

Peces marinos y continentales del Mioceno del área mesopotámica argentina. Edad y relaciones biogeográficas

Alberto Luis CIONE¹; Jorge Rafael CASCIOTTA²; María de las Mercedes AZPELICUETA²;
María Julia BARLA³ y Mario Alberto COZZUOL⁴

Abstract: *MARINE AND CONTINENTAL FISHES OF MIOCENE IN THE ARGENTINE MESOPOTAMIAN AREA. AGE AND BIOGEOGRAPHIC RELATIONS.* -Recently, a new locality with brazilian fishes was described from the Miocene of Patagonia by Cione and others. However, the most renown localities are located in the Paraná eastern riverside cliffs near the city of Paraná, Entre Ríos province, Argentina. These localities yielded many freshwater, marine, and terrestrial vertebrates of Miocene and Pleistocene age which in many cases are presently in study. Miocene fossils come almost exclusively from the Paraná Formation (marine and freshwater taxa: elasmobranchs, teleosteans, cetaceans, sirenians and pinnipeds) and the "Conglomerado osífero" ("Bony conglomerate;" "Mesopotamiense" autorum) at the base of the continental Ituzaingó Formation (marine, freshwater and terrestrial taxa: elasmobranchs, teleosteans, crocodilians, chelonians, birds, and different groups of mammals).

Cetaceans suggest a Tortonian (late Miocene) age for the top of the Paraná Formation. The terrestrial mammal fauna suggests a Huayquerian age (Tortonian) for the base of the Ituzaingó Formation. Both the terrestrial and freshwater fauna of the Ituzaingó Formation indicates a climate warmer than present. The freshwater vertebrate record suggests important basin connections with Amazonian basins.

Key words: Fishes - Miocene - Entre Ríos - Tertiary.

Palabras clave: Peces - Mioceno - Entre Ríos - Terciario.

Introducción

Los yacimientos fosilíferos de la barranca oriental del río Paraná cercanos a la ciudad de Paraná (este de Argentina) se conocen desde 1827 cuando Alcide D'Orbigny visitó el área (véase D'Orbigny, 1842; Figura 1). Las barrancas son extremadamente ricas en restos de vertebrados terrestres, marinos y de aguas continentales. Sin embargo, la mayoría de las colecciones se han hecho sin una adecuada ubicación estratigráfica. Debido a esto, durante muchos años se debatió la procedencia de los fósiles (Cione et al., 2000). Trabajo de campo reciente realizado por los autores han permitido clarificar la ubicación estratigráfica de los vertebrados. Este trabajo ha permitido coleccionar materiales de vertebrados marinos en la Formación Paraná en Aldea Brasileira (cerca de Diamante) y Villa Urquiza y vertebrados acuático continentales y terrestres en la Formación Ituzaingó en la Toma Vieja y La Celina (ambas localidades cerca de la ciudad de Paraná (Figura 1).

En esta contribución, se analiza el registro de peces continentales y marinos de las formaciones Paraná e Ituzaingó en las cercanías de Paraná y se analiza preliminarmente su composición. Cierta-

¹ Division Paleontología de Vertebrados. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. 1900, La Plata.

E-mail: acione@museo.fcnym.unlp.edu.ar

² Division Zoología Vertebrados. Idem. **E-mail:** azpeli@museo.fcnym.unlp.edu.ar

jrcas@museo.fcnym.unlp.edu.ar

³ Facultad de Ciencias Naturales y Museo. 1900, La Plata. **E-mail:** barla@netverk.com.ar

⁴ Laboratorio de Biología Evolutiva e da Conservação Universidade de Rondonia. BR 364, Km 9,5. 78900-000 Porto Velho, Ro, Brasil. **E-mail:** mario@unir.br

mente, las investigaciones se encuentran en progreso y probablemente muchas de las asignaciones taxonómicas serán modificadas en los próximos años y nuevos taxones serán incluidos en las listas debido a nuevos hallazgos o al estudio de colecciones previamente estudiadas.

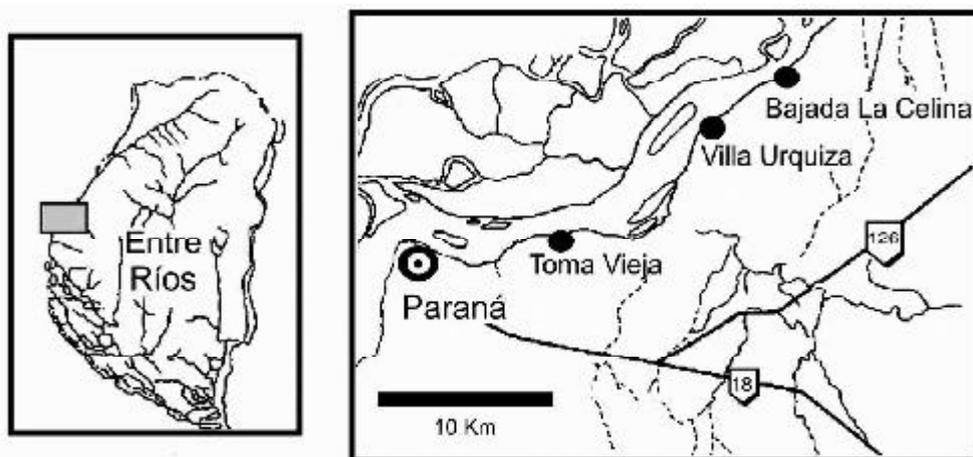


Fig. 1. Mapa de ubicación.

Historia del conocimiento de los peces miocenos de Paraná

Cuando Florentino Ameghino, en su importante obra sobre los mamíferos extintos de Argentina (1889), discutió los vertebrados del «Piso Mesopotámico» de Doering (1882), incluyó alrededor de 90 especies de mamíferos además de los peces y reptiles. Este trabajo de Ameghino fue sumamente importante para el conocimiento de los vertebrados del Mioceno del área, el que comenzó con la visita del investigador francés Alcide D'Orbigny en 1827. D'Orbigny llegó a América en 1826; en los siguientes años exploró la barranca del río Paraná cercana a la ciudad the «Bajada de Santa Fé,» como fue llamada al principio la ciudad de Paraná y más tarde (1842) describió la estatigrafía y también muchos fósiles.

Otro famoso científico, Charles Darwin, visitó el área durante octubre del año 1833. Darwin describió la estatigrafía de las barrancas cerca de Paraná. En los sedimentos cercanos a la base de las barrancas fluviales colectó dientes de tiburones e invertebrados de especies extintas. Por encima de este nivel, Darwin encontró un yacimiento consolidado que pasaba por encima de sedimentos pampeanos típicos. Darwin interpretó ésto como el resultado de una gran ingresión marina la cual fue gradualmente transformada en un estuario fangoso donde los cadáveres habrían flotado (Darwin, 1839).

El General Justo José de Urquiza, primer presidente de la Confederación Argentina, con capital en la ciudad de Paraná, propició el comienzo de estudios sistemáticos, geológicos y paleontológicos en la barranca del río. Urquiza contrató entre otros al belga Alfred Du Gratty, quien en 1854 fue el director del Museo de la Confederación en Paraná, al físico y naturalista francés Martin de Moussy, quien estuvo a cargo del relevamiento del territorio nacional; y al arquitecto francés (y paleontólogo aficionado), August Bravard, quien fue el primero en investigar depósitos minerales.

Bravard fue nombrado en 1857 director del Museo de la Confederación. Un año más tarde el Registro Oficial de la Confederación publicó la «Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías de Paraná» escrito por Bravard. Este trabajo fue la recopilación de sus investigaciones previamente comunicadas en las sociedades de historia natural de Buenos Aires y París en 1855 y 1856 respectivamente. El trabajo de Bravard concuerda en algunos aspectos con las observaciones de

D´Orbigny y Darwin pero presentaba contradicciones con las conclusiones de la obra de De Moussy (1857).

Bravard (1858) describió por primera vez algunos teleósteos y eslamobranquios, reptiles (incluyendo quelonios, ofidios y cocodrilos) y mamíferos. El presidente Domingo Faustino Sarmiento envió los materiales colectados por Bravard al Museo Nacional de Historia Natural of Buenos Aires. Los mamíferos estaban representados por una ballena y un roedor mas pequeño que «*Megamys patagoniensis*,» descriptos por D´Orbigny (1842) y procedentes de las barrancas del río Negro cerca de Carmen de Patagones (norte de Patagonia). Bravard consideró que las capas de Paraná y Patagones eran de una edad similar. No estaba muy errado.

En 1861, Bravard murió durante un terremoto que destruyó la ciudad de Mendoza (oeste de Argentina). Después de Bravard (1858), la única publicación en muchos años fue la «Description Physique, Géographique et Statistique de la Confederation Argentine» (De Moussy, 1860).

El Museo de la Confederación fue refundado como el Museo de la Provincia de Entre Ríos en 1884 y el profesor Pedro Scalabrini fue su director desde 1886. Scalabrini fue un gran colector de fósiles y rápidamente se puso en contacto con el gran paleontólogo argentino Florentino Ameghino quien describiría este nuevo material. Esta asociación fue el origen del conocimiento de la fauna del «Piso Mesopotamiense» (Ameghino, 1883a, 1883b, 1885, 1886, 1889).

Entre 1890 y 1892, el suizo Kaspar Jacob Roth (Santiago Roth en la literatura argentina; ver Bond, 1999), relevó las provincias de Entre Ríos y Corrientes. Roth hizo una importante colección de vertebrados del «Conglomerado osífero» de la Formación Ituzaingó, parte de la cual fue depositado en el Museo de La Plata, donde ocupó la jefatura de la Sección Paleontología en 1895.

Durante la última parte de los siglos XIX y comienzo del XX, muchos aficionados colectaron cerca de de Paraná. Más tarde la mayoría de esas colecciones privadas fueron depositadas en el Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires (colecciones de Lelong Thévenet, de Carles, Sors Cirera y Caixo) y Museo de La Plata (colección de Sors Cirera). Otras instituciones donde se pueden encontrar colecciones del área de Paraná son: Muséum National d´Histoire Naturelle de Paris y Natural History Museum de Londres (originalmente British Museum, Natural History).

Durante el siglo XX, a partir de los importantes trabajos de Frenguelli (1920), muchos autores publicaron contribuciones sobre la paleontología y la geología del área de Paraná (Bianchini y Bianchini, 1971; Aceñolaza, 1976; Aceñolaza y Sayago, 1980; Iriondo y Rodríguez, 1973; Noriega, 1995; Cione et al., 2000; véase la bibliografía citada en este último trabajo).

Comentarios sobre la geología del Cenozoico superior en el área

El mar penetró profundamente en el Mioceno medio-tardío por la llanura chacopampeana («Mid Transgressive Onlap Sequence»; véase Uliana y Biddle, 1988; del Río, 1991; Marengo 2000; del Río et al., 2001). Sin embargo, no parece haber atravesado América del Sur como han sostenido algunos autores del pasado y presente (véase discusión en Aceñolaza, 2000). Esta ingesión fue denominada “Paranense” o “Enterriense”. En cambio, durante el Oligoceno tardío?-Mioceno temprano el mar había ocupado gran parte de Patagonia sin afectar el área chacopampeana. Esta última fue denominada “Patagoniense” partim o “Leonense”. La ingesión “Enterriense” sólo afectó muy parcialmente a Patagonia, principalmente en el noreste de la misma. En esa zona, el “Patagoniense” y el “Enterriense” están separados por una neta discordancia (Feruglio, 1949). Por ejemplo, en el área de Península Valdés y curso inferior del río Chubut, entre las Formaciones Gaiman y Puerto Madryn (Cione, 1988; Cione et al., 2005). Ninguna otra ingesión afectó profundamente a Patagonia posteriormente, lo que es vinculado a la fase de ascenso de la cordillera austral del Mioceno medio (Yrigoyen, 1975).

En el área mesopotámica, la ingesión “Enterriense” depositó los sedimentos de la Formación

Paraná (por ejemplo, Ameghino, 1906; Frenguelli, 1920; Scartascini, 1954; Aceñolaza, 1976; Aceñolaza y Aceñolaza, 1999; Aceñolaza, 2000). En el área no se ha detectado la ingresión "Patagoniense", la cual estuvo restringida al territorio de Patagonia. La Formación Paraná está principalmente compuesta por limolitas verdosas y areniscas con bancos de ostras (Aceñolaza, 1976; Chebli et al., 1989). Cuando el mar se retiró se formó una red hidrográfica que depositó en los valles sedimentos que son actualmente asignados a la Formación Ituzaingó. Esta unidad está compuesta por un conglomerado basal («Conglomerado osífero») con abundantes restos de vertebrados y que es cubierto por areniscas blancuzcas a amarillentas y limolitas verdes con escasos fósiles. Sobre la Formación Ituzaingó se depositaron sedimentos terrigenos pleistocenos (Aceñolaza, 1976; Iriondo, 1980; Chebli et al., 1989) quizás ensenadenses a ciertamente lujanenses de acuerdo a la escala temporal sudamericana (véase Cione y Tonni, 1995, 1996). Aparentemente la ingresión "Enterriense" se desarrolló con una marcada influencia de aguas dulces y sólo hay evidencias de ambientes marinos normales en la parte sudoriental (del Río, 1988, 1990; Aceñolaza, 2000; Marengo, 2000).

El término «Piso Mesopotamiense» o «Mesopotamiense» fue ampliamente usado en la literatura argentina de paleontología de vertebrados. El término fue introducido por primera vez por Doering (1882; véase también Ameghino, 1883). Frenguelli (1920) restringió el «Mesopotamiense» al «Conglomerado osífero». Nosotros consideramos que es inválido y se utiliza aquí el término «Conglomerado osífero» para denominar el conglomerado que aparece frecuentemente en la base de la unidad litoestratigráfica Formación Ituzaingó.

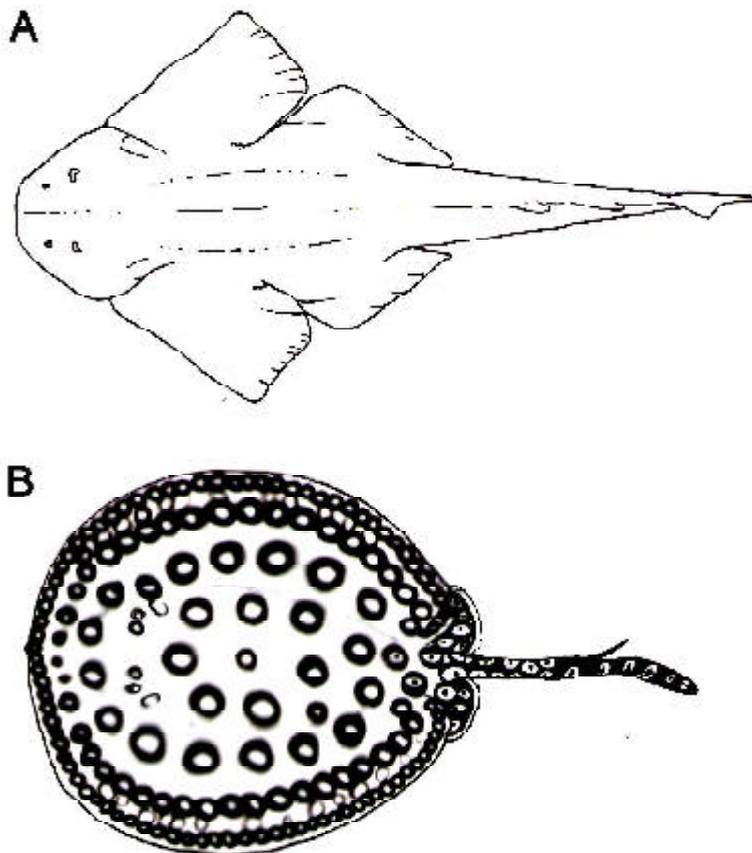


Fig 2. Representantes vivos de géneros de neoseláceos que se registran en las Formaciones Paraná e Ituzaingó. A *Squatina dureril* (modificado de Bigelow y Schroeder, 1948). B, *Potamotrygon motoro* (del natural). No están a escala.

Edad de la Formación Paraná

La edad de la Formación Puerto Madryn ha sido debatida con cierta intensidad (véase del Río 1988, 2000). En años recientes, fue referida al Mioceno medio (del Río 1988, 1990) y más recientemente al Mioceno tardío (del Río et al. 2001; Scasso et al. 2001). La sección tipo de la correlativa Formación Barranca Final de Río Negro (Patagonia boreal) fue asignada al Mioceno medio a tardío (Guler et al. 2002). Concentrados de una capa de ceniza ubicada en los niveles superiores de la Formación Puerto Madryn en Bahía Cracker, Chubut nororiental, fueron datadas por medio de $^{40}\text{K}/^{39}\text{Ar}$ (tres fechados: promedio 9.41 Ma; Zinsmeister et al., 1981). Scasso et al. (2001) correlacionaron ese nivel con los niveles superiores de la unidad en Puerto Pirámide y en la Lobería de Puerto Pirámide, en secciones de la Formación Puerto Madryn que estudiaron. Recientemente, nuevas dataciones de la Formación Puerto Madryn fueron obtenidas por medio de análisis de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en conchas de pectínidos y ostras (Scasso et al. 2001). Los fechados van de 18.4 a 8.7 Ma; los autores descartaron los fechados más antiguos y retuvieron como más confiables los que se ubican entre 10.8 y 8.7 Ma (promedio: 10.1 Ma). Estos fechados se aproximan al fechado de $^{40}\text{K}/^{39}\text{Ar}$ de 10 Ma obtenido en escorias del Chasiquense típico en la Provincia de Buenos Aires (Schultz et al., 1998). El Chasiquense típico, unidad de la escala cronológica sudamericana basada en biozonas de mamíferos, suprayace al "Enterriense" en su área tipo en tanto que falta en la sección de Paraná donde sobre el "Enterriense" (=Formación Paraná) se ubica sedimentos de edad Huayqueriense (=Formación Ituzaingó), la cual es inmediatamente más joven que el Chasiquense dentro del Tortoniano (véase más abajo). Los tiempos chasiquenses en el área de Paraná están representados por el hiato de la discordancia que separa las Formaciones Paraná e Ituzaingó o por la parte superior de la Formación Paraná (Cione et al., 2000). Si se diera esta última circunstancia, indicaría que el mar "Enterriense" perduró más tiempo en la zona de Paraná que en Patagonia o que en el área tipo del Chasiquense. Esta hipótesis puede estar apoyada por la distinta composición de cetáceos de la Formación Puerto Madryn y Paraná.

Los seláceos identificados son típicos de los tiempos Mioceno medio a Plioceno (son netamente distintos de aquéllos del "Patagoniense") pero los cetáceos sugieren más precisamente una edad Mioceno tardía para la parte superior de la Formación Paraná. El registro de cetáceos Balaenidae y Physteridae similares a taxones modernos, de Balaenopteridae (desconocidos en capas más viejas que el Mioceno tardío) y la ausencia de taxones comunes con la Formación Gaiman del Mioceno temprano (Cione, en preparación) y la Formación Puerto Madryn del Mioceno Medio-Tardío (Cozzuol, 1993, 1996), sugiere que el extremo superior de la Formación Paraná (al menos en los afloramientos del lecho del Arroyo Ensenada y Villa Urquiza) podría ser de edad tortoniana.

Edad de la Formación Ituzaingó en los alrededores de Paraná

La edad exacta de la Formación Ituzaingó ha sido también largamente debatida. Una discusión detallada de los argumentos basados en las relaciones estratigráficas y en el contenido de la mamalifauna fue abordada por Cione et al. (2000).

Los mamíferos de la Formación Ituzaingó son extremadamente diversos. A primera vista, la coexistencia de tantos taxones diversos podría ser sugestiva de una mezcla secundaria. Algunos autores propusieron que el material proveniente del "Conglomerado osífero" podría haberse redepositado de capas de diferentes edades: Santacrucense, Chasiquense, Huayqueriense, Montehermosense (Bianchini y Bianchini, 1971; Scillato-Yané 1977a, 1980, 1981; Marshall et al., 1983). Por otra parte, muchas de las determinaciones son antiguas y deberían ser revisadas (véase Cione et al., 2000). El trabajo de campo que estamos realizando permitirá clarificar muchos de los problemas al respecto.

Cione et al. (2000), al evaluar la evidencia, destacaron que:

- La edad del “Conglomerado osífero” no parece ser más antigua que Tortoniano por la relación de suprayacencia (con una discordancia importante) de éste sobre la Formación Paraná.
- El “Conglomerado osífero” posee mayor afinidad con las faunas Chasiquense y Huayqueriense [Chasiquense, 11 (17); Huayqueriense, 28(32?)]. Descartamos la correlación con Santacrucesense, Mayoense, Laventense y Montehermosense.
- Luego de discutir las afinidades faunísticas, Cione et al. (2000) consideran que el “Conglomerado osífero” es de edad Huayqueriense.
- La base del Huayqueriense se ubica en 9 Ma (Flynn y Swisher, 1995). De acuerdo a Flynn y Swisher (1995), las dataciones radioisotópicas disponibles y la ubicación del límite dentro de la parte temprana del Chron C3Ar, y usando la terminología de Cande y Kent (1995) y Berggren et al. (1997), la mejor estimación para el límite Huayqueriense/Montehermosense es cerca de 6.8 Ma, y ciertamente más vieja que 6.5 Ma. En realidad, esta estimación no corresponde a las capas más jóvenes conocidas. Las capas que suprayacen a la Formación Andalhualá posiblemente son Chapadmalenses (véase Cione y Tonni, 1996). Flynn y Swisher (1995) indican que el intervalo Huayqueriense/Montehermosense está magnetoestratigráficamente relativamente bien muestreado en Bolivia y el noroeste de Argentina. Sin embargo, las secciones “Montehermosenses” son Chapadmalenses (Cione y Tonni, 1996). El Huayqueriense es entonces correlacionado con el Tortoniano de la Escala del Tiempo Geológico (11.0 to 7.3 Ma; Remane et al., 2000).

Consideramos que el acuífero llamando “Puelchense” (Sala y Auge, 1970; Pascual y Odreman Rivas, 1971) del subsuelo de la región pampeana es correlacionable con la Formación Ituzaingó (ver discusión en Cione y Tonni, 1995; Cione et al., 2000). Esta unidad también suprayace a la Formación Paraná. En el subsuelo del área bonaerense, se han identificado en el “Puelchense” taxones típicos registrados en el “Conglomerado osífero” (*Carcharias acutissima*, *Isurus hastalis*, *Carcharhinus* spp., Myliobatoidei and Sciaenidae; Rusconi, 1948; observacion personal ALC) con vertebrados terrestres (toxodontid y rodents; ver Rusconi, 1948, 1949; Cione y Tonni, 1995; Bond, 1999; Bond et al., 1995; Bond y López, 1998).

La ictiofauna de los alrededores de Paraná

PECES MARINOS

La fauna de elasmobranquios conocida de la Formación Paraná está compuesta por el odontaspídido *Carcharias acutissima* (abundante), los carcarrínidos *Carcharhinus* spp. (abundante) y *Physogaleus aduncus*, el heterodóntido *Heterodontus*, el escuatínido *Squatina*, el lámnido *Isurus hastalis*, el otodóntido *Carcharocles megalodon*, el hemigaleido *Hemipristis serra*, el escualido *Squalus* y por batoideos Dasyatidae y Myliobatoidei indeterminados (D' Alessandri, 1896; Woodward, 1900; Priem, 1911; Frenguelli, 1920, 1922; Cione, 1978, 1988; Arratia y Cione, 1996; Cione et al., 2000; Figuras 2,3). La ictiofauna está siendo estudiada, en especial los odontaspídidos (Lucifora et al., 2003; Cione et al., enviado; Cione et al., en preparación). Algunas de las especies aparecen también en el “Conglomerado osífero”, seguramente retrabajadas de los sedimentos marinos.

Varios peces óseos fueron reportados. El espárido *Chrysophrys* sp., Sparidae indet., y el lábrido *Protautoga longidens* Alessandri, 1896 fueron descritos y figurados (Alessandri, 1896). El material fue perdido durante la Primera Guerra Mundial en Turín, Italia. Sin embargo a partir de las ilustraciones se puede observar que el material no pertenece ni a Sparidae ni a Labridae. El material identificado como Sparidae indet. (Alessandri, 1896) es muy similar a placas faríngeas inferiores del esquiénido *Pogonias cromis*. Nosotros hemos encontrado restos de esquiénidos tanto en la Formación Paraná como en el “Conglomerado osífero” (Cione y Torno, 1984; Cione et al., 2000; Figura 4).

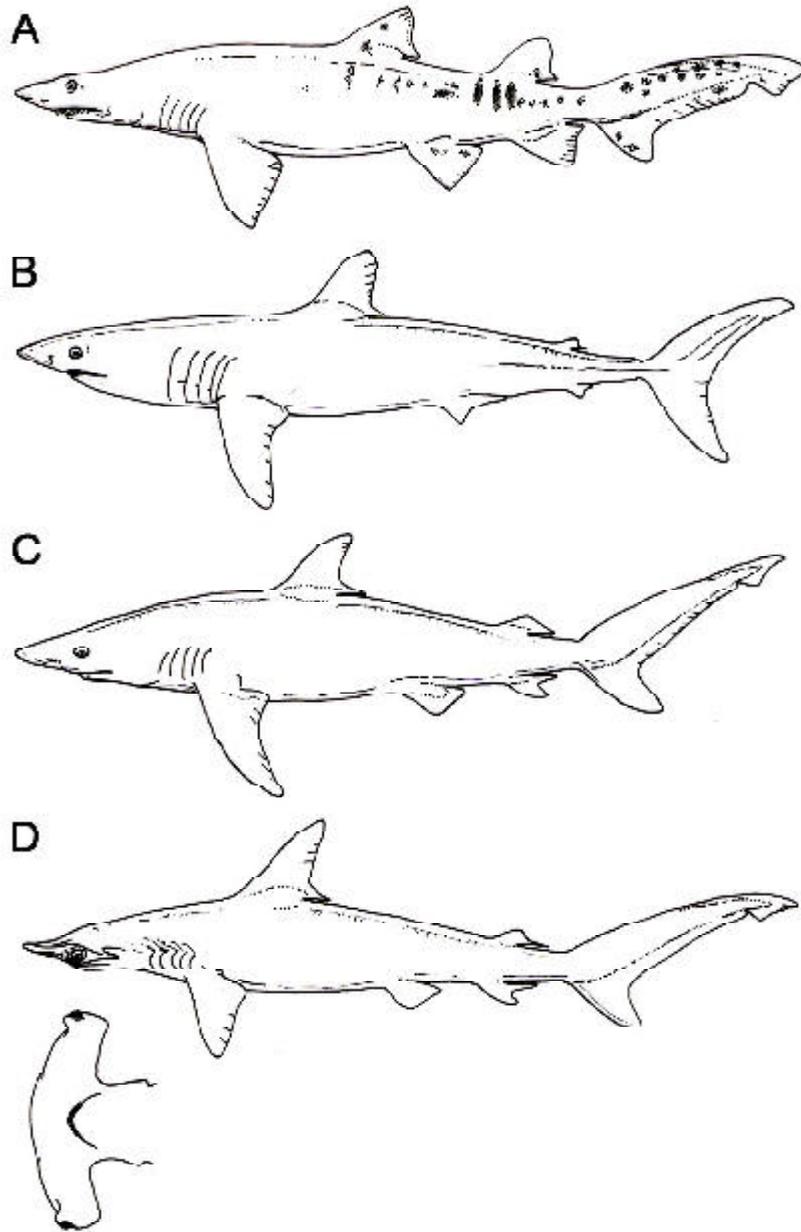


Fig. 3. Representantes vivientes de géneros de neoseláceos que se registran en la Formación Paraná. A *Carcharias taurus*. B, *Isurus oxyrinchus*. C, *Carcharhinus obscurus*. D, *Sphyrna zygaena*. Todos modificados de Bigelow y Schroeder (1948). No están a escala.

PECES CONTINENTALES

Rayas del género *Potamotrygon* de la familia de agua dulce Potamotrygonidae fueron mencionados por Ameghino (1898) aunque no los describió ni figuró (Figura 3). Más recientemente, Deynat y Brito (1994) asignaron grandes escudos dérmicos descritos por Larrazet (1886) con procedencia de Paraná a la familia Potamotrygonidae. Escudos dérmicos similares fueron registrados por nosotros tanto en la marina Formación Paraná como en el continental "Conglomerado osífero." Sin embargo, parte del material probablemente corresponda a otras familias de rayas.

Numerosos especímenes de siluriformes de agua dulce y caraciformes se registran en la Formación Ituzaingó. En la Formación Paraná han aparecido bagres marinos (Familia Ariidae). De hecho, estos peces han sido parcialmente descritos y figurados por varios autores desde el siglo XIX (Bravard, 1858; Ameghino, 1898; Woodward, 1900; Priem, 1911; Figura 4). Sin embargo, ellos no han sido aun adecuadamente estudiados (véase comentarios en Cione, 1978, 1986; Arratia y Cione, 1996).

El bagre *Silurus agassizi* Bravard, 1858 no fue descrito ni ilustrado y debe ser considerado *nomen nudum* (Cione, 1986). La asignación de un cráneo de bagre a *S. agassizi* por Frenguelli (1920) es consecuentemente inválida. Hemos observado que siluriformes de diferentes familias están presentes en el material del "Conglomerado osífero". Algunos caraciformes como el serrasálmido *Colossoma macropomum* se encuentran en la Formación Ituzaingó (Cione, 1986). Esta especie ha sido también identificada en el Grupo La Venta (Mioceno Medio de Colombia; Lundberg et al., 1986, 1988). Los registros de la Formación Ituzaingó Formation y el Grupo La Venta corroboran las relaciones biogeográficas postuladas para otros elementos faunísticos (por ejemplo, cocodrilos, triquéquidos, cetáceos). Un nuevo género de Characidae representa un elemento intermedio entre los representantes más generalizados y las pirañas (Cione et al., 2003).

Los "holósteos" Gynglymodi fueron prácticamente ecuménicos en el Cretácico. En el Cenozoico redujeron notablemente su distribución y no habitaron más Sudamérica. Sin embargo, D' Alessandri (1896) asignó un diente al Ginglymodi *Lepisosteus*. El material en realidad corresponde a un *Crocodylia* indeterminado (Cione, 1986).

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. Un gran diente, probablemente corresponda a un espécimen de más de 1000 mm de longitud estándar.

Existen numerosos restos de Siluriformes, Characiformes y Perciformes que están en proceso de estudio. Es posible sostener que la diversidad existente en agua dulce en el área ha sido sólo vislumbrada.

Biogeografía

PECES MARINOS

Los géneros de peces marinos conocidos de la Formación Paraná y que tienen representantes vivientes habitan la actual Provincia biogeográfica Argentina (sensu López, 1964; ver Cione, 1978, 1988; Figura 2) y algunos aguas más cálidas (*Hemipristis*). Los peces integran ambientes neríticos, probablemente de plataforma interna. No se hallaron aún peces típicamente oceánicos (por ejemplo, istiofóridos, los denominados peces vela).

Es notable la presencia de tiburones heterodóntidos, los cuales no habitan en la actualidad el Océano Atlántico (Cione y Azpelicueta, 2002). En el Oligoceno superior-Mioceno medio de Patagonia se han registrado otros peces que no habitan el Atlántico o al menos el Atlántico sur tales como los tiburones pristiofóridos y los teleósteos oplegnátidos (Cione y Expósito, 1980; Cione y Azpelicueta, 2002). En el Terciario, especies de *Heterodontus* y pristiofóridos tuvieron una distribución casi ecuménica

(Cappetta, 1987; Cione, 1988). Hoy las especies de *Heterodontus* viven en el Pacífico (Compagno, 2001; Compagno et al., 2005), mientras que los pristiofóridos no habitan en la actualidad las costas de los océanos Pacífico y Atlántico en Sudamérica (Compagno, 2001). En el presente, una pequeña población de la especie endémica *Pristiophorus schroederi* habita en el noroeste del Atlántico (Springer y Bullis, 1960). Ambos grupos redujeron su distribución después del Mioceno. El hallazgo de *Pristiophorus* en la Formación Puerta del Diablo de Patagonia y *Heterodontus* en la Formación Paraná constituye el último registro de este género en el Atlántico sur y en Atlántico respectivamente. Ambos representan un ejemplo de extirpación en un área particular y persistencia en otra (Cione y Azpelicueta, 2002).

Los cetáceos Pontoporiidae fueron también comunes en el norte del Pacífico Sur (norte de Chile y sur de Perú, Cozzuol, 1996), en el Pacífico Norte (Barnes, 1985) y Atlántico Norte. La presencia de pontopóridos en la Formación Paraná sugieren una biogeográfica conexión con aquellas regiones, en tiempos en los cuales el puente de América Central estaba aun abierto.

Dioplotherium, aparentemente en aquellos depósitos, fue también hallado en el norte de Brasil (Formación Pirabas, de Toledo y Domning, 1991) y en el Pacífico norte y Atlántico norte (Domning, 1989). Se piensa que los balenopteridos se originaron en el Atlántico tropical no antes del Mioceno medio tardío, pero ellos se encuentran distribuidos alrededor del mundo en el Mioceno tardío como es el caso de los registros de Formación Paraná.

Si las afinidades de *Monachus* con *Properiptychus argentinus* son confirmadas, este grupo posee una distribución tropical.

Consecuentemente, los mamíferos acuáticos indican una fuerte conexión con localidades más norteñas. Para explicar esto no es necesario apelar a conexiones a través del continente ya que es suficiente la conexión de oceánica a lo largo de la costa continental.

PECES CONTINENTALES

La Región Neotropical se encuentra dividida en dos subunidades fenéticas de acuerdo a la distribución actual de los peces: las subregiones Brasileña y Austral (Ringuet, 1975; Arratia et al., 1983). La subregión Austral incluye Patagonia, Cuyo, y Sur y centro de Chile (Ringuet, 1975; Arratia et al., 1983; Arratia, 1997). 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 Brasileña ocupa el resto de Sudamérica y América Central. La Subregión Brasileña 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; Ringuet, 1975; Almirón et al., 1997; Arratia, 1997). La diversidad brasileña disminuye notablemente al sur del Río de la Plata, aún dentro de la subregión.

Los peces de agua dulce del Mioceno de Paraná son típicamente brasileños y no fue hallado ningún taxón austral (Figura 4).

Los peces, cocodrilos, cetáceos, y sirénidos del "Conglomerado osífero" se encuentran relacionados con aquéllos del Mioceno tardío de las capas del Mioceno de La Venta, en Colombia (Langston, 1965; Langston y Gasparini, 1997; Cione, Lundberg y Machado-Allison, en preparación), las capas del Mioceno tardío de Perú y del Acre brasileño (Rancy et al., 1989; Bocquentin y Souza Filho, 1990; Frailey, 1986; Gasparini, 1996) y las capas del Mioceno tardío-Plioceno temprano de Urumaco, Venezuela (Buffetaut, 1982; Gasparini, 1996). La Venta, Acre y Paraná comparten *Caiman*, *Mourasuchus* y *Gryposuchus*. Acre y Paraná también comparten *Ischyrorhynchus*, *Saurocetes* y *Ribodon*.

En la actualidad, la cuenca del Paraná-Uruguay-Plata está prácticamente aislada de la cuenca del Amazonas. La presencia de vertebrados acuáticos de agua dulce similares con las capas del Mioceno de Colombia (actual cuenca del Magdalena), Venezuela y el Amazonas brasileño indica relaciones hidrográficas que no existen hoy. La presencia de cetáceos ímidos, sirénidos triquéquidos y una alta diversidad de cocodrilos también sugieren un clima más cálido que el que existe en el presente.

Ambiente

MARINO

El nivel alto del mar en el Mioceno medio y quizás tardío permitió la ambientes de cierta salinidad en la planicie chacopampeana al menos hasta Paraguay y Bolivia (Uliana y Biddle, 1988; Marshall et al., 1993; véase Aceñolaza, 2004). En el sur, la influencia marina estuvo restringida al noreste de la Patagonia. Una ictiofauna miocena templada se registra en el extremo superior de la Formación Paraná. El conjunto ictiofaunístico mioceno de Paraná es diferente al patagónico, pero es similar al presente a latitudes similares o más norteñas en la costa atlántica del sur del Brasil (Cione, 1978; Cione et al., 2000). Mientras que carcarínidos, hemigaleidos, y odontospididos dominan en Paraná, la ictiofauna patagónica esta dominada por lámnicos (Cione, 1978, 1988; Cione y Tonni, 1981; Perea et al., 1985; Perea y Ubilla, 1989, 1990). Los cetáceos de la Formación Paraná también indican temperaturas no muy diferentes de las que se presentan a la misma latitud o más cálidas. Los sirenios, los pinnípedos y los invertebrados sugieren aguas más cálidas para el área durante el Mioceno, las que podrían haberse extendido hasta el norte de la Patagonia teniendo en cuenta los invertebrados (Del Río, 1988; 2000; Cione et al., 2000).

La asociación de elasmobranchios presentes en la Formación Paraná sugiere una salinidad marina normal en los niveles y el área en que está presente (desde la Bajada de la Celina, cerca de Villa Urquiza hasta Victoria y en el subsuelo del noreste de la provincia de Buenos Aires).

CONTINENTAL

Todos los restos de vertebrados terrestres de la Formación Ituzaingó se encuentran desarticulados. Sin embargo esto es usual en depósitos fluviales. Los únicos restos de vertebrados articulados son algunos peces de agua dulce muy bien preservados en nódulos. Notablemente, muchos huesos están escasamente erosionados. Nosotros consideramos poco probable que el material provenga de otras unidades terrestres (las cuales son desconocidas en el área; ver también Cozzuol, 1993). Más aún, la cuenca fluvial se desarrolló sobre capas marinas y no hay duda que alguno (no necesariamente todos) de los restos marinos presentes en el "Conglomerado osífero" fueron retrabajados de la Formación Paraná. Recientemente han aparecido algunos restos de mamíferos terrestres en la Formación Paraná en Aldea Brasileira (inédito).

No se registraron dipnoos en el área. Tomando en cuenta la buena preservación de los dientes de dipnoos, la ausencia de estos peces podría estar relacionada a la ausencia de biestacionalidad o de ambientes adecuados.

La ubicación paleogeográfica de Paraná en el cinturón subtropical a templado es también confirmada por la ausencia de crocodilidos, podocnémidos, y primates. Actualmente, los cocodrilos sudamericanos habitan exclusivamente regiones tropicales. Sin embargo la ausencia de primates podría deberse a la preservación insuficiente.

La diversidad taxonómica de los reptiles, especialmente los crocodilos del "Conglomerado osífero" sugieren una variedad de paleoambientes. La predominancia de aves acuáticas en el "Conglomerado osífero" señalan la presencia de áreas bajas boscosas y pantanosas lo largo de los bancos del río. Este tipo de ambientes es también esencial para los triquéquidos y los ínidos, los cuales necesitan lagos asociados a ríos principales para vivir, comer y reproducirse.

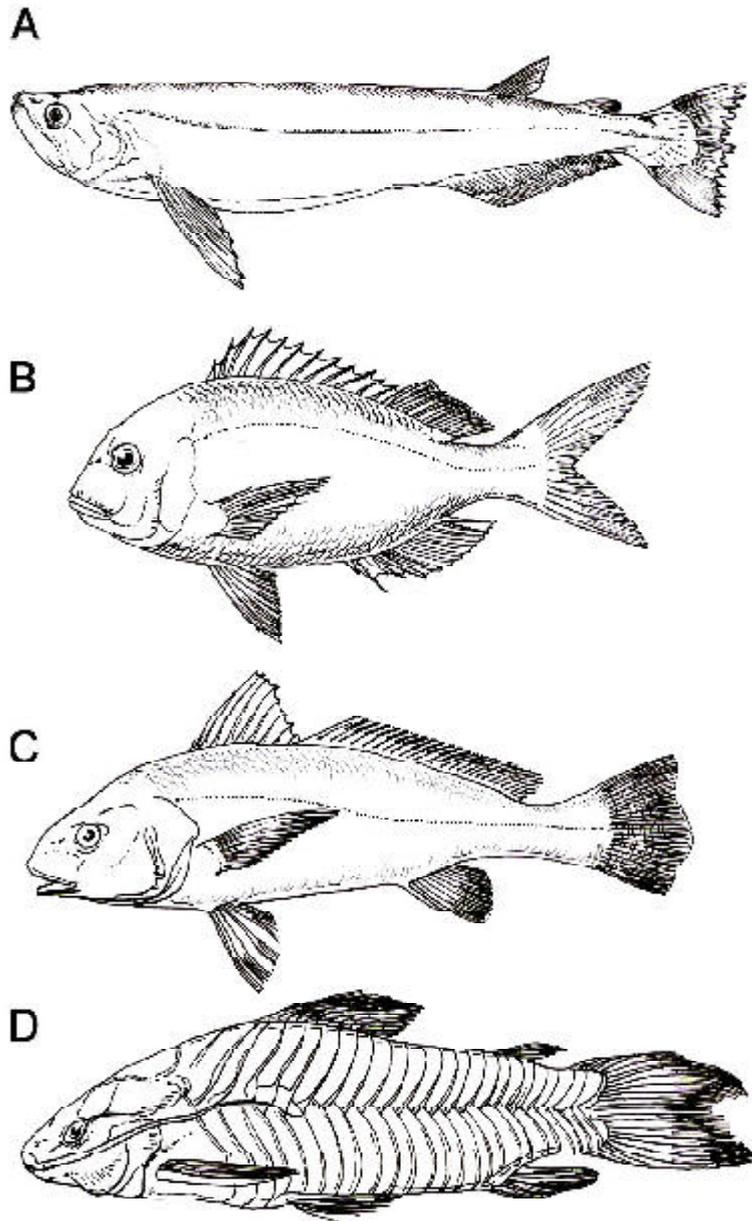


Fig. 4. Representantes vivos de géneros de teleósteos que se registran en la Formación Ituzaingó. A, *Rhaphiodon vulpinus* (modificado de Ringuet et al., 1967). B, *Pagrus pagrus* (modificado de Cousseau y Perrotta, 2000). C, *Micropogonias furnieri* (modificado de Cousseau y Perrotta, 2000). D, *Hoplosternum littorale* (modificado de Casciotta et al., 2003). No están a escala.

Agradecimientos

Los autores agradecen a las siguientes instituciones y personas:

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, a la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, y a la Universidad Nacional de La Plata, por su apoyo financiero permanente.

Al Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Diamante, por asistencia en el área de Paraná.

A Florencio Aceñolaza por su invitación a participar en el presente volumen. A C. Ceruti, por ayuda en el Museo de Paraná. A José Laza, por sus excelentes preparaciones del material colectado. A Carlos Tremouilles y Jorge González, por dibujos. A Carlos Steger, por prestarnos algunos materiales de su colección.

Bibliografía

- Aceñolaza, F.G. 1976. Consideraciones bioestratigráficas sobre el Terciario marino de Paraná y alrededores. *Acta Geológica Lilloana* 13: 91-107.
- Aceñolaza, F.G. 2004. Paleobiogeografía de la Región Mesopotámica. In: Aceñolaza, F.G. (Coord.) Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino. *Miscelánea Insugeto* 12:25-30.
- Aceñolaza, F.G. y Aceñolaza, G. 1999. Trazas fósiles del Terciario marino de Entre Ríos (Formación Paraná, Mioceno medio), República Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba* 64: 209-233.
- Aceñolaza, F.G. y J.M. Sayago. 1980. Análisis preliminar sobre la estratigrafía, morfodinámica y morfogénesis de la región de Villa Urquiza, provincia de Entre Ríos. *Acta Geológica Lilloana* 15: 139-154.
- Alessandri, G. d'. 1896. Ricerche sui pesci fossili de Paraná. *Atti della Reale Accademia di Scienze di Torino* 31: 1-17.
- 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. 1883a. Sobre una colección de mamíferos fósiles del Piso Mesopotámico de la Formación Patagónica recogidos en las barrancas del Paraná por el Profesor Pedro Scalabrini. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* (República Argentina) 5 (entrega 1a): 101-116.
- Ameghino, F. 1883b. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el Profesor Scalabrini en las barrancas del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 112-113.
- Ameghino, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles oligocenos recogidos por el profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincial de la ciudad de Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 8: 3-207.
- Ameghino, F. 1886. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos Terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* (República Argentina) 9: 3-226.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*. 6: XXXII + 1028, Atlas: 98 láms.
- Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica. In: *2do Censo de la República Argentina. I. Territorio*, Buenos Aires: 1-500.
- Ameghino, F. 1906. Les Formations Sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 15 (ser. 3a, 8): 1-568.
- Arratia, G., Peñafort, B. y Menu-Marque, S. 1983. Peces de la Región Sureste de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales. *Deserta* 7: 48-107.
- Arratia, G. y Cione, A.L. 1996. The fossil fish record of Southern South America. In: G. Arratia (ed.). *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, München Geowissenschaft Abhandlungen, 30, pp. 9-72.
- 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: 179-186.
- Berggren, W.A., Hilgen, F.J., Langereis, C.G., Kent, D., Obradovich, J., Raffi, I., Raymo, M.E., y Shackleton, N.J. 1997. Late Neogene chronology: new perspectives in high-resolution stratigraphy. *Bulletin of the Geological Society of America* 107: 1272-1287.
- Bigelow, H.B. y Schroeder, W.C. 1948. Fishes of the Western North Atlantic. *Memoirs of the Sears Foundation for Marine Research* 1: 59-552.
- Bianchini, L.H. Delupi de, y Bianchini, J.J. 1971. Revisión de los Protheroheriinae (Mammalia, Litopterna) del Mesopotamiense. *Ameghiniana* 8: 1-24.
- Bocquentin, J. y Souza Filho, J. 1990. O crocodiliano sud-americano *Carandaisuchus* como sinonimia de *Mourasuchus* (Nettosuchidae). *Revista Brasileira de Geociencias* 20: 230-233.
- Bond, M. 1999. Quaternary native ungulates of Southern South America. A synthesis. In: E. P. Tonni y A. L. Cione (eds.). *Quaternary vertebrate paleontology in South America*. Quaternary of South America 12. Special Volume, pp. 177-205.

- Bond, M. y López, G.M. 1998. *Notopachyrukhos tambuttoi* Rusconi, 1933, un Interatheriidae (Mammalia, Notoungulata) del Puelchense de la provincia de Buenos Aires. *Actas del X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica* 1: 280-283. Buenos Aires.
- Bond, M.; Cerdeño, M.E. y López, G.M. 1995. Ungulados Nativos Sudamericanos. In: M. T Alberdi, G. Leone y E. P. Tonni (eds.). *Evolución Biológica y Climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, CSIC, pp. 257-275.
- Bondesio, P., Laza, J., Scillato Yané, G., Tonni, E.P. y Vucetich, M.G. 1980. Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la provincia de Buenos Aires. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* 3: 101-127.
- Bravard, A. 1858. Monografía de los terrenos terciarios del Paraná. (Reimpresión facsimilar con prólogo de F.G. Aceñolaza, Imprenta del Congreso de la Nación, Buenos Aires, 1995, V-XII + 1-107 pp.).
- Buffetaut, E. 1982. Systématique, origine et évolution des Gavialidae Sud-Américains. *Geobios* 6: 127-140.
- Cande, S.C. y Kent, D. 1995. Revised calibration of the Geomagnetic Polarity Time Scale for the Late Cretaceous and Cenozoic. *Journal of Geophysical Research* 100: 6093-6096.
- Cappetta, H. 1987. Chondrichthyes II. In: H.-P. Schultze (ed.). *Handbook of Paleichthyology*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, pp. 1-193.
- Casciotta, J.R., Almirón, A. y Bechara, J. 2003. *Los peces de la laguna Iberá*. Ediciones Al Margen, La Plata, 203 pp.
- Castellanos, A. 1936. Los sedimentos del Pampeano inferior y del Araucanense en el valle de los Reartes (Sierra de Córdoba). *Publicaciones de la Facultad de Ciencias Matemáticas, Físicoquímicas y Naturales* 6: 1-16.
- Chebli, G.A., Tófaló, O. y Turzzini, G. 1989. Mesopotamia. In: G.A. Chebli y L. Spalletti (eds.). *Cuencas sedimentarias argentinas*. San Miguel de Tucumán, Universidad Nacional de Tucumán, Instituto de Correlación Geológica, Serie Correlación Geológica 6: 79-100.
- Cione, A.L. 1978. Aportes paleoictiológicos al conocimiento de la evolución de las paleotemperaturas en el área austral del América del Sur durante el Cenozoico. Aspectos zoogeográficos y ecológicos conexos. *Ameghiniana* 15: 183-208.
- Cione, A.L. 1986. Los peces continentales del Cenozoico de Argentina. Su significación paleoambiental y paleobiogeográfica. *Actas del III Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 101-106.
- Cione, A.L. 1988. *Los peces de las formaciones marinas del Cenozoico de Argentina*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, pp. 588.
- Cione, A.L. y M.M. Azpelicueta. 2002. An oplegnathid fish from the Miocene of Patagonia. *Geobios* 35:367-373.
- Cione, Alberto Luis, Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., Fuente, M. de la, Gasparini, Z., Goin, F., Noriega, J., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D., Vucetich, M.G. 2000. The Miocene vertebrates from Paraná, eastern Argentina. In: Aceñolaza, F.G. & R. Herbst (eds.). *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191-237. http://www.unt.edu.ar/fcsnat/INSUGEO/Libro_neogeno/13_miocene vertebrates from entre r.htm
- Cione, A.L., M.M. Azpelicueta, J. R. Casciotta y M.T. Dozo. 2005. Tropical freshwater teleosts from Miocene beds of eastern Patagonia, southern Argentina. *Geobios* 38: 29-42.
- Cione, A.L. y Expósito, S. 1980. Chondrichthyes del "Patagoniano" s.l. de Astra, Golfo de San Jorge, provincia de Chubut, Argentina. Su significado paleoclimático y paleobiogeográfico. *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* 2: 275-290. Buenos Aires.
- Cione, A.L. y Torno, A.. 1984. Descripción y comparación de peculiares estructuras en la aleta dorsal de *Pogonias cromis* (Perciformes, Sciaenidae) y de una especie de la misma familia del Terciario tardío de Entre Ríos, Argentina. *Resúmenes VI Jornadas Argentinas de Zoología*: 178.
- Cione, A.L. y Casciotta, J.R. 1995. Freshwater teleostean fishes from the Miocene of the Quebrada de la Yesera, Salta, Northwestern Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 196: 377-394.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995. 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. Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of southern South America. Correlation of the Chapadmalal with Bolivian sections. *Journal of South American Earth Sciences* 9: 221-236.
- Cione, A.L. y Casciotta, J.R. 1997. Miocene cynodontids (Osteichthyes: Characiformes) from Paraná, central eastern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 616-619.
- Cione, A.L., Machado-Allison, A., Lundberg, J. y Dahdul, W. 2003. A new genus and species of Serrasalminae (Characidae, Teleostei) from the upper Miocene of Argentina. *Abstracts of the Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists, Manaus, Brazil, June 26, 2003*.
- Cione, A.L., J. Mennucci, F. Santalucita y C. Acosta Hospitaleche. Local extinction of genus *Carcharias* (Elasmobranchii, Odontaspidae) in the eastern Pacific Ocean.. *Revista Geológica de Chile*.

- Compagno, L. 2001. *Sharks of the World. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date*. Vol. 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). *Fao Species Catalogue for Fishery Purposes* 1(2). 325 pp., Rome.
- Compagno, L., Dando, M. y Fowler, S. 2005. *Sharks of the World*. Collins Field Guide, Londres, 369 pp.
- Cousseau, M.B. y Perrotta, R.G. 2000. *Peces marinos de Argentina*. Inidep, Mar del Plata, 167 pp.
- Cozzuol, M.A. 1985. The odontoceti of the «Mesopotamiense» of the Paraná River Ravines. Systematic Review. In: G. Pilleri (ed.). *Investigations on Cetacea* 17, pp. 39-54.
- Cozzuol, M.A. 1989. Una nueva especie de *Saurodelphis* Burmeister, 1891 (Cetacea: Iniidae) del «Mesopotamiense» (Mioceno tardío-Plioceno temprano) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 25: 39-45.
- Cozzuol, M.A. 1993. *Mamíferos acuáticos del Mioceno medio y tardío de Argentina. Sistemática, evolución y biogeografía*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, inédita.
- Cozzuol, M.A. 1996. The record of the aquatic mammals in southern South America. In: G. Arratia, (ed.). *Contributions to southern South America to Vertebrate Paleontology*, München Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie 30: 321-342.
- Darwin, C. 1839. *Voyage of the Beagle. Journal of researches into the Geology and Natural History of the various Countries visited by H.M.S Beagle*. Prometheus Books, London, 547 p.
- 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.
- Doering, A. 1882. *Informe oficial de la Comisión científica agregada al Estado Mayor General de la expedición al Río Negro*. Geología. Buenos Aires: 299-530.
- Domning, D.P. 1982. Evolution of manatees: a speculative history. *Journal of Paleontology* 56:599-619.
- Feruglio, E. 1949. *Descripción geológica de la Patagonia 2*. Yacimientos Petrolíferos Fiscales, Buenos Aires. 349 p.
- Flynn, J.J. y Swisher, C.C. 1995. Cenozoic South American Land-mammal ages: correlation to global geochronologies. In: W.A. Berggren, D.V. Kent, y J. Handerbol (eds.). *Geochronology, Time scales, and Correlation: Framework for a Historical Geology*. SEPM Special Publication, 54: 317-333.
- Frailey, C.D. 1986. Late Miocene and Holocene mammals, exclusive of the Notoungulata, of the rio Acre region, western Amazonia. *Contribution on Science* 374: 1-46.
- Frenguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba (República Argentina)* 24: 55-256.
- Frenguelli, G. 1922. Sulla contemporanea presenza del *Carcharodon megalodon* Ag. e del *Carcharodon rondeleti* M. et H. nel Paranense superiore de Entre Ríos (Rep. Argentina). *Bolletino de la Società Geologica Italiana* 41: 50-52.
- Frenguelli, G. 1930. Las guayquerías de San Carlos en la provincia de Mendoza. *Publicaciones del Departamento de Extensión Universitaria, Universidad Nacional del Litoral* 9: 1-54.
- Galván, A.F. y O.J. Ruiz Huidobro. 1965. Geología del valle de Santa María. Estratigrafía de las formaciones mesozoico-terciarias. *Actas de las Segundas Jornadas Geológicas Argentinas* 3:217-230. Córdoba.
- Gasparini, Z. 1996. Biogeographic Evolution of the South American Crocodylians. In: G. Arratia (ed.). *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*. München Geowissenschaftliche Abhandlungen 30, pp. 159-184.
- Guler, M.V., Guersstein, G. y Malumán, N. 2002 - Bioestratigrafía de la Formación Barranca Final, Neógeno de la Cuenca del Colorado, Argentina. *Ameghiniana*, 39: 103-110.
- Handerbol, J., Thierry, T., Farley, M.B., Jacquin, R., Graciansky, P. y Vail, P. 1998. Mesozoic and Cenozoic sequence chronostratigraphic framework of European basins. In: Graciansky, P.-C., J. Handerbol, Jacquin, T. y Vail, P.R. (eds.). Mesozoic and Cenozoic sequence stratigraphy of European basins. *Society for Sedimentary Geology Special Publication* 60:3-15.
- Iriondo, M.H. 1980. El cuaternario de Entre Ríos. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 11: 125-141.
- Iriondo, M.H. y E.D. Rodríguez. 1973. Algunas características sedimentológicas de la Formación Ituzaingó entre La Paz y Pueblo Brugo (Entre Ríos). *Actas del V Congreso Geológico Argentino* 1: 317-331.
- Kraglievich, J.L. 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, Provincia de Buenos Aires. *Revista Museo Municipal Ciencias Naturales y Tradicional Mar del Plata* 1:8-37.
- Langston, W. 1965. Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylians in South America. *University of California Publications in Geological Sciences* 52: 1-157.
- Langston, W. y Gasparini, Z. 1997. Crocodylians, *Gryposuchus* and the South American Gavials. In: R. Kay, R. Madden, R. Cifelli y J. Flynn (eds.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta*. Smithsonian Institution Press 8: 113-154.
- Larrazet, A. 1886. Des pièces de la peau de quelques Séliens fossiles. *Bulletin de la Société Géologique de France* 14:259-261.
- López, R. 1964. Problemas de la distribución geográfica de los peces marinos suramericanos. *Boletín del Instituto de Biología Marina* 7: 57-63.
- Lucifora, L.O., A.L. Cione, R.C. Menni y A.H. Escalante 2003. Tooth row counts, vicariance, and the distribution of the sand tiger shark, *Carcharias taurus* *Ecography* 26: 567-572.
- Lundberg, J. 1997. Fishes of the La Venta fauna: additional taxa, biotic and paleoenvironmental implications. In: R.

- F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli, y J. J. Flynn (eds.). *Vertebrate paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp. 67-91.
- Lundberg, J., Machado-Allison, A. y Kay, R. 1986. Miocene characid fishes from Colombia: evolutionary stasis and extirpation. *Science* 234: 208-209.
- 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.
- Marengo, H. 2000. Rasgos micropaleontológicos de los depósitos de la transgresión Entrerriense-Paranense en la cuenca Chaco-Paranense y noroeste argentino. *Serie de Correlación Geológica*, 14: 29-45.
- Marshall, L.G. 1985. Geochronology and Land-mammal biochronology of the transamerican faunal interchange. In: *The Great American Interchange*. D. Stehli y S.D. Webb. Plenum Press, p. 49-78.
- Marshall, L.G. y Patterson, B. 1981. Geology geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the valle de Santa María and río Corral Quemado, Catamarca province, Argentina. *Fieldiana Geology* 9: 1-80.
- Marshall, L., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata Mémoire Extraordinaire*: 1-93.
- Marshall, L.G., Sempere, T. y Gayet, M. 1993. The Petaca (Late Oligocene-Middle Miocene) and Yecua (Late Miocene) formations of the Subandean Chaco basin, Bolivia, and their tectonic significance. *Documents du Laboratoire de Géologie*, Lyon 125: 291-301.
- Marshall, L., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O., Bombin, M. y Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata Mémoire Extraordinaire* 1-76.
- Moussy, M. de. 1857. Cuadro general de la Ciudad del Paraná. *Nacional Argentino*. 161, 162, 163, 164, Paraná.
- Moussy, M. de. 1860. *Description Physique, Géographique et Statistique de la Confédération Argentine* I-III + Atlas.
- Noriega, J.I. 1995. The avifauna from the "Mesopotamian" (Ituzaingó Formation: Upper Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 141-148.
- North American Commission on Stratigraphic Nomenclature. 1983. North American Stratigraphic Code. *Bulletin American Association of Petroleum Geologists* 67: 841-875.
- Orbigny, A d'. 1842. *Voyage dans l'Amerique méridionale*. P. Bertrand, Paris, pp.188.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372-412.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E., Gondar, D. y Tonni E.P. 1965. Las edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del Territorio Bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigación Científica* 6:165-193.
- Priem, F. 1911. Poissons fossiles de la République Argentine. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie* 329-340.
- Rancy, A., Boquentin Villanueva, J., Pereira de Souza Filho, J., Santos, J.C.R. y Negri, F.R. 1989. Lista preliminar da fauna do Neógeno da região oriental do estado do Acre, Brasil (Material depositado em Rio Branco). VII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Buenos Aires, *Ameghiniana* 26: 249.
- Reig, O.A., 1957. Sobre la posición sistemática de "*Zygolestes paranensis*" Amegh. y de "*Zygolestes entrerrianus*" Amegh., con una reconsideración de la edad y correlación del "Mesopotamiense". *Holmbergia* 5: 209-226.
- Reig, O. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographie Naturae* 1: 1-1182.
- Remane, J., Faure-Muret, A. y G.S. Odin, G.S. 2000. Activo en 2005. International Stratigraphic Chart. ftp://ftp.iugs.org/pub/iugs/iugs_intstratchart.pdf
- Riggs, E.S. y Patterson, B. 1939. Stratigraphy of Late-Miocene and Pliocene deposits of the Province of Catamarca (Argentina) with notes on the faunas. *Physis* 14: 143-162.
- Ringuélet, 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.
- Río, C.J. del. 1988. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía de la Formación Puerto Madryn (Mioceno medio) Provincia del Chubut, Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 40: 231-254.
- Río, C.J. del. 1990 - Composición, origen y significado paleoclimático de la malacofauna "Entrerriense" (Mioceno medio) de la Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 42: 207-226.
- Río, C.J. del. 1991. Revisión sistemática de los bivalvos de la Formación Paraná (Mioceno medio), provincia de Entre Ríos, Argentina. *Monografías de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 7: 11-90.
- Río, C.J. del, Martínez, S. y Scasso, R. 2001 - Nature and origin of spectacular marine Miocene shell beds of northeastern Patagonia (Argentina): paleoecological and bathymetric significance. *Palaios*, 16: 3-25.
- Rusconi, C. 1948. El Puelchense de Buenos Aires y su fauna (Plioceno medio). (Primera parte). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología, Universidad Nacional del Litoral* 33: 1-99.
- Rusconi, C. 1949. El Puelchense de Buenos Aires y su fauna (Plioceno medio). (Segunda parte). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología, Universidad Nacional del Litoral* 36: 100-242.

- Sala, J.M. y Auge, M.P. 1970. Algunas consideraciones geohidrológicas del Noreste de la provincia de Buenos Aires. *Actas IV Jornadas Geológicas Argentinas* 2: 321-336.
- Santa Cruz, J.N. 1972. Estudio sedimentológico de la Formación Puelche en la Provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 27: 5-62.
- Scasso, R.A., McArthur, J.M., del Río, C., Martínez, S. y Thirlwall, M.F. 2001 - 87 SR/86 SR Late Miocene age of fossil molluscs in the "Entrerriense" of the Valdés Peninsula (Chubut, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 14: 319-329.
- Scartascini, G. 1954. El límite Plio-Pleistoceno de la Provincia de Entre Ríos. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* 1: 55-77.
- Schultz, P.H., Zárate, M., Hames, W. y Camilión, C. 1998 - Impact-generated escorias as benchmarks for Argentine loess chronostratigraphy. *Resúmenes del VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*: 133.
- Scillato-Yané, G.J. 1975b. Nuevo género de Dasypodidae (Edentata, Xenarthra) del Plioceno de Catamarca (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y zoogeográficas sobre los Euphractini. *Actas del I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 449-461, Tucumán 1974.
- Scillato-Yané, G.J. 1977a. Octomylodontinae: una nueva Subfamilia de Mylodontidae (Edentata, Tardigrada). Descripción del cráneo y mandíbula de *Octomyodon robertoscagliai* n. sp. procedente de la Formación Arroyo Chasicó (Edad Chasicuense, Plioceno temprano) del sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y sistemáticas sobre los Mylodontoidea. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales. "L. Scaglia"* 2: 123-140.
- Scillato-Yané, G.J. 1980. Nuevo Megalonychidae (Edentata, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno Tardio-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana* 17: 193-199.
- Scillato-Yané, G.J. 1981. Nuevo Mylodontinae (Edentata, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno Tardio-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana* 18: 29-34.
- Simpson, G.G. 1940. Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceedings of the American Philosophical Society* 83: 649-710.
- Springer, S. y Bullis, H. R. 1960. A new species of sawshark, *Pristiophorus schroederi*, from the Bahamas. *Bulletin of the Marine Science of the Gulf and Caribbean* 10: 241-254.
- Tonni, E.P., Scillato-Yané, G.J., Cione, A.L. y Carlini, A. 1998. Bioestratigrafía del Mioceno continental en el curso inferior del arroyo Chasicó, provincia de Buenos Aires. In: *Resúmenes del VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Bahía Blanca, p. 135.
- Uliana, M.A. y Biddle, K.T. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America. *Revista Brasileira de Geociências* 18: 172-190.
- Woodward, A.S. 1900. On some fish-remains from the Parana Formation, Argentine Republic. *Annals and Magazine of Natural History*, London 6: 1-7.
- Zinsmeister, W., Marshall, L.G., Drake, R. y Curtis, G. 1981 - First radioisotope (potassium-argon) age of marine Neogen Río Negro Beds in northeastern Patagonia, Argentina. *Science*, 212: 440.

Recibido 14 de marzo de 2005

Aceptado 4 de abril de 2005