual área brasílica. El fructífero trabajo de investigadores franceses en Bolivia ha reportado la presencia de Siluriformes diplomístidos y Perciformes percíctidos en el Cretácico (Gayet y Meunier, 1998; Gayet *et al.*, 2002). Por otra parte, también se registra un percíctido de un género endémico (*Santosius antiquus*) en el Oligoceno de Tremembé en Brasil (Arratia, 1982). Sería de esperar que algunos peces brasílicos hubieran habitado la actual subregión Austral ya que las temperaturas eran superiores a las de la actualidad durante el Terciario y a la presencia de relictos en Chile central y en el norte de Patagonia (Ringuelet, 1975). Sin embargo, no son abundantes y coexisten con las percas criollas, típicos habitantes australes actuales. Es el caso de caraciformes en el Eoceno del Golfo de San Jorge (Cione, 1986a), de carácidos miocenos en la parte norte de Chile austral (Rubilar, 1994) y de loricáridos y pimelódidos en el Mioceno de Península Valdés (Cione *et al.*, 2005a). Todo ello está relacionado no sólo con las mayores temperaturas sino con conexiones hidrográficas hoy inexistentes (véase figura 2). En la actualidad hay algunos cursos de agua en los cuales cohabitan algunos pocos representantes brasílicos con australes (p. ej., Río



Colorado y Río Negro en el norte de Patagonia; Almirón *et al.*, 1997). Aunque no puede descartarse la antropocoria en los casos actuales, hay ejemplos de coexistencia (asociaciones no-análogas) en el sur de la provincia de Buenos Aires durante el Pleistoceno medio (Cione y López-Arbarello, 1995) o de extensiones australes en esa área (Pardiñas *et al.*, 1996).

El análisis filogenético de los pejerreyes sudamericanos indica que las formas fósiles del Mioceno de Argentina pertenecerían al género *Odontesthes*, cuyas especies continentales se encuentran en la vertiente este de los Andes (Dyer, 1998). Las relaciones filogenéticas de las especies de aterídeos sorgentininos, de caraciformes del género *Cheirodon* y de especies del género *Diplomystes* apoyan que la divergencia que se encuentra a ambos lados de las Cordillera de los Andes fue ocasionada por su erección (Cione, 1986a; Arratia, 1997; Dyer, 2000; Figuras 1, 8). Esta hipótesis se sustenta también con la presencia de formas endémicas en Chile central tales como el siluriforme *Nematogenys* o el perciforme *Percilia* y confirma el esquema biogeográfico de Ringuelet (1975; modificado por Arratia *et al.*, 1983). La divergencia entre las especies argentinas de *Cheirodon* y los géneros *Basilichthys* de la vertiente pacífica y *Odonthestes* de la vertiente atlántica se remontarían a tiempos menores que el Mioceno medio.

Otros peces australes típicos tales como los galáxidos y aploquitónidos no tienen registro fósil en América del Sur aunque han sido reportados en el Cretácico de África y en el Mioceno y Plioceno de Nueva Zelanda (donde hoy habitan; McDowall, 1976; McDowall y Pole, 1997; Murray, 2001). Como hay un buen registro paleógeno y neógeno temprano de peces completos en Patagonia, es probable que hayan penetrado en América del Sur a partir del Mioceno tardío.

Con respecto a los peces miocenos de la actual subregión brasílica de Argentina, éstos presentan una marcada afinidad con formas norleñas (amazónicas) y una tasa de endemismo menor que en la actualidad. Por ejemplo, aparece en la Formación Ituzzaingó la misma especie de pacú (*Colossoma macropomum*) que en la actualidad no habita la cuenca del Paraná-Plata y que sin embargo perdura en el norte amazónico (Cione *et al.*, 2000, 2005b). A ello se suma la evidencia de otros vertebrados acuáticos (Cione *et al.*, 2000; Cozzuol, 2006). Actualmente existen numerosos endemismos en la cuenca del Paraná-Plata (Ringuelet, 1975; Menni, 2004). La desaparición de esa afinidad y el establecimiento de los endemismos han sido posteriores al Mioceno tardío (Huayque-riense en la escala temporal sudamericana; Cione *et al.*, 2000).

## Estado actual del conocimiento de los anfibios cenozoicos de Argentina

El único subgrupo de anfibios representado en el registro cenozoico de Argentina es el de los anuros. Las primeras menciones de fósiles de anuros en Argentina datan de fines del siglo XIX y comienzos del XX, con las referencias de Florentino Ameghino de restos de un escuerzo en las barrancas costeras de la provincia de Buenos Aires (1899) y de huesos craneanos ornamentados coleccionados en Patagonia por su hermano Carlos (1901). Estudios subsecuentes en la primera mitad del siglo XX se refirieron a materiales procedentes de la costa sudeste de la provincia de Buenos Aires (Rovereto, 1914) y a otros obtenidos por G.G. Simpson en la primera y segunda Expedición Scarritt a Patagonia (Schaeffer, 1949). En términos generales, puede decirse que el registro conocido representa sólo una fracción de los grupos presentes en el país actualmente, aunque incluye otros que hoy día no habitan el territorio argentino. Los taxones representados son todos neobatracios, con excepción de los pípidos, y muchos pertenecen a linajes representados en el Cretácico del continente. A través del registro se manifiestan profundos cambios en las asociaciones batracológicas con respecto a los patrones composicionales y de distribución actuales, por una fuerte influencia de los drásticos cambios ambientales que afectaron la región así como de sus conexiones geográficas pasadas.

### Paleoceno

Los anuros cenozoicos más antiguos proceden de la Patagonia y forman parte de la fauna local de Punta Peligro (Bonaparte *et al.*, 1993). Esos restos fueron coleccionados en el Banco Negro Inferior, parte superior de la Formación Salamanca, considerado Paleoceno Medio. Los materiales consisten mayormente en huesos aislados que documentan la presencia de una forma que alcanza enorme tamaño asignable a *Calyptocephalella* (como *Caudiverbera*, ver cambios nomenclaturales en Myers y Stothers, 2006), un género restringido hoy día a la región templada austral de Chile. Un segundo taxón de neobatracios podría estar representado de acuerdo a los autores que describieron originalmente el material (Bonaparte *et al.*, 1993). La presencia de pípidos en esta asociación citada por Bonaparte *et al.* (1993) no ha sido corroborada.

### Eoceno

En capas lacustres de los alrededores de Puelén

(provincia de La Pampa) asignadas a la Formación Vaca Mahuida, infrayaciendo a estratos que contienen restos de aves y mamíferos a los que se les atribuyó una edad paleocena tardía-eocena temprana (Montalvo y Bond, 1998; Tambussi y Noriega, 1998), se coleccionaron numerosos restos tridimensionales desarticulados de anuros. Los mismos representan una nueva especie de pípido, *Shelania laurenti* (Báez y Pugener, 1998, 2003).

En el noroeste de Patagonia, estratos lacustres de la Formación Laguna del Hunco (Eoceno Temprano), ampliamente conocida por contener una flora taxonómicamente muy rica (Wilf *et al.*, 2005), proporcionaron ejemplares de un nuevo taxón de pípido: *Shelania pascuali* (Casamiquela, 1960, 1961, 1965) (figura 7.2). La prospección sistemática de la localidad fosilífera, Laguna del Hunco, en la región noroccidental de la provincia de Chubut, ha permitido coleccionar abundante material, incluyendo ejemplares articulados, representados por impresiones muy bien preservadas. Todo este material fue revisado y discutido en el contexto de los resultados de un análisis filogenético que incluyó taxones fósiles y vivientes (Báez y Trueb, 1997). Dado que cuando Casamiquela publicó originalmente la diagnosis de *Shelania* contaba sólo con unos pocos ejemplares inmaduros, incluyó en ella caracteres generales presentes en pipoideos y otros anuros. Estes (1975) sugirió posteriormente que en realidad se trataba de una nueva especie del género africano viviente *Xenopus*, pero la revisión de Báez y Trueb demostró la presencia de una serie de caracteres, algunos posiblemente plesiomórficos, ausentes en ese taxón y reafirmó la validez del género *Shelania*. No obstante, en ese análisis las relaciones de este último género resultaron ambiguas, aunque posteriores análisis de parsimonia (Báez y Pugener, 1998, 2003) sugirieron su pertenencia al linaje representado hoy por *Xenopus*.

Otras localidades de edad eocena que han brindado restos de anuros se encuentran en la región de Bariloche. Pequeños individuos, posiblemente recién metamorfoseados, asignables a Pipoidea han sido coleccionados en términos lacustres de una sucesión continental que contiene la rica flora de Río Pichileufú, provincia de Río Negro (Báez, 1986, 2000). Recientes dataciones radimétricas de tobas en estrecha relación estratigráfica con las capas portadoras de la flora arrojaron una edad en el entorno de los  $47,46 \pm 0,05$  Ma (Eoceno Temprano-Medio) (Wilf *et al.* 2005). Este material de anuros, pobremente preservado, no ha sido aún estudiado. También de esta sucesión estratigráfica proviene la impresión del esqueleto articulado de un neobatraco (Báez, 1986) que se halla en estudio por uno de los autores (AMB). Un afloramiento con capas lacustres en el paraje localmente conocido como Pampa de Jones o Nahuel A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

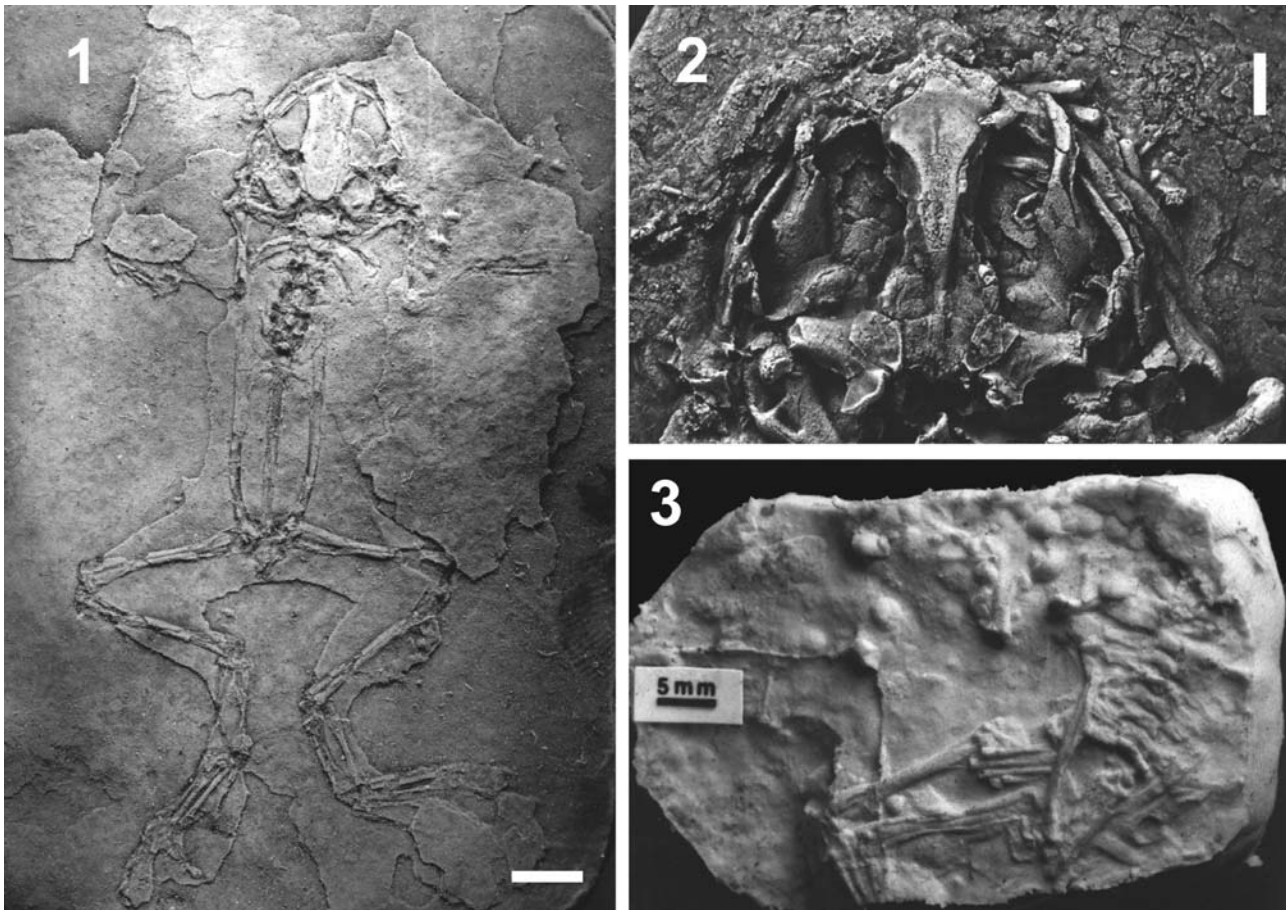
Huapi Este de Melendi *et al.* (2003), al noreste del lago Nahuel Huapi, provincia de Neuquén, ha proporcionado restos articulados de ejemplares adultos y renacuajos de un anuro pípido designado *Llankibatrachus truebae* (Báez y Pugener, 2003) (figura 7.1). Este taxón estaría representado igualmente en la secuencia eocena aflorante en Confluencia, localidad próxima a la confluencia de los ríos Limay y Trafal, provincia de Neuquén. En niveles ligeramente más altos de esta misma secuencia se registran ejemplares juveniles de un neobatraco aún no descrito (Báez *et al.*, 1990). La datación radimétrica de las vulcanitas de la base de esta secuencia en la región proporcionó una edad de  $52 \pm 3$  Ma por lo que los niveles portadores de los anuros serían más jóvenes que Eoceno Temprano, según la escala de Gradstein y Ogg, 2004 (véase Báez *et al.*, 1990), no obstante la relación estratigráfica entre ambos es aún poco precisa.

En la parte oriental de Patagonia, en las cercanías del Golfo de San Jorge, sedimentos lacustres de la Formación Cañadón Hondo incluyen restos tridimensionales de anuros, aunque son muy fragmentarios y escasos. Fueron descritos originalmente por Schaeffer (1949), quien los asignó a un nuevo género y especie, *Eophraactus casamayorensis*, al que relacionó cercanamente con el neobatraco *Calyptocephalella*. Posteriormente fueron considerados como representantes de una especie extinguida de este último género por Lynch (1971), sin que se justificara esta decisión taxonómica. Ciertos rasgos no presentes en otros fósiles provenientes de capas más jóvenes de Patagonia (véase más abajo) o en la única especie viviente, sugieren que se trata al menos de otra especie del género, aunque el hallazgo de materiales adicionales podrán dirimir la cuestión.

Sedimentos tobáceos del norte de la provincia de Río Negro (punto Aguará del IGM) han proporcionado restos de un maxilar de un anuro aún no descrito (Báez, 1986). Los sedimentos portadores fueron tentativamente atribuidos al tope de la Formación Vaca Mahuida, aunque esa procedencia no ha sido corroborada.

### Oligoceno

En el margen occidental de la Meseta de Canquel, centro de la provincia de Chubut, la localidad fosilífera conocida como Scarritt Pocket proveyó una serie de restos tridimensionales de anuros, algunos articulados. Estos materiales fueron coleccionados por G.G. Simpson en niveles lacustres de edad deseada, en una secuencia cuyas dataciones con valores menores de 27 Ma propuestas por Marshall *et al.* (1977) se descartaron posteriormente (Flynn y Swisher, 1995) y es considerada actualmente oligoce-



**Figura 7.** 1, *Lankibatrachus truebae* (Asociación Paleontológica Bariloche 2769-10), Eoceno, Pampa de Jones, provincia de Neuquén. Molde del holotipo. 2, *Shelania pascuali* (Asociación Paleontológica Bariloche 3722-44B), Eoceno, Laguna del Hunco, provincia de Chubut; molde del cráneo en vista dorsal. 3, *Wawelia gerholdi* (Museo de La Plata 62-XII-7-1), Mioceno, Ingeniero Jacobacci, provincia de Río Negro. Molde del holotipo. Escala 5 mm. / 1, *Lankibatrachus truebae* (Asociación Paleontológica Bariloche 2769-10), Eoceno, Pampa de Jones, Neuquén province. Mold of holotype. 2, *Shelania pascuali* (Asociación Paleontológica Bariloche 3722-44B), Eocene, Laguna del Hunco, Chubut province; mold of skull in dorsal view. 3, *Wawelia gerholdi* (Museo de La Plata 62-XII-7-1), Miocene, Ingeniero Jacobacci, Río Negro province. Mold of holotype. Scale: 5 mm.

na tardía. Los anuros fueron descritos por Schaeffer (1949), quien reconoció la presencia de una especie extinguida de *Calyptocephalella*, *C. canqueli*, una especie indeterminada de *Eupsophus* y un taxón nuevo, *Neoprocoela edentatus*, que consideró afín al género viviente andino-austral *Batrachophrynus*. Posteriormente Lynch (1971) no reconoció la validez de *C. canqueli* y la sinonimizó con la viviente *C. gayi*, aunque no discutió esta acción y Sanchiz (1998) lista la primera como válida. Materiales parcialmente articulados del género fueron coleccionados en capas ligeramente más jóvenes (Mioceno Temprano?) de una nueva localidad fosilífera en la región, Puesto Baibíán, cuyo estudio puede contribuir a aclarar la identidad específica del material deseadense (Báez y Muzzopappa, 2003). Por otra parte, las afinidades de *Neoprocoela* fueron discutidas por Tihen (1962), quien consideró a ese género sinónimo de *Bufo*, una decisión criticada por Lynch (1971). Estudio de material coleccionado posteriormente en los mismos niveles e

interpretado inicialmente como *Bufo* por Estes y Reig (1973) mostró afinidades con "leptodactílicos" patagónicos vivientes (Báez y Fernícola, 1999).  
*Mioceno.*

El Mioceno de Argentina incluye varias localidades con anuros en el norte, oeste y sur de Patagonia. La secuencia sedimentaria de Gran Barranca, atribuida a la Formación Sarmiento, en la barranca sur del lago Colhue Huapi, provincia de Chubut, ha brindado restos de anuros procedentes del Miembro Colhué-Huapi (Mioceno Temprano). Los restos son tridimensionales, pero fragmentarios y desarticulados, y fueron asignados a *Calyptocephalella canqueli* por Schaeffer (1949). Ameghino (1901) ya había citado restos de anuros "en el extremo sur del lago Colhué-Huapi" y los había referido al nuevo género *Teracophrys*, representado por dos especies, pero los mismos estuvieron perdidos por largo tiempo. El hallazgo de un lote de restos rotulado por el propio Ameghino como "*Teracophrys*" permitió constatar que se trataba de ejemplares asignables a

*Calyptocephalella* (como *Caudiverbera*) (Báez, 1977), por lo que "*Teracophrys*" constituye un sinónimo de este último género, por lo menos en parte. Recientemente, se determinó la presencia en esas capas de un ceratofrino de acuerdo a un premaxilar aislado cuyas características parecen corresponder a ese grupo de neobatracios (Agnolin, 2005).

Capas de la secuencia media (Kramarz y Bellosi, 2005) (Pinturense, Mioceno Temprano tardío) de la Formación Pinturas expuestas en el valle superior del río Pinturas, en la región noroccidental de la provincia de Santa Cruz, contienen numerosos restos de anuros pero los mismos no han sido descritos. Asimismo, niveles santacrucenses (Mioceno Temprano-medio) de diversas localidades de la provincia de Santa Cruz han brindado una serie de ejemplares asignables a *Calyptocephalella* (Báez, 2000), algunos de gran tamaño. La posible presencia de *Ceratophrys* fue dada a conocer recientemente en base a material fragmentario procedente de afloramientos de la Formación Santa Cruz, en la costa atlántica entre los ríos Coyle y Gallegos (Fernicola y Vizcaíno, 2006). Por otra parte, Casamiquela (1958) describió huesos aislados coleccionados por Roth de capas mayoenses (Mioceno Medio tardío) en las cercanías de Laguna Blanca y río Guenguel, al norte del lago Buenos Aires en la provincia de Santa Cruz. Ese autor consideró que representaban un nuevo taxón, *Gigantobatrachus parodii*, al que también asignó restos provenientes de capas "friasenses" de la Formación Los Loros, en Barranca de los Loros, noroeste de la provincia de Río Negro (Casamiquela, 1963). Sin embargo, Lynch (1971) entendió que, fuera de su gran tamaño, esos restos eran indistinguibles de la especie viviente *C. gayi*, aunque Sanchiz (1998) la lista como una especie válida del género viviente.

Se conocen también neobatracios ceratofrideos de niveles diatomíticos lacustres colluncurenses (Mioceno Medio) que afloran en las cercanías de Ingeniero Jacobacci, provincia de Río Negro. De estas capas proviene *Wawelia gerholdi* originalmente descrita por Casamiquela (1963) como una forma afin al viviente *Ceratophrys* (figura 7.3). La revisión posterior del único ejemplar conocido, preservado como una impresión del esqueleto postcraneano, mostró caracteres que indican que se trata de un juvenil con una combinación de caracteres presentes en los géneros *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus*, por lo que tentativamente se mantiene la validez del género (Báez y Peri, 1990).

### Plioceno

Una nueva especie de sapo del género casi cosmopolita *Bufo*, *B. pisanoi*, fue descrita por Casami-

quela (1967) basada en restos craneanos y postcraneanos provenientes de la Formación Irene en las barrancas del río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires. Los sedimentos portadores fueron considerados montehermosenses y por lo tanto de una antigüedad en el entorno del límite Mioceno-Plioceno. Esta especie tiene similitudes con la viviente *Bufo schneideri* (= *B. paracnemis* fide Frost, 2004) e incluso se sugirió que podría tratarse de este taxón sudamericano (Sanchiz, 1998). Ciertos caracteres osteológicos (p. ej., la recta sutura de articulación entre nasales y frontoparietales y los no muy expandidas diapófisis sacras) parecen corroborar su pertenencia al grupo de *B. marinus*. Restos de un *Bufo* de gran tamaño, provenientes de capas montermosenses en los acantilados marinos cercanos a Bahía Blanca, provincia de Buenos Aires, fueron asignados con dudas a *B. paracnemis* (Gasparini y Báez, 1975). También de las cercanías de Pehuenco, provincia de Buenos Aires, proviene el material asignado a *Ceratophrys prisca* por Ameghino (1899). Nuevo material coleccionado en la misma localidad fue descrito por Rovereto (1914), quien estableció tres variedades de esa especie (subcornuta, intermedia y gigantea), posiblemente carentes de validez. En capas de edad equivalente, pero en el noroeste del país, se citó la presencia de un escuerzo del género *Ceratophrys*. Este material proviene de la Formación Corral Quemado, en la provincia de Catamarca (Patterson y Marshall, 1981).

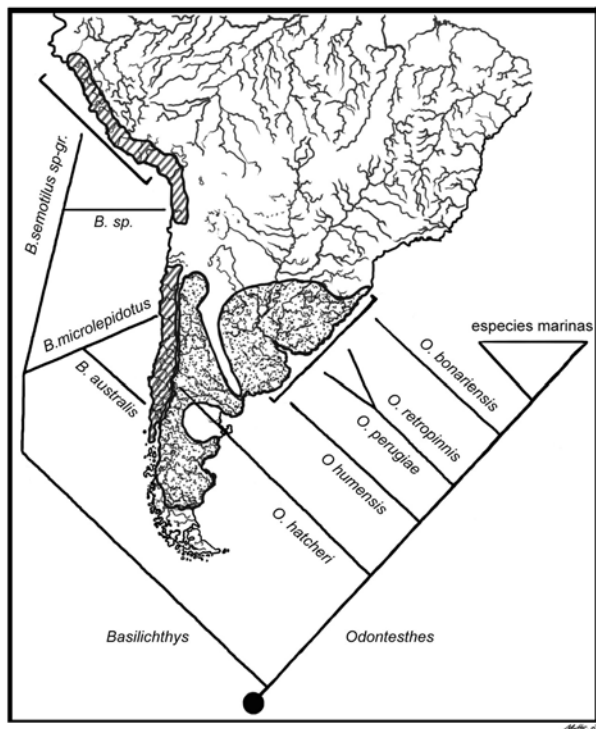
La presencia de *Bufo pisanoi* fue también citada en capas chapadmalalenses de la costa atlántica, procedentes de Punta Lobería, Mar del Plata (Casamiquela, 1967), mientras que Reig (1958) mencionó la presencia de *Ceratophrys* en Chapadmalal.

### Pleistoceno

Rusconi (1932) refirió a una nueva especie de *Ceratophrys*, *C. ensenadensis*, restos hallados en capas ensenadenses en los alrededores de la ciudad de Buenos Aires. Ese género fue también citado por Ameghino (1899) en capas lujanenses.

### Holoceno

En los términos superiores de la Formación La Postrera (Pleistoceno- Tardío-Holoceno) fue citada la presencia de *Ceratophrys*, representado por una forma comparable a la especie viviente *C. ornata* (Peri, 1993). El material, consistente en restos craneanos bien preservados, proviene de Laguna Los Tres Reyes, en el noreste de la provincia de Buenos Aires.



**Figura 8.** Hipótesis de interrelaciones de los peces atheriniformes de la Tribu Sorgentini y su distribución geográfica. Modificado de Dyer (2000) / *hypothesis of interrelationships of the atheriniform fishes of the Tribe Sorgentini. Modified from Dyer (2000).*

## Comentarios sobre el registro de anfibios cenozoicos de Argentina

### Características generales del registro

El registro cenozoico de anuros muestra un fuerte sesgo tafonómico con una sobrerrepresentación de individuos no metamorfoseados, juveniles y adultos de vida mayormente acuática fundamentalmente en el Paleógeno y Mioceno. Estos registros provienen de depósitos lacustres originados en ambientes con diferentes regímenes depositacionales y, en consecuencia, exhiben diferentes y característicos modos de preservación. Desde este punto de vista, los materiales tridimensionales paleoceno-tempranos de Punta Peligro provienen de depósitos originados en ambientes costeros desarrollados en condiciones de retracción de la influencia marina ("mar Salamanquense") (Legarreta y Uliana, 1994). Por otra parte, una serie de materiales bidimensionales articulados provienen de sitios asociados con ambientes volcánigenicos (*sensu* Behresmeyer y Hook, 1992) cercanos a los centros eruptivos, como los del Eoceno de Pampa de Jones y Confluencia (figura 1). En algunos casos los depósitos lacustres han sido interpretados como originados en cuerpos de agua emplazados en calderas ("crater-lake", "caldera-lake") como los de

Laguna del Hunco (Gosses *et al.*, 2006) y Scarritt Pocket (Chaffee, 1952). Los registros del Neógeno más tardío ocurren frecuentemente en ambientes palustres y eólicos (*sensu* Behresmeyer y Hook, 1992) y documentan formas con alguna capacidad fosorial, una condición que les permite sobrellevar períodos de estrés ambiental, como los escuerzos en el Lujanense de los alrededores de Buenos Aires y Laguna Los Tres Reyes respectivamente.

Por otra parte, la gran mayoría de los taxones documentados (Calypptocephalleidae, Ceratophryidae, Bufonidae) se caracterizan por la frecuente presencia de un cráneo hiperosificado y con ornamentación exostósica, obviamente con un alto potencial de preservación.

### Composición

El registro cenozoico está concentrado en la mitad austral del país y testimonia la presencia de representantes cinco grandes clados (convencionalmente de rango familiar siguiendo el esquema filogenético de Frost *et al.*, 2006 y Grant *et al.*, 2006), de los cuales los cuatro incluidos en Neobatrachia (Calypptocephalleidae, Ceratophryidae, Bufonidae, Cyclorhamphidae) forman parte de la batracofauna viviente, mientras que el restante (Pipidae) tiene una distribución que no alcanza el territorio argentino. Entre los componentes actuales, no hay registro fósil de leptodactílidos *s.s.*, hílidos y centrolénidos, ni de microhílidos.

El marco temporal de los registros ha variado considerablemente en tiempos recientes como consecuencia de un mayor refinamiento de los métodos de datación absoluta y un mayor control estratigráfico de la proveniencia de taxones potencialmente cronoindicadores, aunque subsisten problemas irresueltos y falta de consenso (p. ej., Pascual y Ortiz Jaureguizar, 2007; Vucetich *et al.*, este volumen). Sin embargo, la comprensión de la evolución de la batracofauna no sólo requiere la consideración de los patrones de distribución temporal y espacial, sino también de los datos filogenéticos que aportan un componente histórico. En los últimos años ha habido una disminución en la resolución de las relaciones entre taxones vivientes a través de análisis de parsimonia basados en caracteres morfológicos y un incremento de los análisis de secuencias de ADN, los que están siendo aplicados a conjuntos de taxones cada vez más amplios (Frost *et al.*, 2006; Grant *et al.*, 2006; Roelants *et al.*, 2007) y han brindado significativos avances en la sistemática de los anuros, en particular de alto rango. Subsisten, sin embargo, hipótesis alternativas con respecto a la secuencia de ramificación y relaciones de muchos linajes (p. ej. pípidos, hyloides)

y una enorme disparidad entre las evidencias morfológicas y las proporcionadas por los datos moleculares. Esto último afecta especialmente la interpretación del registro al no permitir la inclusión de los fósiles conocidos en las hipótesis filogenéticas disponibles.

En lo que concierne al registro conocido de Argentina, uno de los resultados más interesantes de los análisis de secuencias moleculares recientes es la estimación de las relaciones de *Calyptocephalella*. Este género, restringido hoy a una sola especie de los bosques australes de Chile, constituye con el también endémico chileno *Telmatobufo* un clado que tiene una relación de grupos hermanos con los miobatracoideos (miobatrácidos+limnodinástidos) australianos (San Mauro *et al.*, 2005; Frost *et al.*, 2006; Roelants *et al.*, 2007). La presencia de este linaje en Sudamérica se remontaría al Cretácico (Báez, 1988, 1991), con registros en Patagonia que llegan hasta fines del Mioceno Medio. La retracción en Patagonia de los ambientes lacustres lénticos y abiertos, de alturas generalmente en el entorno de los 300 metros, en los que habitan larvas y adultos, acelerada por un pulso de ascenso de la Cordillera Patagónica y Principal y con evidencias de un incremento de la vegetación xerófila, debió contribuir a su desaparición al este de los Andes. A su vez, su extensión al occidente de la cadena andina debió preceder su ascenso principal, al menos dada la tolerancia ecológica de la especie viviente.

La batracofauna patagónica del Paleoceno y Eoceno está caracterizada por una fuerte impronta gondwánica, con persistencia de elementos ya presentes en el Cretácico y con afinidades biogeográficas producto de las conexiones de Sudamérica con otros bloques de ese megacontinente. La combinación de elementos no tiene análoga en la fauna moderna. Los pípidos, ausentes en la batracofauna actual, constituyen el único grupo de no-neobatracios presente en el Cenozoico y denotan la vinculación con África (Báez, 1996). La divergencia entre las formas sudamericanas y africanas de este grupo se ha estimado recientemente en unos 130 Ma con datos moleculares calibrados (Roelants *et al.*, 2007), lo que implicaría que ambos linajes pudieron estar representados en el continente dado que una conexión marina permanente se inició más tarde (Pletsch *et al.*, 2001; alrededor de 118-106 Ma; Gradstein *et al.*, 2004). Actualmente el único género sudamericano, *Pipa*, habita la parte norte del continente al este de los Andes y se ha extendido hacia Panamá; se conoce una forma posiblemente relacionada en el Oligoceno de Brasil (Bedani, 2002). Las formas patagónicas, en cambio, han resultado emparentadas con el linaje representado hoy por el género africano *Xenopus* en recientes análisis filogenéticos (Báez y Púgener, 2001), si bien una revisión considerando nuevos hallazgos se halla

A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

en preparación por uno de los autores (AMB). La presencia de este grupo en Patagonia en el Eoceno pudo haber sido favorecida por las excepcionales condiciones climático-ambientales en este intervalo (Wilf *et al.*, 2005) y su desaparición del registro en esta región parece coincidir con los drásticos cambios ambientales de fines del Eoceno o comienzos del Oligoceno (Flynn *et al.*, 2003). Como se señaló precedentemente, en el Paleoceno y Eoceno de Patagonia se registra también *Calyptocephalella*, un elemento de la Batracofauna Andino-Antártica de Cei (1980) cuyo linaje pudo haber incluido en su distribución por lo menos a la Península Antártica en virtud de las conexiones geográficas y condiciones climático-ambientales que existieron allí hasta el Eoceno medio (Gandolfo *et al.*, 1998). Más aún, Antártida pudo haber constituido un centro de diferenciación de este linaje, como se ha propuesto para algunos grupos de mamíferos (Vizcaíno *et al.*, 1998). Tanto los adultos de la única especie viviente de *Calyptocephalella* como los de los pípidos son de hábitos acuáticos, aunque estos últimos constituyen aparentemente el grupo más especializado para la vida acuática entre los anuros. Las similares preferencias ecológicas generales y hábitos dietarios de ambos grupos pudieron haber conducido a cierto grado de superposición en sus distribuciones y competencia, aunque la disminución de los ambientes forestados y cálidos hacia el límite Eoceno-Oligoceno probablemente contribuyó a la desaparición de los pípidos en Patagonia (Báez y Púgener, 2003).

En el Oligoceno tardío, la única asociación conocida de esta edad (Scarritt Pocket) muestra un cambio en su composición con respecto a las paleógenas, ya que está integrada exclusivamente por neobatracios hiloides y se registran elementos característicos de los bosques australes (Batracofauna Andino-Antártica). A la persistencia de *Calyptocephalella* se une algún ciclorránfido, tal vez *Eupsophus*, actualmente de distribución restringida a Argentina y Chile. Otros materiales coleccionados posteriormente ratifican la presencia de alguno de los géneros a los que Lynch (1978) llamó "telmatobinos inferiores" (Báez y Fernicola, 1999), aunque este agrupamiento no constituye un grupo monofilético de acuerdo a las topologías obtenidas en recientes filogenias moleculares sin que haya acuerdo con respecto a la relación de esas entidades. Se trata de un grupo de taxones poco diversificados, si bien con especializaciones reproductivas y que se halla distribuido en las pendientes andinas, con algunas extensiones en la estepa patagónica (Cei, 1980). Si bien las afinidades de las formas registradas deben ser valoradas en el contexto de las nuevas interpretaciones de las relaciones de los taxones vivientes, es posible que ese cambio refleje la multiplicación de ambientes ligada con un

episodio tectónico en el margen occidental de Sudamérica en el Eoceno Tardío (p. ej. Riccardi y Rolleri, 1980; Charrier *et al.*, 2002) acoplada a un evento de deterioro climático (Zachos *et al.*, 2001).

En el Mioceno Temprano y Medio aún se registran calyptocefalélidos en regiones extrandinas de Patagonia, alcanzando el extremo austral del continente. A esto se suma la presencia de ceratofrídeos ceratofrinos, un clado bien soportado tanto desde el punto de vista morfológico (Fabrezi, 2006) como molecular (Frost *et al.*, 2007), en áreas mucho más al sur de su límite austral de distribución (aproximadamente 39° S). Esta confluencia de elementos de orígenes biogeográficos distintos es posiblemente producto de una fase climática cálida que alcanzó un óptimo en el Mioceno Medio tardío (Zachos *et al.*, 2001). Los últimos registros de calyptocefalélidos en territorio argentino provienen de niveles mayoenses atribuidos al Mioceno Tardío. El incremento de la estacionalidad y aridez que se desarrolló hacia el Mioceno Tardío afectó la distribución y contribuyó a la extinción de varios linajes de vertebrados (Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006), como debió de ocurrir con las poblaciones de *Calyptocephalella* en la vertiente oriental de los Andes.

Los registros pliocenos conocidos provienen de localidades al norte de Patagonia, incorporándose la presencia del muy especioso género *Bufo*, cuya distribución actual es una de las más amplias de todos los géneros de vertebrados. Esta amplitud y su morfología y ecología relativamente conservadoras han conspirado contra la compresión de sus relaciones. Recientes análisis usando datos moleculares (Pauly *et al.*, 2004) e incluyendo también información morfológica (Pramuk, 2006) han mostrado la polifilia de las especies sudamericanas y señalado la posibilidad de que el origen del género haya precedido la fragmentación de Gondwana. El material plioceno de la localidad de Quequén Salado ha sido relacionado con una especie del grupo *B. marinus*, un clado de amplia distribución en Sudamérica al este de los Andes, aunque alcanza el sur de América del Norte (Pramuk, 2006), con el registro más temprano en el Oligoceno de Bolivia (Báez y Nicoli, 2004). Los registros del género más antiguos (Estes y Reig, 1973), con la supuesta presencia de grupos de especies sudamericanas, provienen de Brasil y se basan en caracteres del ilión, aunque se ha cuestionado la posibilidad de identificar, por lo menos a nivel específico entre las formas norteamericanas, fragmentos aislados de este hueso (Bever, 2005). De acuerdo a la información molecular, el ancestro del clado que incluye las formas norteamericanas de *Bufo* podría haber provenido de Sudamérica, pero ese evento migratorio tuvo que haber ocurrido antes del establecimiento del puente panameño (Pauly *et al.*, 2004).

Uno de los pocos elementos que han sido consi-

derados ingresantes tardíos a través del istmo de Panamá es el de los Raninae, restringidos a la porción septentrional de Sudamérica sin que se registren fósiles en el continente (Savage, 1973).

## Agradecimientos

Los autores desean expresar su agradecimiento a la Asociación Paleontológica Argentina por su invitación a participar en este volumen homenaje. Asimismo agradecen al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires, la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, al Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Universidad de Buenos Aires y a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP) por su apoyo permanente.

## Bibliografía

- Agnolín, F.L. 2005. Un nuevo escuerzo (Anura, Leptodactylidae) del "Ensenadense" (Pleistoceno Inferior-Medio) de la provincia de Buenos Aires (Argentina), con notas sobre la clasificación del género *Ceratophrys*. *Studia Geologica Salmanticensis* 41: 45-55.
- Albert, J. y Fink, W. 2007. Phylogenetic relationships of fossil Neotropical electric fishes (Osteichthyes: Gymnotiformes) from the Upper Miocene of Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27:17-25.
- Almirón, A., Azpelicueta, M.M., Casciotta, J. y López Cazorla, A. 1997. Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral subregions in South America, Argentina. *Biogeographica* 73: 23-30.
- Ameghino, F. 1899. *Sinopsis geológica-paleontológica*. Suplemento. La Plata, pp. 1-13.
- Ameghino, F. 1901. L'age des formations sédimentaire de Patagonie. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 51: 65-95.
- Amphibia Web. 2006. *Information on amphibian biology and conservation*. AmphibiaWeb, Berkeley, CA. World Wide Web: <http://amphibiaweb.org/>
- Arratia, G. 1982. A review of freshwater percoids from South America (Pisces, Osteichthyes, Perciformes, Percichthyidae, and Perciliidae). *Abhandlungen Senckenbergische Naturforschungs Gesellschaft* 540: 1-52.
- Arratia, G. 1997. Brazilian and Austral freshwater fish faunas of South America. A contrast. In: Tropical biodiversity and systematics. *Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems*, Bonn, 1994: 179-187.
- Arratia, G. 2004. Mesozoic halecostomes and the early radiation of teleosts. En: G. Arratia y A. Tintori (eds.), *Mesozoic Fishes 3 - Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 279-315 pp.
- Arratia, G. y Cione, A.L. 1996. The fish fossil record of southern South America. *Münchener Geowissenschaft Abhandlungen* 30A: 9-72.
- Báez, A. M. 1977. Sobre *Teracophrys* (Anura, Leptodactylidae) nomina nuda de la Formación Colhué Huapi (Oligoceno Superior), provincia del Chubut, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 22: 145-151.
- Báez, A.M. 1986. El registro terciario de los anuros: una reevaluación. 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 107-118.
- Báez, A.M. 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part III- Anurans. En: J. Bonaparte (ed.), *The Late Cretaceous Fauna of Los Alamitos, Patagonia*,



- Argentina, *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Paleontología* 3, pp. 121-130.
- Báez, A.M. 1991. A new early Paleocene neobatrachian frog from the Santa Lucia Formation in south central Bolivia, and comments on the Cretaceous and early Tertiary batrachofaunas of South America. En: R. Suárez Soruco (ed.), *Fósiles y Facies de Bolivia*, Vol. I-Vertebrados, *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 12: 529-542.
- Báez, A.M. 1996. The fossil record of the Pipidae. En: R. Tinsley y H. Kobel (eds.), *The Biology of the Pipidae*, Oxford University Press, London, Gran Bretaña, pp. 229-347.
- Báez, A.M. 2000. Tertiary frogs from South America. En: H. Heatwole, R.L. Carroll (eds.), *Amphibian biology* 4, Surrey Beatty & Sons, New South Wales, pp. 1388-1401.
- Báez, A.M. y Fernicola, J.C. 1999. Nuevo material de anuros en estratos deseádenses de Scarritt Pocket, provincia del Chubut, y la supuesta presencia de bufónidos paleárticos en el Oligoceno de Patagonia. *Ameghiniana* 36: 23-35.
- Báez, A.M. y Gasparini, Z. B. de. 1979. The South American herpetofauna: an evaluation of the fossil record. En: W.E. Duellman (ed.), *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*, Monograph of the Museum of Natural History, The University of Kansas 7, pp. 29-54.
- Báez, A.M. y Muzzopappa, P. 2003. El género *Caudiverbera* (Anura: Leptodactylidae) en el Paleógeno de Patagonia. *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 40: 51-52R.
- Báez, A.M. y Nicolí, L. 2004. Bufonid toads from Late Oligocene beds of Salla Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 73-79.
- Báez, A.M. y Perí, S. 1989. *Baurubatrachus pricei*, nov. gen. et nov. sp., un anuro del Cretácico Superior de Minas Gerais, Brasil. *Anais de la Academia brasileira de Ciencias* 61: 447-458.
- Báez, A.M. y Perí, S. 1990. Revisión de *Wawelia gerholdi*, un anuro del Mioceno de Patagonia. *Ameghiniana* 27: 83-94.
- Báez, A.M. y Pügener, A. 1998. A new Paleogene pipid frog from northwestern Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 511-524.
- Báez, A.M. y Pügener, A. 2003. Ontogeny of a new Palaeogene pipid frog from southern South America and xenopodinomorph evolution. *Zoological Journal of the Linnaean Society* 139: 439-476.
- Báez, A.M. y Trueb, L. 1997. Redescription of the Paleogene pipid *Shelania pascuali* and its bearing in the evolution of pipoid frogs. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas* 4: 1-41.
- Báez, A.M., Zamalao, M.C. y Romero, E.J. 1990. Nuevos hallazgos de microfloras y anuros paleógenos en el noroeste de Patagonia: implicancias paleoambientales y paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 27: 83-94.
- Barbosa de Moura, G. y Báez, A.M. 2006. Anurans from the Early Cretaceous Crato Formation of Brazil: a preliminary report. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26 supplement: 39A
- Bardack, D. 1961. New Tertiary teleosts from Argentina. *American Museum Novitates* 2041:1-27.
- Barluenga, M., Störling, K.N., Salzburger, W., Muschick, M. y Meyer, A. 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature* 439: 719-723.
- Bedani, E. F. 2002. [Ocorrência de anfíbios (anuros) na bacia terciária de Aiuruoca, Minas Gerais, Brasil. Universidade Guarulhos, SP, Brasil. Tesis de Mestrado, 77 pp. Inédita].
- Bever, G.S. 2005. Variation in the ilium of North American *Bufo* (Lissamphibia, Anura) and its implications for species-level identification of fragmentary anuran fossils. *Journal of Vertebrate Paleontology* 548-560.
- Bocchino, A. 1964. Sobre un Pygidiidae (Pisces, Siluriformes) del Eoceno de Río Negro. *Ameghiniana* 3: 185-189.
- Bocchino, A. 1971. Algunos peces fósiles del denominado Patagoniano del oeste de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 8: 52-64.
- Bonaparte, J.F., Van Valen, L.M. y Kramarz, A. 1993. La fauna local de Punta Peligro, Paleoceno Inferior, de la Provincia del Chubut, Argentina. *Evolutionary Monographs* 14: 1-61.
- Calcagnotto, D., Schaeffer, S. y DeSalle, R. 2005. Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36: 135-153.
- Cappetta, H. 1987. *Chondrichthyes* II. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 183 pp.
- Carvalho, M. R. de. 1996. Higher-level elasmobranch phylogeny, Basal squalians, and paraphyly. En: M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti y G.D. Johnson (eds.), *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, San Diego, 35-62 pp.
- Casamiquela, R.M. 1958. Un anuro gigante del Mioceno de Patagonia. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 13: 171-183.
- Casamiquela, R.M. 1960. Datos preliminares sobre un pipoideo fósil de Patagonia. 1° Congreso Sudamericano de Zoología, *Actas*: 17-22.
- Casamiquela, R.M. 1961. Un pipoideo fósil de Patagonia. *Revista del Museo de la Plata Sección Paleontología* (nueva serie) 4: 71-123.
- Casamiquela, R.M. 1963. Sobre un par de anuros del Mioceno de Río Negro (Patagonia) *Wawelia gerholdi* n. gen. et sp. (Ceratophryidae) y *Gigantobatrachus parodi* (Leptodactylidae). *Ameghiniana* 3: 141-157.
- Casamiquela, R.M. 1965. Nuevos ejemplares de *Shelania pascuali* (Anura, Pipoidea) del Eoceno de la Patagonia. *Ameghiniana* 4: 41-51.
- Casamiquela, R.M. 1967. Sobre un nuevo *Bufo* fósil de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 5: 161-169.
- Casciotta, J. y Arratia, G. 1993. Jaws and teeth of American cichlids (Pisces: Labroidae). *Journal of Morphology* 217: 1-36.
- Cei, J.M. 1980. *Amphibians of Argentina*. Monitore Zoologico Italiano, N.S. Monografía 2, 609 pp. Florencia.
- Chaffee, R.G. 1952. The Deseadan vertebrate fauna of the Scarritt Pocket, Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 98: 507-562.
- Charrier, R., Baeza, O., Elgueta, S., Flynn, J.J., Gans, P., Kay, S.M., Muñoz, M., Wyss, A.R. y Zurita, E. 2002. Evidence for extensional basin development and tectonic inversion in the southern central Andes, Chile (33°-36° S). *Journal of South American Earth Sciences* 15: 117-139.
- Cione, A.L. 1977. Algunas consideraciones sobre Pycnodontiformes (Pisces, Holostei) procedentes de la Formación Yacoraita, Cretácico tardío de la provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana* 14: 315-316.
- Cione, A.L. y Casciotta, J. 1995. New freshwater teleostean fishes from the Miocene of the Quebrada de la Yesera, Salta, Northwestern Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 196: 377-394.
- Cione, A.L. 1978. Aportes paleoictiológicos al conocimiento de la evolución de las paleotemperaturas en el área austral de América del Sur durante el Cenozoico. Aspectos zoogeográficos y ecológicos conexos. *Ameghiniana* 15: 183-208.
- Cione, A.L. 1983. Registros fósiles de *Carcharodon carcharias* (Selachi, Lamnidae) en Argentina. *Ameghiniana* 20: 261-264.
- Cione, A.L. 1985. "*Haplospindylus*" *clupeoides* Cabrera, 1927, un clupeomorfo (Actinopterygii, Teleostei) del Cretácico inferior de Patagonia. *Ameghiniana* 22: 296-299.
- Cione, A.L. 1986a. Los peces continentales del Cenozoico de Argentina. Su significación paleoambiental y paleogeográfica. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 101-106.
- Cione, A.L. 1986b. *Megascyliorhinus trelewensis* nov. sp. (Galeomorphi incertae sedis) from the Upper Oligocene-Lower Miocene of eastern Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 5: 105-112.
- Cione, A.L. 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. The fishes. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Paleontología* 3: 111-120.
- Cione, A.L. y Azpelicueta, M.M. 2002. An oplegnathid fish from the Miocene of Patagonia. *Geobios* 35: 367-373.



- Cione, A.L. y Cozzuol, M. 1990. Reidentification of *Portheus patagonicus* Ameghino, 1901, a supposed fish from the Middle Tertiary of Patagonia as a delphinoid cetacean. *Journal of Paleontology* 64: 451-453.
- Cione, A.L. y Expósito, E. 1980. Chondrichthyes del "Patagoniano" s.l. de Astra, Golfo de San Jorge, provincia de Chubut, Argentina. Su significado paleoclimático y paleobiogeográfico. 2° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1° Congreso Latinoamericano de Paleontología (Buenos Aires, 1978), *Actas* 2: 275-290.
- Cione, A.L. y Laffite, G. 1980. El primer siluriforme (Osteichthyes, Ostariophysii) del Cretácico de Patagonia. Consideraciones sobre el área de diferenciación de los siluriformes. Aspectos biogeográficos. 2° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1° Congreso Latinoamericano de Paleontología (Buenos Aires, 1978), *Actas* 2: 35-46.
- Cione, A.L. y López Arbarello, A. 1995. Los peces fósiles del Cenozoico tardío de la región pampeana. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), *Registro continental de la evolución climática y biológica de los últimos 5 millones de años en el Hemisferio Norte (SO de Europa) y el Hemisferio Sur (Argentina)*. Monografías CSIC 12: 129-142.
- Cione, A.L. y Pandolfi, A. 1984. A finispine of *Heterodontus* from the "Patagoniano" of Trelew, Chubut, Argentina. *Tertiary Research* 6: 59-63.
- Cione, A.L. y Pereira, S.M. 1987. Los peces del Jurásico de Argentina. El Jurásico anterior a los movimientos intermálmicos. En: W. Volkheimer (ed.), *Bioestratigrafía de los Sistemas regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur* 1: 287-298, Buenos Aires.
- Cione, A.L. y Pereira, S.M. 1990. Los peces del Jurásico de Argentina. El Jurásico posterior a los movimientos intermálmicos y el Cretácico inferior de Argentina. En: W. Volkheimer (ed.), *Bioestratigrafía de los Sistemas regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur* 2: 385-402. Buenos Aires.
- Cione, A.L. y Prasad, D. 2002. The oldest catfish (Teleostei) from Eurasia (Late Cretaceous, India). *Journal of Paleontology* 76: 190-193.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995a. Los estratotipos de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32: 369-374.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995b. Chronostratigraphy and "Land-mammal ages" in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the "Uquian" problem. *Journal of Paleontology* 69: 135-159.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1996. Inchasi, a Chapadmalal (Pliocene) locality in Bolivia. Comments on the Pliocene-Pleistocene continental scale of southern South America. *Journal of South American Earth Sciences* 9: 221-236.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la región pampeana. En: R. de Barrio, R.O. Etcheverry, M.F. Caballé y E. Llambías (eds.), *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires*. 16° Congreso Geológico Argentino (La Plata), *Relatorio* 11: 183-200.
- Cione, A.L. y Torno, A. 1988. Assignment of the bony fish "*Propygidium primaevus*", a supposed siluriform from the Tertiary of Patagonia to order Perciformes. *Journal of Paleontology* 62: 656-657.
- Cione, A.L., Vergani, G., Stark, D. y Herbst, R. 1995. Los peces de la Quebrada de la Yesera, provincia de Salta, Argentina. Su valor como indicadores ambientales y su antigüedad. *Ameghiniana* 32: 129-140.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M. y Caille, G. 1996. An ariid catfish (Osteichthyes: Siluriformes) from marine middle Miocene beds of Patagonia. Recent ariid biogeography in southern South America. *Revista Española de Paleontología* 11: 11-17.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M. y Casciotta, J. 1998. Revision of the clupeid genera *Rammogaster*, *Platanichthys* and *Austroclupea* (Teleostei: Clupeiformes). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 8: 335-348.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M. Carlini, A.A., Casciotta, J., 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. The Miocene vertebrates from Paraná, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191-237.
- Cione, A.L., Machado-Allison, A., Lundberg, J. y Dahdul, W.M. 2003. A new genus and species of Serrasalminae (Characidae, Teleostei) from the upper Miocene of Argentina. *Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists, Abstracts*, Manaus, Brazil.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Casciotta, J. y Dozo, M.T. 2005a. Tropical freshwater teleosts from Miocene beds of eastern Patagonia, southern Argentina. *Geobios* 38: 29-42.
- Cione, A.L., Casciotta, J., Azpelicueta, M.M., Barla, M.J. y Cozzuol, M. 2005b. Peces marinos y continentales del Mioceno del área mesopotámica argentina, procedencia estratigráfica y relaciones biogeográficas. *Miscelánea INSUGEO* 12: 49-64.
- Cione, A.L., Gouiric Cavalli, S., Goin, F. y Poiré, D. 2007. *Atlantoceratodus*, a new genus of lungfish from the upper Cretaceous of South America and Africa. *Revista del Museo de La Plata, Paleontología* 10: 1-12.
- Compagno, L.J. V. 2001. Sharks of the World. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). *Fao Species Catalogue for Fishery Purposes* 1 (2). Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Costa, W.J. 1998. Phylogeny and classification of Cyprinodontiformes (Euteleostei: Atherinomorpha). A reappraisal. En: L.R. Malabarba, R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, BIDPUCRS, Porto Alegre, 537-560 pp.
- Cozzuol, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: age, diversity and geography. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 185-203.
- Crawford, A.J. y Smith, E.N. 2005. Cenozoic biogeography evolution in direct-developing frogs of Central America (Leptodactylidae: Eleutherodactylus) as inferred from a phylogenetic analysis of nuclear and mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 536-555.
- Dessanti, R.N. 1972. Andes patagónicos septentrionales. En: A. Leanza (ed.), *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias (Córdoba), 655-688 pp.
- Deynat, P.P. y Brito, P.M. 1994. Révision des tubercules cutanés de raies (Chondrichthyes, Batoidea) du bassin du Paraná, Tertiaire d'Amérique du Sud. *Annales de Paléontologie* 80: 237-251.
- Dolgopod de Saez, M. 1941. Noticias sobre peces fósiles argentinos. Siluroideos terciarios de Chubut. *Notas del Museo de La Plata* 6: 451-457.
- Dolgopod de Saez, M. 1949. Noticias sobre peces fósiles argentinos. Un nuevo género de Perciformes del Terciario Argentino. *Notas del Museo de La Plata* 14: 443-461.
- Dyer, B. S. 1998. Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical silverside Family Atherinopsidae (Teleostei: Atheriniformes). En: L.R. Malabarba, R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, BIDPUCRS, Porto Alegre, 519-536 pp.
- Dyer, B. S. 2000. Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos* 19: 77-98.
- Estes, R. 1975. Fossil *Xenopus* from the Paleocene of South America and the zoogeography of pipid frogs. *Herpetologica* 31: 263-278.
- Estes, R. y Báez, A.M. 1985. Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: Evidence for interchange?. En: F. Stehli y D. Webb (eds.), *The Great American biotic interchange*, Plenum Press, New York, pp. 139-197.
- Estes, R. y Reig, O.A. 1973. The early fossil record of frogs. A review of the evidence. En: J.H.L. Vial (ed.), *Evolutionary Biology of Anurans*, University of Missouri Press, Columbia: 11-63.

- Fabrezi, M. 2006. Morphological evolution of Ceratophrynae. *Journal of Zoology, Systematics and Evolutionary Research* 44: 153-166.
- Faivovich, J., Haddad, C.F.B., Garcia, P.C.A., Frost, D.R., Campbell, J.A. y Wheeler, W.C. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: a phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 294: 1-240.
- Fernández, J., Pascual, R. y Bondesio, P. 1973. Restos de *Lepidosiren paradoxa* (Osteichthyes, Dipnoi) de la Fm. Lumbraera (Eógeno, Eoceno?) de Jujuy. Consideraciones estratigráficas, paleoecológicas y paleogeográficas. *Ameghiniana* 10: 152-172.
- Fernicola, J.C. y Vizcaíno, S.F. 2006. Sobre la posible presencia de *Ceratophrys* (Anura, Ceratophrynae) en la Formación Santa Cruz. *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 43: 38R.
- Feruglio, E. 1949. Descripción geológica de la Patagonia. *Yacimientos Petrolíferos Fiscales, Buenos Aires*, 1: 1-334 pp.; 2: 1-349 pp.
- Filleul, A. y Maisey, J. 2004. Redescription of *Santanichthys diasii* (Otophysi, Characiformes) from the Albian of the Santana Formation and comments on its implications for otophysan relationships. *American Museum Novitates* 3455: 1-21.
- Flynn, J.J., Wyss, A.R., Croft, D.A., y Charrier, R. 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile: biocronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal "Age". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195: 229-259.
- Frost, D.R. 2004. Amphibian species of the world: an on line reference. Vers. 3.0. *American Museum of Natural History*, Nueva York.
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R.H., Haas, A., Haddad, C.F.B., De Sá, R.O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworthy, C.J., Campbell, J.A. Blotto, B.L., Moler, P., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green, D.M. y Wheeler, W.C. 2006. The amphibian tree of life. *American Museum of Natural History Bulletin* 297: 1-370.
- Gao, K-Q. y Shubin, N.H. 2003. Earliest crown-group salamanders. *Nature* 422: 424-428.
- Gasparini, Z. y Báez, A.M. 1975. Aportes al conocimiento de la herpetofauna terciaria de la Argentina. 1° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Tucumán), *Actas* 2: 377-415.
- Gayet, M., Jégu, M., Bocquentin, J. y Negri, F.R. 2003. New characoids from the Upper Cretaceous and Paleocene of Bolivia and the Mio-Pliocene of Brazil: phylogenetic position and paleobiogeographic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 28-46.
- Gayet, M. y Meunier, F. 1998. Maastrichtian to early late Paleocene freshwater Osteichthyes of Bolivia: additions and comments. En: L.R. Malabarba, R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, BIDPUCRS, Porto Alegre, 85-11 pp.
- Gayet, M. y Meunier, F. 2003. Palaeontology and palaeobiogeography of catfishes. En: G. Arratia, A.S. Kapoor, M. Chardon y R. Diogo (eds.), *Catfishes 2*. Science Publishers, Inc., Plymouth, 491-522 pp.
- Gayet, M., Meunier, F. y Werner, C. 2002. Diversification in Polypteriformes and special comparison with the Lepisosteiformes. *Palaeontology* 45:361-376.
- Gayet, M., Meunier, F. y Kirschbaum, F. 1994. *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier, 1991, a gymnotiform fossil of Bolivia and its phylogenetical relationships within the extant Gymnotiformes. *Cybium* 18: 273-306.
- Gosses, J., Carroll, A., Aragón, E. y Singer, B. 2006. The Laguna del Hunco Formation; lacustrine and subaerial caldera fill, Chubut province, Argentina. *Geological Society of America, Pennsylvania Annual Meeting, Abstracts* 38: 502.
- Gottfried, M. y Krause, D. 1998. First record of gars (Lepisosteidae, Actinopterygii) on Madagascar; Late Cretaceous remains from the Mahajanga Basin. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 275-279.
- Grande, L. 1987. Redescription of *Hypsidoris farsonensis* (Teleostei: Siluriformes), with a reassessment of its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 24-54.
- Grant, T., Frost, D. R., Caldwell, J.P., Gagliardo, R., Haddad, C.B., Kok, P.J.R., Means, D.B., Noonan, B.P., Schargel, W.P. y Wheeler, W.C. 2006. Phylogenetic Systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 299: 1-262.
- Graybeal, A. 1997. Phylogenetic relationships of bufonid toads and tests of alternate macroevolutionary hypotheses characterizing their radiation. *Zoological Journal of the Linnean Society* 119: 297-338.
- Jenkins, F. Jr. y Walsh, D. 1993. An early Jurassic caecilian with limbs. *Nature* 365: 246-250.
- Kramarz, A. y Bellosi, E.S. 2005. Hystricognath rodents from the Pinturas Formation, Early-Middle Miocene of Patagonia, biostratigraphic and paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 18: 199-212.
- Kriwet, J. y Benton, M. 2004. Neoselachian (Chondrichthyes, Elasmobranchii) diversity across the Cretaceous-Tertiary boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 214: 181-194.
- Kullander, S. O. 1986. Cichlid fishes of the Amazon River drainage of Peru. *Swedish Museum of Natural History*, Stockholm, 431 pp.
- Kullander, S. O. 1998. A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). En: L.R. Malabarba, R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, BIDPUCRS, Porto Alegre, 461-498 pp.
- Legarreta, L. y Uliana, M.A. 1994. Asociaciones de fósiles y hiatus en el Supracretácico-Neógeno de Patagonia: una perspectiva estratigráfico-secuencial. *Ameghiniana* 31: 257-281.
- López, H.L., Miquelarena, A.M. y Menni, R.C. 2003. Lista comentada de los peces continentales de la Argentina. *ProBiotA, Serie Técnica y Didáctica* 5: 1-86.
- López-Arbarello, A. 2004a. The record of Mesozoic fishes from Gondwana (excluding India and Madagascar). En: G. Arratia y A. Tintori (eds.), *Mesozoic Fishes 3 -Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 597-624 pp.
- López-Arbarello, A. 2004b. Taxonomy of the genus *Percichthys* (Perciformes: Percichthyidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 15: 331-350.
- Lundberg, J. 1993. African - South American freshwater fish clades and continental drift: problems with a paradigm. En: P. Goldblatt (ed.), *The biotic relationships between Africa and South America*. Yale University Press, 156-199 pp.
- Lundberg, J. 1996. Freshwater fishes and their paleobiotic implications. En: R.F. Kay, R. Madden, R. Cifelli y J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta*, Colombia, Smithsonian Institution Press, Washington, 67-91 pp.
- Lundberg, J. 1998. The temporal context for the diversification of neotropical fishes. En: L. Malabarba, R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, BIDPUCRS, Porto Alegre, 49-68 pp.
- Lundberg, J. G., Linares, O.J., Antonio, M.E. y Nass, P. 1988. *Phractocephalus hemiliopterus* (Pimelodidae, Siluriformes) from the upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela: a further case of evolutionary stasis and local extinction among South American fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 131-138.
- Lundberg, J., Marshall, L., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, M.C. y Wesselingh, F. 1998. The stage for neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. En: L.R. Malabarba, R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, BIDPUCRS, Porto Alegre, 13-48.

- Lynch, J.D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactylid frogs. *Miscellaneous publication, Museum of Natural History -University of Kansas* 53: 1-238.
- Maisey, J., Naylor, G. y Ward, D. 2004. Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny and the rise of modern elasmobranch diversity. En: G. Arratia y A. Tintori (eds.), *Mesozoic fishes 3 - Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Manchen, 17-56 pp.
- Malabarba, L., Reis, R., Vari, R. Lucena, Z. y Lucena, C. (eds.) 1998. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, BIDPUCRS, Porto Alegre, 613 pp.
- Malabarba, M.C. 1998a. *Megacheirodon*, a new fossil genus of characiform fish (Ostariophysi: Characidae) from Tremembé Formation, Tertiary of São Paulo, Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 8: 193-200.
- Malabarba, L.R. 1998b. Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). En: L.R. Malabarba, R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, BIDPUCRS, Porto Alegre, 193-233.
- Malabarba, M.C., Zuleta, O. y del Papa, C. 2006. Proterocara argentina, a new fossil cichlid from the Lumbreira Formation, Eocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 267-275.
- Marshall, L.G. y Patterson, B. 1981. Geology and geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the valle de Santa María and río Corral Quemado, Catamarca province, Argentina. *Fieldiana, Geology n.s.* 9: 1-80.
- McDowall, R.M. 1976. Notes on some Galaxias fossils from the Pliocene of New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 6: 17-22.
- McDowall, R. y Pole, M. 1997. A large galaxiid (Teleostei) from the Miocene of Central Otago, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 27: 193-198.
- Menni, R. 2004. Peces y ambientes en la Argentina continental. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5: 1-316.
- Montalvo, C. y Bond, M. 1998. Un Notounfulata de la Formación Vaca Mahuida (Eoceno), provincia de La Pampa, Argentina. "Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica". *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 5: 55-60.
- Moura, G.B. de y Báez, A.M. 2006. Anurans from the Early Cretaceous Crato Formation of Brazil: a preliminary report. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26 (supplement): 39A
- Murray, A. 2001. The fossil record and biogeography of the Cichlidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 517-532.
- Myers, C.W. y Stothers, R.B. 2006. The myth of Hylas revisited: the frog name Hyla and other commentary on Specimen medicum (1768) of J.N. Laurenti, the "father of herpetology". *Archives of natural history* 33: 241-266.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the world*. John Wiley & Son, Hokoken, New Jersey, 601 pp.
- Ortiz Jaureguizar, E. y Cladera, G.A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 498-532.
- Pardiñas, U.F.J., Gelfo, J., San Cristóbal, J., Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1996. Una tafocenosis de organismos marinos y continentales en el Pleistoceno superior en el sur de la provincia de Buenos Aires. *13º Congreso Geológico Argentino y 2º Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Buenos Aires), *Actas* 5: 95-111.
- Pardiñas, U.F.J., Cione, A.L., San Cristóbal, J., Verzi, D. y Tonni, E.P. 2004. A New Last Interglacial Continental Vertebrate Assemblage in Central-Eastern Argentina. *Current Research in the Pleistocene* 21: 111-112.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. 2007. The Gondwanan and South American Episodes: Two Major and Unrelated Moments in the History of the South American Mammals. *Journal of Mammalian Evolution* 14: 75-137.
- Patterson, C. 1993. Osteichthyes: Teleostei. En: M.J. Benton (ed.), *The fossil record* 2, Chapman & Hall, London, 622-656 pp.
- Pauly, G.H., Hillis, D.M. y Cannatella, D.C. 2004. The history of Nearctic colonization: molecular phylogenetics and biogeography of Nearctic toads (*Bufo*). *Evolution* 58: 2517-2535.
- Peri, S. 1993. *Ceratophrys* (Anura, Leptodactylidae) en el Holoceno de Laguna Los Tres Reyes, provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 30: 3-7.
- Pfuhl, H.A. y McCave, I.N. 2006. Investigating the link between Antarctic Circumpolar Current inception and events at the Oligocene-Miocene transition. *Geophysical Research, Abstracts* 8: 6047.
- Pinna, M.C.C. de. 1998. Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): Historical overview and synthesis of hypotheses. En: L.R. Malabarba, R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, BIDPUCRS, Porto Alegre, 279-330 pp.
- Pletsch, T., Erbacher, J., Holbourn, A.E.L., Kuhnt, W., Moullade, M., Obon-Ikuenobede, F.E., Söding, E. y Wagner, T. 2001. Cretaceous separation of Africa and South America: the view from the West African margin (ODP Leg 159). *Journal of South American Earth Sciences* 14: 147-174.
- Pramuk, J. 2006. Phylogeny of South American *Bufo* (Anura: Bufonidae) inferred from combined evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 146: 407-452.
- Reig, O.A. 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. *Acta Geológica Lilloana* 2: 255-283.
- Reis, R. E. 1998. Systematics, biogeography, and the fossil record of the Callichthyidae: A review of the available data. En: L.R. Malabarba, R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, BIDPUCRS, Porto Alegre, 351-362 pp.
- Riccardi, A.C. y Rolleri, E.O. 1980. Cordillera Patagónica Austral. En: *Geología Regional Argentina* 2: 1173-1306. Academia Nacional de Ciencias de Córdoba.
- Ringuelet, R. 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2: 1-122.
- Rocek, Z. y Nesson, L.A. 1993. Cretaceous anurans from central Asia. *Palaeontographica A* 226: 1-54.
- Rodilez-Hernández, R., Hendrickson, D.A., Lundberg, J. y Humphries, J. 2005. *Lacantunia enigmatica* (Teleostei: Siluriformes) a new and phylogenetically puzzling freshwater fish from Mesoamerica. *Zootaxa* 1: 1-24.
- Roelants, K. y Bossuyt, F. 2005. Archaeobatrachian paraphyly and Pangaean diversification of crown-group frogs. *Systematic Biology* 54: 111-126.
- Roelants, K., Gower, D.J., Wilkinson, M., Loader, S.P., Biju, S. D. y Guillaume, K. 2007. Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 887-892. Washington.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural, Buenos Aires*, 25: 1-247.
- Rubilar, A. 1994. Diversidad ictiológica en depósitos continentales miocenos de la Formación Cura-Mallin, Chile (37-39° S): implicancias paleogeográficas. *Revista Geológica de Chile* 21: 3-29.
- Rusconi, C. 1932. La presencia de anfibios ("Eocaudata") y de aves fósiles en el piso ensenadense de Buenos Aires. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 113: 145-149.
- Sanchiz, B. 1998. Saliencia. *Handbuch der Paläoherpetologie*. Pars 4. Dr. Friedrich Pfeil. Munich, 275 pp.
- San Mauro, D., Vences, M., Alcobendas, M., Zardoya, R. y Meyer, A. 2005. Initial diversifications of living amphibians predate the breakup of Pangea. *The American Naturalist* 165: 590-599.
- Savage, J.M. 1973. The geographic distribution of frogs: patterns and predictions. En: J.L. Vial (ed.), *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*, University of Missouri Press, Columbia, pp. 351-445.
- Schaeffer, B. 1947. An Eocene serranid from Patagonia. *American Museum Novitates* 1331:1-9.
- Schaeffer, B. 1949. Anurans from the early Tertiary of Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 93: 41-68.

- Schultze, H.P. 1991. Lungfish from the El Molino (Late Cretaceous) and Santa Lucía (Early Paleocene) formations in southcentral Bolivia. En: R. Suárez-Soruco (ed.), *Fósiles y facies de Bolivia*. I. Vertebrados. *Revista Técnica de YPF* 12: 441-448.
- Schultze, H.P. 2004. Mesozoic sarcopterygians. En: G. Arratia y A. Tintori (eds.), *Mesozoic fishes 3 - Systematics, paleoenvironments and biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 463-492 pp.
- Scotese, C. Activo en 2007. *Paleomap project*. <http://www.scotese.com>.
- Stiassny, M.L. 1991. Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae: an overview. En: M.H.A. Keenleyside (ed.), *Cichlid fishes. Behaviour, ecology, and evolution*. Chapman & Hall, London, 1-35 pp.
- Tambussi, C.P. y Noriega, J.I. 1998. Registro de presbiornítidos (Aves, Anseriformes) en sedimentitas de la Formación Vaca Mahuida, La Pampa, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 5: 51-54.
- Tihen, J.A. 1962. A review of the New World fossil bufonids. *American Midland Naturalist* 68: 1-50.
- Tonni, E. y Cione, A.L. 1984. A thanatocenosis of continental and marine vertebrates in the Las Escobas Formation (Holocene) of Northeastern Buenos Aires Province, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 2: 93- 113.
- Vari, R. P. y Malabarba, L.R. 1998. Neotropical ichthyology: An overview. En: L.R. Malabarba, R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, BIDPUCRS, Porto Alegre, 1-11 pp.
- Vari, R. P. y Weitzman, S.H. 1990. A review of the phylogenetic biogeography of the freshwater fishes of South America. En: G. Peters y R. Hutterer (eds.), *Vertebrates in the tropics*, Museum Alexander Koenig, Bonn, 381-393 pp.
- Vizcaíno, S.F., Pascual, R., Reguero, M.A. y Goin, F.J. 1998. Antarctica as background for mammalian evolution. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación* 5: 199-209.
- Wenz, S. y Brito, P.M. 1996. New data about the lepisosteids and semionotids from the Early Cretaceous of Chapada do Araripe (NE Brazil): Phylogenetic implications. En: G. Arratia y G. Viohl (eds.), *Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Germany, 153-165 pp.
- Wiens, J. 2007. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. *American Naturalist* 170 (Supplement): 86-106.
- Wiley, E.O. y Schultze, H.P. 1984. Family Lepisosteidae. En: N. Eldredge y S.M. Stanley (eds.), *Living fossils*, Springer Verlag, New York, 160-165 pp.
- Wilf, P., Jonson, K.R., Cúneo, N.R., Smith, N.E., Singer, B.S. y Gandolfo, M.A. 2005. Eocene plant diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufú, Patagonia, Argentina. *American Naturalist* 165: 634-650.
- Woodburne, M.O., Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2006. Central American Provincialism and the Great American Biotic Interchange. En: O. Carranza-Castañeda. y E.H. Lindsay (eds.), *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange. Publicación Especial del Instituto de Geología y Centro de Geociencias de la Universidad Nacional Autónoma de México* 4: 73-101.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65Ma to Present. *Science* 292: 686-693.