

# PECES DEL MIOCENO MARINO Y CONTINENTAL EN ENTRE RÍOS, ORIENTE CENTRAL DE ARGENTINA



ALBERTO L. CIONE<sup>1,2</sup>, DANIEL A. CABRERA<sup>1,2</sup>, MARÍA DE LAS MERCEDES AZPELICUETA<sup>2,3</sup>, JORGE R. CASCIOTTA<sup>3,4</sup>  
y MARÍA JULIA BARLA<sup>5</sup>

<sup>1</sup> División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata. FCNyM, UNLP. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA, La Plata, Argentina. acione@fcnym.unlp.edu.ar, dcabrera@fcnym.unlp.edu.ar

<sup>2</sup> CONICET.

<sup>3</sup> División Zoología de Vertebrados, Museo de La Plata. FCNyM, UNLP. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA, La Plata, Argentina. azpeli@fcnym.unlp.edu.ar, jrcas@fcnym.unlp.edu.ar

<sup>4</sup> CIC.

<sup>5</sup> Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 122 y 60, 1900 La Plata, Argentina. mariajuliabarla@gmail.com

**Resumen.** La diversa fauna neógena que se registra en los acantilados orientales del río Paraná cerca de la ciudad de Paraná, Entre Ríos es conocida desde la mitad del siglo XIX. Muchos vertebrados de agua dulce, marinos y terrestres se han colectado allí. La mayoría de los fósiles miocenos viene de la parte superior de la Formación Paraná (taxones marinos y dulceacuícolas) y de la base de la suprayacente y continental Formación Ituzaingó (“Conglomerado osífero”) (taxones dulceacuícolas, terrestres y marinos retrabajados). De acuerdo a los vertebrados, las temperaturas marinas durante la depositación de la Formación Paraná eran similares a aquéllas presentes actualmente en la costa atlántica a la latitud de Paraná. La fauna de agua dulce del “Conglomerado osífero” sugiere un clima más cálido que el presente e importantes conexiones biogeográficas con cuencas norteñas de América del Sur. Durante los últimos años, los afloramientos fueron intensamente explorados. Algunos de los nuevos reportes incluyen el primer registro de caraciformes cinodontidos para el área, el descubrimiento del grupo hermano de las pirañas (*Megapiranha paranensis*), el primer registro en el área del tiburón escielorrínido *Megascyliorhinus*, el registro más antiguo de especies con dientes aserrados del género de tiburón lámnido *Carcharodon* y una ballena balenoptérida atacada por el tiburón lámnido *Carcharodon plicatilis*. Finalmente, enfatizamos en que varios de los géneros miocenos de peces de agua dulce y marinos se han extinguido y que varias pseudoextinciones no pueden explicarse por causas climáticas o tectónicas.

**Palabras clave.** Elasmobranchii. Teleostei. Marino. Continental. Temperatura. Extinción.

**Abstract.** FISHES FROM THE MARINE AND CONTINENTAL MIOCENE IN ENTRE RÍOS, CENTRAL EASTERN ARGENTINA. Fishes of the marine and continental Miocene of Entre Ríos, eastern central Argentina. The diverse Neogene fauna collected in the cliffs exposed along the left bank of the Paraná River near the city of Paraná, Entre Ríos Province, Argentina, has been scientifically known since the middle of the 19th century. Many freshwater, marine, and terrestrial vertebrates were recorded therein. Most of the Miocene fossils come from the upper part of the Paraná Formation (marine and some freshwater taxa) and the base of the overlying continental Ituzaingó Formation (“Conglomerado osífero”) (freshwater, terrestrial, and reworked marine taxa). According to fish and cetacean evidence marine temperatures during the deposition of the upper part of the Paraná Formation were similar to those recorded in the Atlantic coast at the same latitude today. The freshwater fauna of the “Conglomerado osífero” suggests a climate warmer than present and important basin connections with northern South American basins. Recent intense survey of the outcrops has given new information about the ichthyofauna that occupied the Paranian Sea and the subsequent freshwater basins in the area. Some new reports include the first occurrence of cynodontid characiforms and the scyliorhinid shark *Megascyliorhinus* in the area, the discovery of the sister group of piranhas (*Megapiranha paranensis*), the oldest occurrence in the Atlantic of serrated species of the lamnid shark genus *Carcharodon*, and a balaenopterid whale attacked by the shark *Carcharodon plicatilis*. We found that there are several extinctions of the freshwater and marine Miocene genera and pseudoextinctions that cannot be explained by climatic or tectonic causes.

**Key words.** Elasmobranchii. Teleostei. Marine. Continental. Temperature. Extinction.

LAS capas fosilíferas neógenas de los acantilados del río Paraná en las cercanías de la ciudad de Paraná, Entre Ríos, se conocen científicamente desde 1827 cuando Alcide d’Orbigny visitó la zona (d’Orbigny, 1842; Fig. 1). Las complejas relaciones existentes entre las capas marinas y continentales que afloran en los acantilados produjeron distintas interpretaciones (véase Aceñolaza, 1976). Los

peces fueron colectados fundamentalmente en las capas superiores de la Formación Paraná (marina) y en la base de la suprayacente Formación Ituzaingó (acuática continental) (Fig. 1). La Formación Paraná fue depositada durante una gran transgresión que cubrió a la llanura chacopampeana durante el Mioceno medio y parte del tardío (parte del “Mid Transgressive Onlap Sequence;” véase

Uliana y Biddle, 1988; Cione *et al.*, 2000, 2005b; Uba *et al.*, 2009). En el área sólo afloran las capas más superiores, de edad tortoniana (Mioceno Tardío temprano). La mayor parte de los peces de agua dulce se registran en los depósitos continentales del denominado “Conglomerado osífero”, también de edad tortoniana, ubicado en la base de la Formación Ituzaingó.

La ictiofauna está actualmente siendo estudiada por los autores de este trabajo. Importantes novedades fueron publicadas en años recientes (Cione y Casciotta, 1997; Cione *et al.*, 2000, 2005b, 2008, 2009, 2011, 2012; Noriega *et al.*, 2007) y nuevos reportes están actualmente en preparación.

En este trabajo resumimos el conocimiento actual sobre la ictiofauna de las formaciones Paraná e Ituzaingó, discutimos brevemente la procedencia de los fósiles y su tafonomía, comentamos algunos nuevos registros, comentamos las relaciones biogeográficas y discutimos extinciones y pseudoextinciones en la fauna marina de la región.

## LOCALIDADES CON PECES MIOCENOS

### Y TAFONOMÍA

La Formación Paraná está principalmente compuesta por limolitas verdes, areniscas y bancos de ostras (Aceñolaza, 1976). La ictiofauna se caracteriza por el predominio de taxones marinos (principalmente elasmobranquios) con una proporción menor de taxones de agua dulce. Los peces están representados principalmente por dientes, espinas y vértebras. Los restos fósiles están completamente desarticulados, frecuentemente no están pulidos ni fragmentados y presentan ligera abrasión.

Una de las localidades más fosilíferas de la Formación Paraná es La Juanita, cerca del pueblo de Aldea Brasilera. Los fósiles aparecen en una capa tabular de 60 cm de espesor formada por sedimentos que van de conglomerados finos a areniscas finas, todos con abundante contenido de valvas (Cione *et al.*, 2008). En esta localidad se registró una alta diversidad y densidad de peces. Los taxones marinos están principalmente representados por tiburones y rayas, esquiénidos y teleosteos indeterminados. Los pocos huesos de peces de agua dulce muestran grados más altos de abrasión, fragmentación y pulido que los marinos. Estos rasgos seguramente fueron ocasionados por el transporte de un ambiente fluvial al marino (Pérez *et al.*, 2001). El depósito de La Juanita corresponde a facies de alta energía en un ambiente marino de poca profundidad, probablemente relacionado con episodios de tormenta (Pérez *et al.*, 2001; Cione *et al.*, 2008). En una segunda

localidad con peces marinos, Cerro La Matanza, cerca de Victoria, no se registró ningún pez de agua dulce. La asociación fósil tiene rasgos preservacionales similares a aquélla de La Juanita.

Los depósitos fluviales de la Formación Ituzaingó suprayacen discordantemente a la Formación Paraná. La base de la Formación Ituzaingó incluye el conglomerado basal denominado “Conglomerado osífero”, el cual es muy fosilífero. La mayor parte de los fósiles del “Conglomerado osífero” provienen de las localidades La Toma Vieja, La Celina y Villa Urquiza.

La asociación de peces de la sección inferior de la Formación Ituzaingó está compuesta por peces de agua dulce y algunos taxones marinos que muestran diferencias preservacionales. La ictiofauna marina está principalmente compuesta por dientes de elasmobranquios de taxones también registrados en la Formación Paraná. Estos restos tienen un mayor grado de fragmentación y abrasión que los marinos de la Formación Paraná pero menor que los huesos y dientes de los taxones de agua dulce de la Formación Ituzaingó. En las localidades Villa Urquiza y La Toma Vieja, los restos de peces marinos (mayormente tiburones y rayas) hallados en la Formación Ituzaingó muestran claros signos de retrabajo (D.A. Cabrera, observación personal). Los fósiles marinos han sido probablemente incorporados en el “Conglomerado osífero” cuando el río erosionó los sedimentos infrayacentes de la Formación Paraná. Los peces de agua dulce están poco fragmentados, erosionados y pobremente seleccionados. Los rasgos preservacionales de la unidad concuerdan con aquéllos de facies de relleno de canales en ambientes fluviales. En Villa Urquiza y La Toma Vieja fueron hallados algunos esqueletos articulados. Estos están preservados en concreciones, indicando condiciones de diagénesis temprana.

## LA ICTIOFAUNA FÓSIL DEL ÁREA DE PARANÁ

### *Los peces marinos*

La ictiofauna de la Formación Paraná está constituida por tiburones: el odontaspídido *Carcharias* cf. *taurus* Rafinesque, 1810 (abundante), los carcarrínidos *Carcharhinus* Blainville, 1816 spp. (abundante) y *Physogaleus aduncus* (Agassiz, 1843), el escioliorrínido *Megascyliorhinus trelewensis* Cione, 1986, el heterodóntido *Heterodontus* Blainville, 1816, el escuatínido *Squatina* Duméril, 1806, los lámnicos *Carcharodon plicatilis* (Agassiz, 1843) y *Carcharodon* Smith, 1838 sp., el otodóntido *Carcharocles megalodon* (Agassiz, 1843), el hemigaleido *Hemipristis serra* Agassiz, 1843, el escualido *Squalus* Blainville,

1810; batomorfos: Dasyatidae y Myliobatoidei indeterminados; y teleósteos: Sciaenidae, Sparidae y Ariidae indeterminados (d' Alessandri, 1896; Woodward, 1900; Priem, 1911; Frenguelli, 1920, 1922; Cione, 1978, 1988; Arratia y Cione, 1996; Cione *et al.*, 2000, 2005b, 2008, 2012; Lucifora *et al.*, 2003) (Figs. 2, 3).

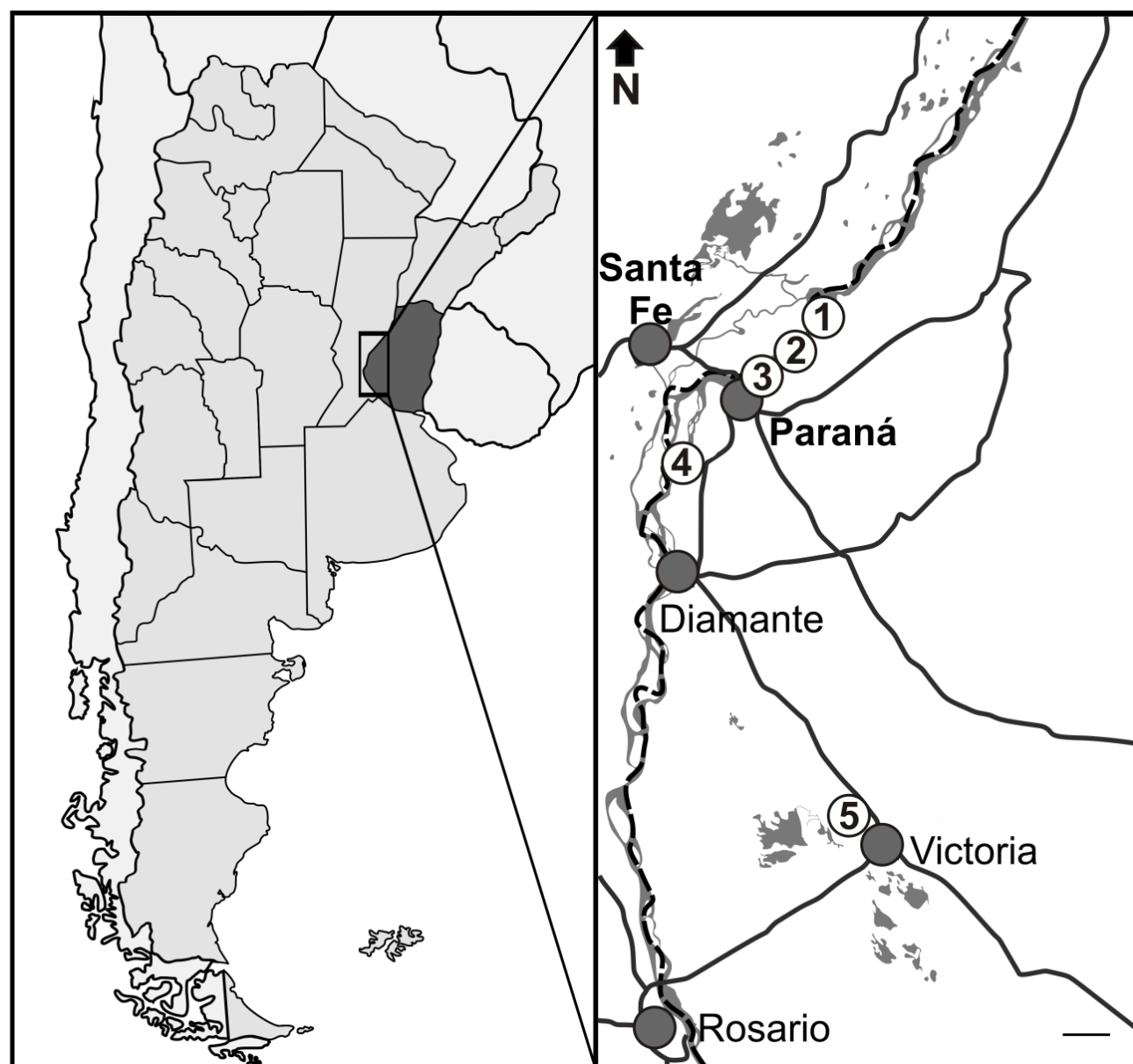
### Los peces de agua dulce

Deynat y Brito (1994) asignaron a la Familia Potamotrygonidae grandes escudos dérmicos que fueron figurados por Larrazet (1886) para el área. Escudos dérmicos

similares son comunes en las Formaciones Paraná e Ituzaingó.

En la Formación Ituzaingó son muy frecuentes los restos de taxones de agua dulce de los órdenes Siluriformes y Characiformes (Fig. 4). Ocasionalmente, algunos teleósteos de agua dulce se registran en la marina Formación Paraná (ver más arriba). Además, restos de los bagres marinos y anfibióticos de la Familia Ariidae aparecen en ambas unidades.

Algunos de estos peces fueron descritos o/y figurados por varios autores durante el siglo XIX y comienzo del



**Figura 1.** Mapa de ubicación de los sitios con peces fósiles. 1, La Celina; 2, Villa Urquiza; 3, La Toma Vieja; 4, La Juanita; 5, Cerro La Matanza.





XX (Bravard, 1858; Ameghino, 1898; Woodward, 1900; Priem, 1911; Frenguelli, 1920, 1922). Sin embargo, necesitan un análisis moderno (véase comentarios en Cione, 1978, 1986; Cione *et al.*, 2000, 2005b; Arratia y Cione, 1996). Actualmente, los materiales de colecciones y nuevos hallazgos están siendo revisados por nuestro grupo.

El bagre *Silurus agassizi* Bravard, 1858 no fue descrito ni figurado y debe ser considerado un *nomen nudum* (Cione, 1986). Consecuentemente, la asignación de un cráneo y espinas pectorales de un bagre a esta especie nominal de un género del Viejo Mundo por parte de Frenguelli (1920) es inválida.

La Formación Ituzaingó ciertamente incluye Siluriformes de las Familias Pimelodidae, Callichthyidae y Loricariidae y a Characiformes de las Familias Characidae, Serrasalmidae y Cynodontidae (Figs. 4, 5). Notablemente, el serrasálmido *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1816) una especie reciente de las cuencas del Amazonas y Orinoco fue identificado en la Formación Ituzaingó (Cione *et al.*, 2005b). La especie fue también descrita en el Grupo Honda (Mioceno Medio de Colombia; Lundberg *et al.*,

1986, 1988). Una nueva especie de Serrasalmidae, *Megapiranha paranensis* Cione, Dahdul, Lundberg y Machado-Allison, 2009, representa el grupo hermano de las pirañas (ver más abajo).

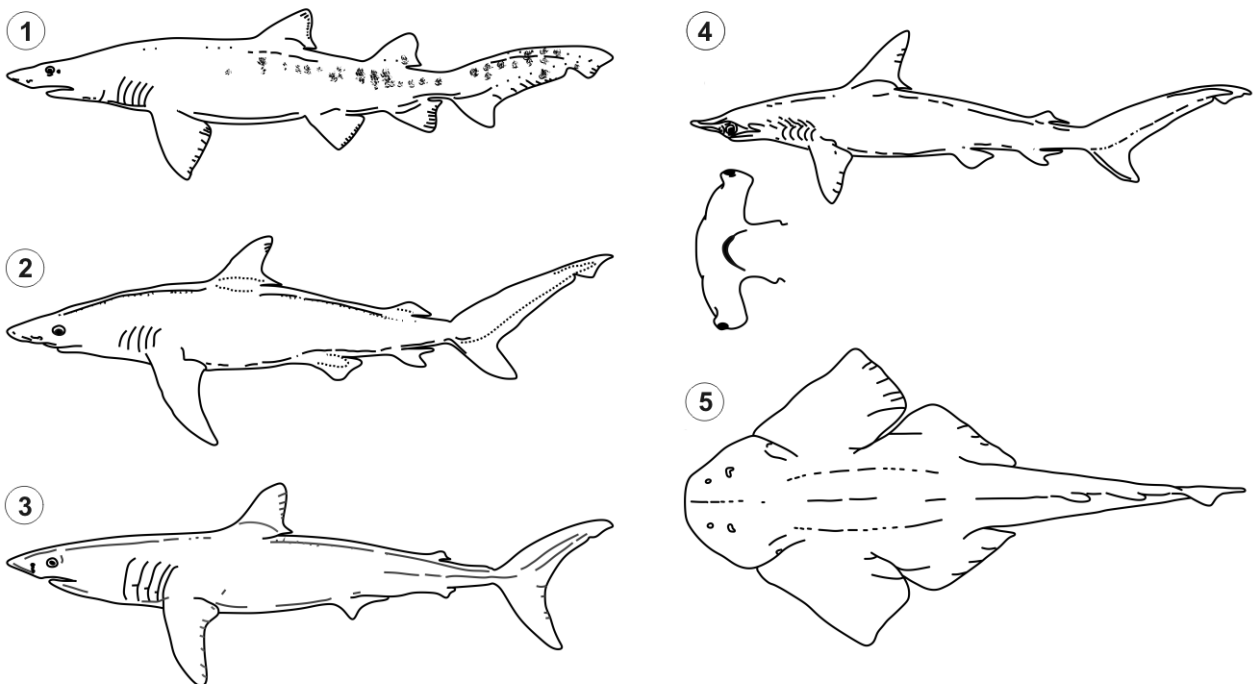
Un diente asignado al Ginglymodi *Lepisosteus* Lacepède, 1803 (como *Lepidosteus*) fue reportado por D'Alessandri (1896). Sin embargo, el diente corresponde a un Crocodylia (Cione, 1986).

## NOVEDADES

Varios taxones nuevos y nuevos registros han sido reportados recientemente. Algunos de ellos son comentados brevemente abajo.

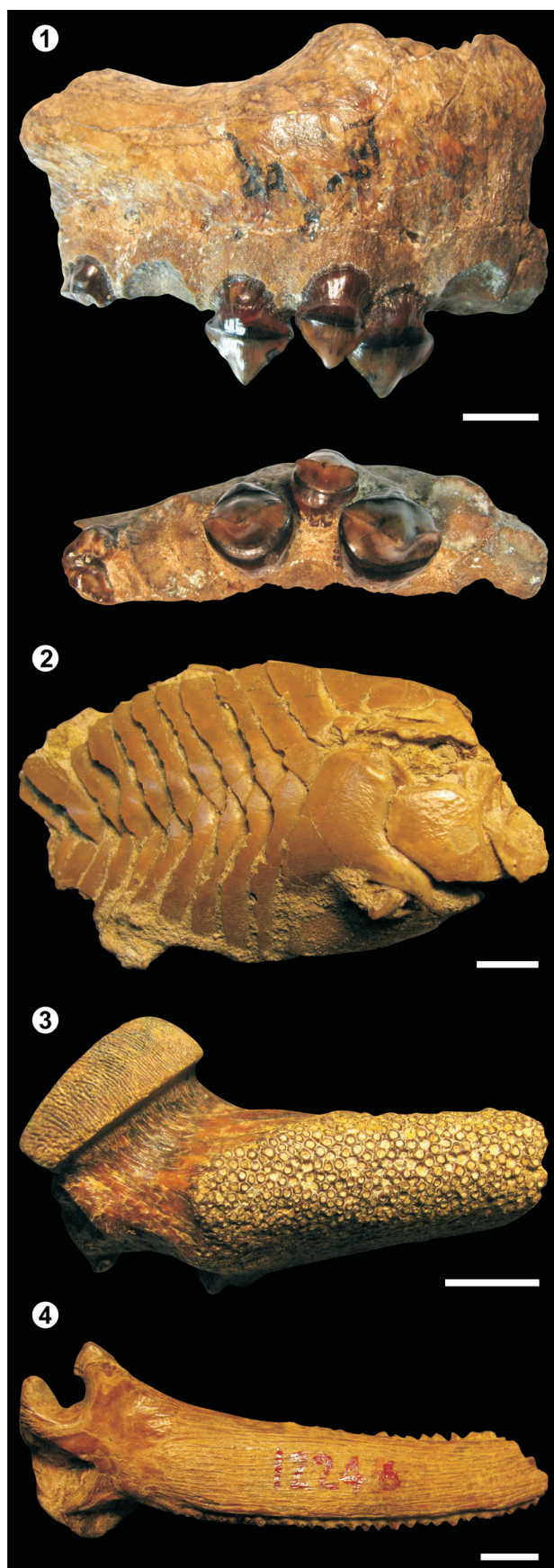
### Cynodontidae

Varios dientes hallados en la Formación Ituzaingó corresponden en el tamaño grande y en la morfología general a los grandes "caninos" de peces de la Familia Cynodontidae. Esta familia consiste en tres géneros: *Hydrolycus* Agassiz (en Spix y Agassiz, 1829), *Cynodon* Spix y Agassiz, 1829 y *Rhaphiodon* Agassiz (en Spix y Agassiz,



**Figura 3.** Representantes vivientes de los géneros de marinos presentes en el Mioceno del área. 1, *Carcharias taurus*; 2, *Carcharhinus obscurus* (LeSueur, 1818); 3, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810; 4, *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758); 5, *Squatina dumeril* (LeSueur, 1818).

**Figura 2.** Algunos peces que se registran en la Formación Paraná. 1, *Carcharocles megalodon* (MLP 86-V-1-159). 2, *Carcharodon plicatilis* (MACN 19742); 3, *Heterodontus* sp. (CICYTTP-PV-P-1-484); 4, *Myliobatis* sp. (CICYTTP-PV-P-1-719); 5, *Hemipristis serra* (MACN 19742); 6, *Squatina* sp. (CICYTTP-PV-P-1-706); 7, *Megascyliorhinus trelewensis* (CICYTTP-PV-P-1-126); Escala, 1, 20 mm; 2, 10 mm; 3, 5 mm; 4, 10 mm; 5, 10 mm; 6, 2 mm; 7, 2 mm.



1829). Los “caninos” de los cinodóntidos son usualmente los dientes segundos desde la sínfisis dentaria. La mayor parte de los dientes de la Formación Ituzaingó corresponden a grandes especímenes (algunos de más de 1000 mm de longitud estándar). Aparentemente, los filos de los dientes de *Cynodon* son lisos (W. Starnes, M. Toledo-Piza, comunicación personal). Lundberg *et al.*, 2010) y Toledo-Piza (comunicación personal) observaron que los filos sinfisarios y comisurales de algunos dientes recientes de peces del género *Hydrolycus* están aserrados. Lundberg (2010) describió dientes de *Hydrolycus* con aserramientos en ambos filos procedentes del Mioceno Medio del Grupo Honda de Colombia. Los aserramientos no han sido descritos en *Rhaphiodon vulpinus* Spix y Agassiz, 1929, el cual vive en la actualidad en el río Paraná. Sin embargo, nosotros hallamos filos sinfisarios de dientes caniniformes con aserramientos incipientes en especímenes actuales de *Rhaphiodon vulpinus* (ver Cione y Casciotta, 1997). El diente más grande de la Formación Ituzaingó está muy bien preservado (incluso está unido a parte del dentario) y presentan aserramientos bien formados en el filo sinfisario. Los aserramientos son muy distintos a aquéllos de *Rhaphiodon vulpinus*. Lundberg *et al.* (2010) asignaron el material de la Formación Ituzaingó a *Hydrolicus*. Esta asignación debe ser confirmada.

### *Megapiranha*

Recientemente, el descubrimiento de un teleosteo caraciforme completamente nuevo arroja luz sobre el origen de las pirañas (Cione *et al.*, 2009).

*Megapiranha paranensis*, hallada en la Formación Ituzaingó, fue descrita sobre la base de un gran premaxilar con dientes como un nuevo género y especie de un pez serrasálmido (Cione *et al.*, 2009). Material adicional fue hallado en el “Conglomerado osífero” por nosotros. Fue diagnosticada y distinguida de otros serrasálmidos por una combinación única de caracteres: siete dientes premaxilares con los primeros cuatro ordenados en una fila en zig-zag y un tercer diente con forma similar al cuarto y quinto; coronas grandes, triangulares, unicúspides con filos finamente aserrados (Fig. 3.1).

La Familia Serrasalmidae es una taxón de peces sudamericanos de agua dulce que incluye a peces bien conocidos como las pirañas (carnívoras) y a los tambaquís y

**Figura 4.** Algunos peces que se registran en la Formación Ituzaingó. 1, *Megapiranha paranensis* (MLP 96-XI-5-1); 2, Callichthyidae indet. (MACN 14333); 3, Loricariidae indet. (MACN 12246); 4, Doradidae indet. (MACN 12246). Escala, 10 mm.

pacúes (herbívoros) (Jégu, 2003). En correlación con su diversidad dietaria, los serrasálmidos exhiben una notable variedad de denticiones y mandíbulas. Las especies herbívoras y omnívoras tienen huesos mandibulares anchos y fuertes con dos hileras de dientes redondeados (siete en total) con uno o dos filos bajos. Los huesos mandibulares de las pirañas son más ligeros y llevan una sola hilera de dientes comprimidos y enganchados entre sí, con forma de hoja. Gosline (1951) sugirió que la característica hilera única de dientes de las pirañas fue derivada de la condición primitiva de dos hileras que se encuentra en los serrasálmidos herbívoros. Gosline hipotetizó que la doble hilera primitiva fue comprimida en una sola hilera y que un diente se perdió (las pirañas tienen seis dientes). Gosline no conocía ejemplos del patrón intermedio. El nuevo material corrobora la hipótesis de Gosline (1951).

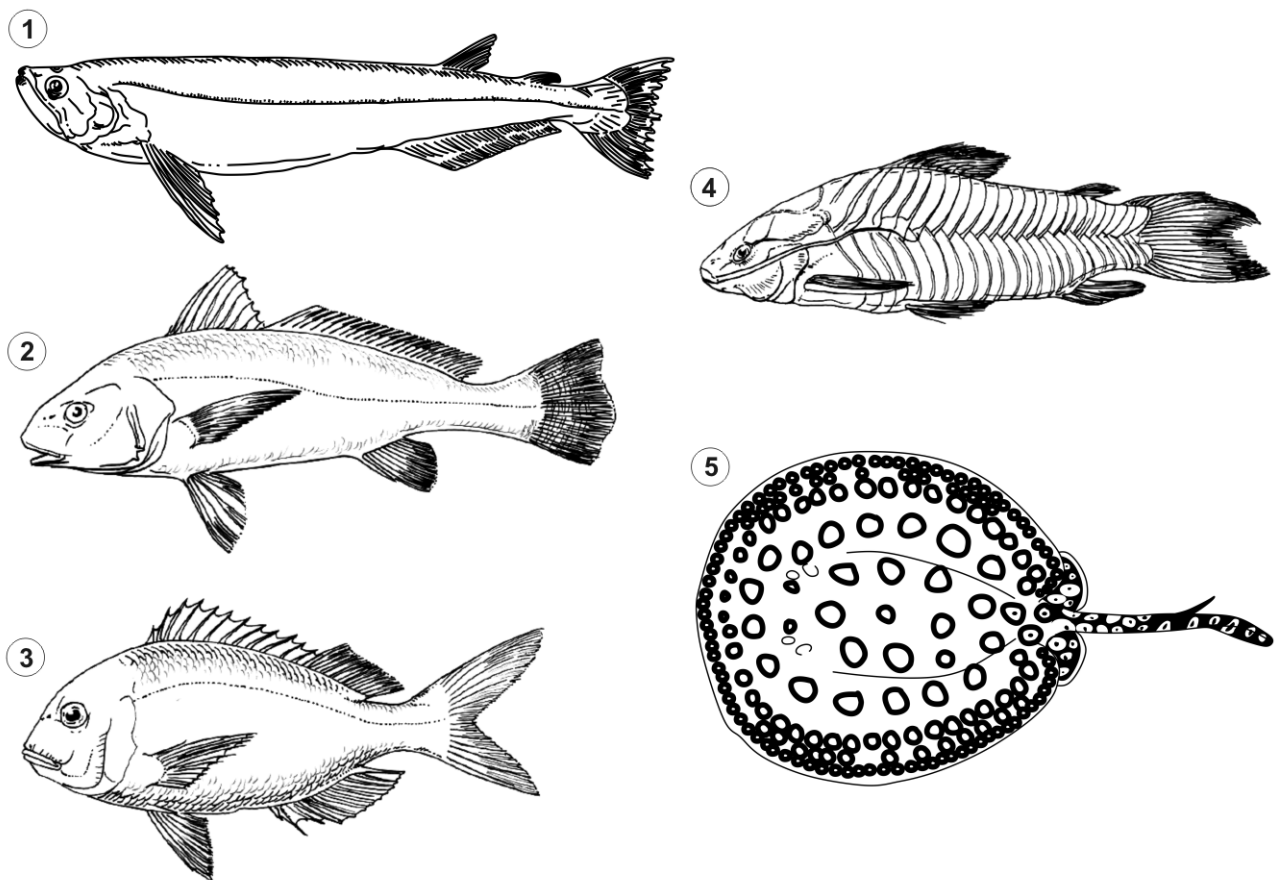
La posición filogenética de *Megapiranha* fue determinada por análisis de parsimonia de los caracteres morfológicos. El análisis mostró a *Megapiranha* como grupo hermano del clado de las pirañas. Esta hipótesis está

fundada en dos sinapomorfías: (1) dientes triangulares en vista labial con filos cortantes bien desarrollados y (2) aserramientos a lo largo de ambos filos (Cione *et al.*, 2009).

Tanto las pirañas como los pacúes están ampliamente distribuidos en áreas bajas tropicales del este de América del Sur. Los serrasálmidos más antiguos están representados por dientes aislados del Cretácico Superior de Bolivia (Gayet y Meunier, 1998; Dahdul, 2007). Estos restos y otros (mandíbulas y dientes) de rocas cenozoicas pertenecen a pacúes (Lundberg, 1998; Cione *et al.*, 2000, 2005b; Dahdul, 2004, 2007). Concomitantemente con su origen mucho más tardío, el registro fósil de pirañas está limitado a algunos dientes aislados del Mioceno del norte de América del Sur (Lundberg, 1998; Lundberg *et al.*, 2010).

### *Carcharodon*

Dientes de lámnidos cercanos pero más plesiomorfos que el gran tiburón blanco *Carcharodon carcharias* fueron colectados en la Formación Paraná (Cione *et al.*,



**Figura 5.** Representantes vivientes de los géneros dulceacuícolas presentes en el Mioceno del área. 1, *Rhapsiodon vulpinus*; 2, *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823); 3, *Pagrus pagrus* (Linnaeus, 1758); 4, *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828); 5, *Potamotrygon motoro* (Müller y Henle, 1841).



2012). Nosotros proponemos, como otros autores, que algunas especies originalmente asignadas a los géneros *Isurus* Rafinesque, 1810 o *Cosmopolitodus* Glikman, 1964 deberían ser incluidas en *Carcharodon*. Algunos investigadores han sugerido que *C. carcharias* se originó por evolución filética en la cuenca pacífica. Los dientes de Paraná podrían pertenecer a la nueva especie de *Carcharodon* que ha sido preliminarmente descrita en Perú. En contraste con la cuenca pacífica, el *Carcharodon* sp. de la Formación Paraná fue simpátrico con la especie *Carcharodon plicatilis* (para otros autores *Cosmopolitodus hastalis* (Agassiz, 1843) o *Isurus xiphodon* (Agassiz, 1843). Este es el registro más antiguo de la forma aserrada de *Carcharodon* en el Atlántico sur (Cione *et al.*, 2012).

### ***Megascyliorhinus trelewensis***

El género extinto *Megascyliorhinus* Cappetta y Ward, 1977 fue descrito para el Eoceno de Inglaterra y Francia, el Oligoceno de la República Checa y Bélgica, el Mioceno de Francia, Estados Unidos y Japón, el Mioceno superior-Plioceno inferior de Australia, el Plioceno de Túnez, el Paleógeno de Chatham Rise, el Oligoceno a Pleistoceno de Nueva Zelanda (referencias en Cione *et al.*, 2008). El registro sudamericano estaba restringido a la especie *M. trelewensis* en el Mioceno inferior de Patagonia y Chile (Cione, 1986; Suárez *et al.*, 2006). Con el descubrimiento de la especie endémica *M. trelewensis* en el Mioceno superior de la Formación Paraná (Fig. 2.7) ésta se constituye en el registro más joven en el continente. Ningún registro Plioceno es conocido en América del Sur (*e.g.*, en Perú, donde hay un abundante registro fósil). La fauna de la Formación Paraná no fue tropical (véase más abajo). En realidad, *Megascyliorhinus* siempre fue descrita en áreas templado cálidas no registrándose en áreas tropicales (Cione *et al.*, 2000, 2005b, 2008). Consecuentemente, y de acuerdo al presente conocimiento, el género parece haber tenido una distribución bipolar.

### ***Huesos de cetáceos con marcas***

El testimonio del ataque de un depredador o carroñero puede ser preservado de distintas maneras, pero frecuentemente corresponde a la acción del aparato masticador sobre estructuras duras de la presa, tales como huesos o valvas. Diversas trazas de alimentación en el registro fósil han sido asignadas a distintos peces y se registran en distintos grupos tales como bivalvos atacados por tiburones ticozóntidos, equinodermos por peces indeterminados, osteictios por otros peces óseos, plesiosaurios por el tibu-

rón hexánquido *Notidanodon* Cappetta, 1975, entre otros (véase Cione y Medina, 1988; Noriega *et al.*, 2007).

Un cúbito y un radio de un cetáceo balenoptérico indeterminado de la Formación Paraná muestra grandes marcas de dientes, atribuidos al carroñeo o depredación del tiburón lámnido *Carcharodon plicatilis* (Agassiz, 1843) (Fig. 2.2).

Los ataques de tiburones sobre pinípedos y cetáceos son actualmente relativamente comunes (Long y Jones, 1996). En años recientes, este tipo de trazas de alimentación ha sido registrado, entre otros, en huesos de peces, reptiles, aves y mamíferos marinos tales como en pingüinos eocenos en Australia, cetáceos pliocenos en Estados Unidos, cetáceos pliocenos en Italia, mosasaurios cretácicos en Bélgica y Estados Unidos, pingüinos y cetáceos neógenos en Chile (véase una síntesis y referencias en Noriega *et al.*, 2007).

La morfología y el tamaño de las marcas de los dientes sugirieron que el ataque fue producido por dientes fuertes y filosos, ordenados en más de una fila, correspondiendo claramente a la dentición de un tiburón relativamente grande. Otros depredadores presentes en la Formación Paraná tales como teleósteos, cetáceos y cocodrilos no hubieran producido marcas similares. El tamaño, la ausencia de crenulación y la morfología sugieren que el tiburón pertenecía a la especie *Carcharodon plicatilis*, abundante en la Formación Paraná. La dentición de *Carcharodon plicatilis* era muy similar a la del gran tiburón blanco *Carcharodon carcharias*, excepto porque en el segundo los filos dentarios están fuertemente aserrados. Los especímenes jóvenes de *Carcharodon carcharias*, de menos de 3 m de longitud, son principalmente piscívoros, en tanto que los mayores incluyen una gran proporción de mamíferos marinos en su dieta, especialmente pinípedos (Long y Jones, 1996; Compagno, 2001; Cione *et al.*, 2012). Esta especie se comporta frecuentemente como carroñera. La falta de tejido de cicatrización en las marcas indica que el animal no sobrevivió al ataque o que ya estaba muerto. Ciertamente, muchos tiburones atacan cetáceos y pinípedos cuando están enfermos, muriendo o muertos, tal como fue reportado para *Carcharodon carcharias*. Cuando los cetáceos mueren, los cadáveres se hunden porque son más densos que el agua. Más tarde, cuando la descomposición comienza, los gases en el área abdominal producen que el cadáver flote. Se ha inferido que el balenoptérico de Paraná fue atacado dos veces. Si estaba flotando cuando fue atacado, podría haber estado invertido debido a la acumulación de gases en el abdomen. Es posible que la aleta estuviera extendida y así fue-



ra atacado de un lado. Sin embargo, no se descarta que el mamífero haya estado muerto sobre el fondo oceánico (Noriega *et al.*, 2007).

## COMENTARIOS SOBRE LA EVOLUCIÓN BIOGEOGRÁFICA DE LOS PECES DE AMÉRICA DEL SUR AUSTRAL

Es evidente que algunos clados familiares marinos y continentales ya estaban presentes en el Mesozoico tardío. Muchas familias vivientes se registran desde el Eoceno y principalmente desde el Mioceno. Una cierta cantidad de los géneros vivientes se registran desde el Paleógeno, pero muchos géneros y algunas especies vivientes aparecen en el Mioceno. Esto fuertemente contrasta la evolución de los mamíferos, en la cual la mayoría de los géneros vivientes recién aparece en el Pleistoceno y varias especies vivientes aparecen en el Pleistoceno Medio-Tardío (Cione y Báez, 2007).

En América del Sur, los peces marinos y continentales responden a esta visión global. Sin embargo, la distribución de los peces miocenos sudamericanos difiere considerablemente de la actual. Esto se debe a los grandes cambios climáticos del fin del Cenozoico que ocasionaron también extinciones y pseudoextinciones. Sin embargo, otras pseudoextinciones no se explican fácilmente.

### *Los peces marinos*

Las aguas costeras atlánticas actuales de América del Sur han sido divididas en tres unidades biogeográficas principales: Provincia Magallánica (de aguas templado frías), Provincia Argentina (de aguas templado cálidas), Provincia de las Indias occidentales (de aguas cálidas) (López, 1964; Menni *et al.*, 2010). Balech (1964) propuso un esquema un poco distinto. La Provincia Magallánica ocupa la parte más austral de las aguas marinas de América del Sur. De acuerdo a López (1964) y Menni *et al.* (2010), llega a los 42°S en la costa atlántica y a los 40–41°S en la costa pacífica. Sin embargo, en la plataforma externa y talud la Provincia Magallánica alcanza hasta los 34°S separándose de la costa a la latitud de 43°–45°S. La Provincia Argentina va desde los 42°S hasta los 23°S de acuerdo a López (1964). Los límites entre las Provincia Argentina y la Magallánica podrían estar cambiando debido a cambios en las temperaturas globales (véase Gónzaga *et al.*, 2003). No hay registro fósil de peces exclusivamente magallánicos ni cálidos en Argentina. Algunos peces típicos de la Provincia Argentina (con registro fósil en la región) son el escuatínido *Squatina*, el miliobáti-

do *Myliobatis*, el carcarrínido *Carcharinus*, el esfírnido *Sphyrna*, el odontaspídido *Carcharias taurus*, lábridos, esquiéridos y otros. Algunos peces con registro fósil tales como el escualido *Squalus* están presentes en ambas provincias. Paraná se ubica a la latitud de la actual Provincia Argentina. El ambiente donde la Formación Paraná se depositó parece haber sido poco profundo, relativamente cercano a la costa y de aguas templado cálidas. De hecho, no hay peces típicamente oceánicos y abundan los de plataforma.

### *Los peces de agua dulce*

La Región Neotropical ha sido dividida en dos unidades mayores: las Subregiones Brasileña y Austral (Ringuelet, 1975; Arratia, 1997; Almirón *et al.*, 1997; Casciotta *et al.*, 1999). La Subregión Austral incluye Patagonia, Cuyo y el sur y centro de Chile (Ringuelet, 1975; Arratia *et al.*, 1983; Arratia, 1997). El resto de la Región Neotropical está ocupada por la Subregión Brasileña. El límite entre ambas está determinado en Argentina por los ríos San Juan-Desaguadero-Curacó-Colorado. La Subregión Brasileña es el área con la mayor riqueza específica de peces en el planeta y la Subregión Austral tiene muy pocas especies (menos de 25 especies; Ringuelet, 1975; Almirón *et al.*, 1997; Arratia, 1997). La ictiofauna austral está más cercanamente relacionada con las ictiofaunas de Australia y Nueva Zelanda (Ringuelet, 1975) y la brasileña a las ictiofaunas africanas (Gosline, 1975; Patterson, 1975). La región ha sido grandemente afectada por el tectonismo andino que a su vez parece haber influenciado en la originación de taxones y en fenómenos de vicarianza. La diversidad de peces de agua dulce disminuye extraordinariamente hacia el sur y el oeste. Los afloramientos de la Formación Ituzaingó están ubicados en la parte austral de la actual Subregión Brasileña y en la cuenca del Paraná-Uruguay.

Desde el comienzo del siglo XIX, es conocido que el clima de la Tierra se ha enfriado. Desde el Cretácico, el mundo “invernadero” del Mesozoico tardío ha llegado a ser el mundo “casa de hielo” en el cual vivimos (Markwick, 1998). Temperaturas globales más altas que las presentes han sido propuestas para el Mioceno (Naish *et al.*, 2001; Zachos *et al.*, 2001). En realidad, durante el Mioceno las temperaturas y mayor humedad permitieron que formas tropicales llegaran a el extremo austral de la Patagonia (*e.g.*, Primates, ver Marshall *et al.*, 1983). Los tiburones, los teleósteos, los mamíferos y los moluscos presentes en la miocena Formación Puerto Madryn del norte de Patagonia indican temperaturas marinas mucho

más elevadas que las actuales (Cione, 1978, 1988; Cione y Tonni, 1981; Cione *et al.*, 1996, 2011; Del Río, 1990; Del Río *et al.*, 2001).

En lo que respecta a los peces continentales, peces típicamente brasílicos como los Characiformes han sido hallados en el Eoceno de la latitud del Golfo de San Jorge (Cione, 1986) y en el Mioceno del Sur de Chile (Rubilar, 1994) y Siluriformes loricáridos en el Mioceno de Península Valdés (Cione *et al.*, 2005a). Estos hallazgos demuestran que la ictiofauna tropical se distribuyó en Patagonia y Chile al menos hasta el Mioceno Tardío. Los ríos y lagos donde los peces vivieron debieron haber estado conectados al menos en algunos momentos con cuencas más norteñas.

Los peces de agua dulce del Mioceno de Paraná son típicamente brasílicos y ningún taxón austral fue registrado hasta ahora. Los peces, cocodrilos, cetáceos de agua dulce y sirenios del “Conglomerado osífero” están relacionados con aquéllos de las capas miocena medias del Grupo Honda de Colombia, las capas de edad miocena tardías de Perú, Brasil y Venezuela (Cione *et al.*, 2000, 2005b). Actualmente, la cuenca del Paraná-Uruguay está prácticamente aislada de la cuenca amazónica. Esto no fue la situación durante el Mioceno. Es decir que la ictiofauna del “Conglomerado osífero” indica que durante su depositación había no sólo temperaturas mayores sino también conexiones hidrográficas más francas.

## EXTINCIÓN Y EXTIRPACIÓN DE VARIOS TAXONES MIOCENOS CONTINENTALES Y MARINOS

Se asume que los eventos históricos que ocurrieron entre el Mioceno y la actualidad han jugado un rol menor o no han influenciado en crear la gran diversidad taxonómica de los peces de agua dulce de la Región Neotropical al nivel de género o de categoría superior (ver Lundberg *et al.*, 2010). De acuerdo a Lundberg *et al.* (2010), la gran mayoría de los peces neógenos eran similares a los actuales en términos de su morfología, relaciones taxonómicas y ecología inferida. Sin embargo, la ictiofauna miocena está muy incompletamente conocida en América del Sur. Solamente alrededor de 40 géneros han sido confiablemente reconocidos en aguas dulces del Mioceno del continente (Lundberg *et al.*, 2010) pero al menos siete géneros se extinguieron: el serrasálmido *Megapiranha* de la Formación Ituzaingó (Cione *et al.*, 2009), el cíclido *Paleocichla* Casciotta y Arratia, 1993 y el clupeido *Austroclupea* Bardack, 1961 de la Formación Anta de Salta, en el noroeste de Argentina (Casciotta y Arratia, 1993), el siluriforme indeterminado *Acregliolith* Richter, 1989 y

el eritrínido *Palaeohoplias* Gayet, Jégu, Bocquentin y Negri, 2003 de la Formación Solimões del oeste de Brasil (Richter, 1989; Gayet *et al.*, 2003; Lundberg *et al.*, 2010), un género de esquiénido basado en otolitos (Lundberg *et al.*, 2010), y posiblemente el percíctido *Santosius* Arratia, 1982 del Mioceno del sur de Chile y Oligoceno–Mioceno de Brasil (Rubilar, 1994).

Asimismo, hay extinciones documentadas de formas miocenas en el reino marino. Por ejemplo, el esciliorrínido *Megascyliorhinus* (Cione *et al.*, 2008), el otodóntido *Carcharocles* (Cione *et al.*, 2012) y el lamniforme *Carcharoides* (Arratia y Cione, 1996).

Un rasgo bien conocido de la historia cenozoica es la retracción mundial de faunas y floras debido a la caída global de las temperaturas (ver más arriba). Estos cambios ambientales causaron extirpaciones en latitudes altas. La modificación en composición de las ictiofaunas patagónicas durante el Cenozoico constituye un notable ejemplo (Cione, 1978). Sin embargo, hay otras pseudoextinciones que no pueden relacionarse con un proceso global. En el Atlántico sudoccidental, estas extirpaciones incluyen a las familias de tiburones Heterodontidae, Pristiophoridae y al género de Carcharhinae *Hemipristis* (Woodward, 1900; Cione y Expósito, 1980; Cione y Pandolfi, 1984). Adicionalmente, el género de teleósteo perciforme *Oplegnathus* Richardson, 1840 y las familias de mamíferos Dugongidae y Phocinae fueron localmente extirpados (véase una discusión más amplia en Cione y Azpelicueta, 2002; Cione *et al.*, 2011). Estos taxones vivientes han sido registrados como fósiles en muchas localidades distintas alrededor del planeta, algunos desde el Jurásico (Cione *et al.*, 2011).

Ciertamente, la extirpación de la biota de altas latitudes es directamente explicada por el enfriamiento global (Cione, 1978; Cione y Reguero, 1994, 1998). Sin embargo, las extirpaciones del Océano Atlántico austral mencionadas arriba no pueden ser explicadas por cambios de temperatura porque estos peces y mamíferos persistieron en ambientes similares con similares temperaturas en los Océanos Pacífico e Índico. Los taxones extirpados convivieron con asociaciones templadas en Patagonia. Los representantes de los géneros registrados en el Mioceno de Argentina que no llegaron a extinguirse o fueron extirpados habitan la Provincia Biogeográfica Argentina (de aguas templado-cálidas) en la actualidad. *Pristiophorus*, *Heterodontus*, y los oplegnátidos involucran habitantes del fondo. Sin embargo, otros organismos bentónicos tales como *Squatina* persistieron. Ciertamente, los eventos geológicos que ocurrieron durante el Cenozoico tardío

provocaron grandes perturbaciones ambientales. Estos eventos incluyeron la restricción del Mediterráneo, la separación del Pacífico y Atlántico con el surgimiento del istmo de Panamá y las fuertes fluctuaciones en el nivel marino relacionado con el enfriamiento global (Zachos *et al.*, 2001). Las áreas de plataforma se redujeron grandemente durante los períodos fríos del Pleistoceno. Esto último resultó en la extirpación del tiburón *Carcharias taurus* en la costa oeste de América del Sur (Cione *et al.*, 2007). Estos eventos no pueden explicar la extirpación de los peces y mamíferos mencionados arriba.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los organizadores de este volumen (J.I. Noriega y D. Brandoni) por invitarnos a participar en el simposio. Este proyecto fue parcialmente financiado por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, y la Universidad Nacional de La Plata. Asimismo, agradecemos a W. Starnes, M. Toledo-Piza y J. Lundberg por importante información y a los árbitros J. Lundberg y R. Candeiro por valiosas sugerencias.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aceñolaza, F.G. 1976. Consideraciones estratigráficas sobre el Terciario marino de Paraná y alrededores. *Acta Geológica Lilloana* 13: 91–118.
- Alessandri, G. d'. 1896. Ricerche sui pesci fossili de Paraná. *Atti della Reale Accademia di Scienze di Torino* 31: 1–17.
- Agassiz, L. 1833–1843. *Recherches Sur Les Poissons Fossiles*. Imprimerie de Petitpierre, Neuchatel.
- Almirón, A., Azpelicueta, M.M., Casciotta, J.R. y López Cazorla, A. 1997. Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral subregions in South America, Argentina. *Biogeographica* 73: 23–30.
- Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica. En: *2<sup>do</sup> Censo de la República Argentina. I. Territorio*, Buenos Aires, p. 1–500.
- Arratia, G. 1982. A review of freshwater percoids from South America (Pisces, Osteichthyes, Perciformes, Percichthyidae, Perciliidae). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 540: 1–52.
- Arratia, G. 1997. Brazilian and Austral freshwater fish faunas of South America. A contrast. *Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems*, Bonn, 1994: 179–187.
- Arratia, G. y Cione, A.L. 1996. The record of fossil fishes of Southern South America. *München Geowissenschaft Abhandlungen* 30(A): 9–72.
- Arratia, G., Peñafort, B. y Menú Marque, S. 1983. Peces de la Región sureste de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales. *Deserta* 7: 48–107.
- Balech, E. 1964. Caracteres biogeográficos de la Argentina y Uruguay. *Boletín del Instituto de Biología Marina de Mar del Plata* 7: 107–112.
- Bardack, D. 1961. New Tertiary teleosts from Argentina. *American Museum Novitates* 2041: 1–27.
- Berra, T. 2001. *Freshwater fish distribution*. Academic Press, San Diego, 604 p.
- Blainville, H.M.D. de. 1810. Note sur plusieurs espèces de squales, confondues sous le nom de *Squalus maximus* de Linnée. *Journal de Physique, de Chimie et d'Histoire Naturelle Paris* 71: 248–259.
- Blainville, H.M.D. de. 1816. Prodrôme d'une distribution systematique du regne animal. *Bulletin de Sciences del Société Philomatique* 8: 105–124.
- Bravard, A. 1858. *Monografía de los terrenos terciarios del Paraná*. (Reimpresión facsimilar) Imprenta del Congreso de la Nación, Buenos Aires, 1995, V–XII + 107 p.
- Cappetta, H. 1975. Sélaciens nouveaux du London Clay de l'Essex (Ypressien du bassin du Londres). *Geobios* 9: 551–575.
- Cappetta, H. y Ward, D. 1977. A new Eocene shark from the London Clay of Essex. *Palaeontology* 20: 195–202.
- Casciotta, J.R. y Arratia, G. 1993. Tertiary cichlids from Argentina and reassessment of the phylogeny of New World cichlids (Perciformes: Labroidei). *Kaupia* 2: 195–240.
- Casciotta, J.R., Almirón, A., Cione, A.L. y Azpelicueta, M.M. 1999. Brazilian freshwater fish assemblages from southern Pampean area, Argentina. *Biogeographica* 75: 67–78.
- 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. A new *Megascyliorhinus* (Chondrichthyes, Galeomorphii) from the middle Tertiary of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6: 105–112.
- 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, La Plata, 588 p.
- Cione, A.L. y Azpelicueta, M.M. 2002. An oplegnathid fish from the Miocene of Patagonia. *Geobios* 35: 367–373.
- Cione, A.L. y Báez, A.M. 2007. Peces y anuros cenozoicos de Argentina: los últimos cincuenta años. En: S. Archangelsky, T. Sánchez y E.P. Tonni (Eds.), *Ameghiniana, 50 aniversario*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 11: 195–220.
- Cione, A.L. y Casciotta, J.R. 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. y Casciotta, J.R. 1997. Miocene cynodonts (Teleostei: Characidae) from Paraná, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 616–619.
- 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<sup>do</sup> Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1<sup>er</sup> Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Buenos Aires, 1978), *Actas* 2: 275–290.
- Cione, A.L. y Medina, F. 1988. Record of *Notidanodon pectinatus* (Chondrichthyes, Hexanchiformes) in the Upper Cretaceous of the Antarctic Peninsula. *Mesozoic Research* 1: 79–88.
- Cione, A.L. y Pandolfi, A. 1984. A fin spine of *Heterodontus* from the "Patagoniano" of Trelew, Chubut, Argentina. *Tertiary Research* 6: 59–63.
- Cione, A.L. y Reguero, M. 1994. New records of the sharks *Isurus* and *Hexanchus* from the Eocene of Seymour Island, Antarctica. *Proceedings of the Geologists' Association* 105: 1–14.

- Cione, A.L. y Reguero, M. 1998. A middle Eocene basking shark (Lamniformes, Cetorhinidae) from Antarctica. *Antarctic Science* 10: 83–88.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1981. Un pingüino (Aves, Spheniscidae) de la Formación Puerto Madryn (Mioceno tardío) de Chubut, Argentina. Comentarios acerca del origen, la paleoecología y zoogeografía de los Spheniscidae. *2<sup>do</sup> Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Porto Alegre, 1981) *Anais* 2: 591–604.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la región pampeana. En: R.E. de Barrio, R.O. Etcheverry, M.F. Caballé y E. Llambías (Eds.), *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. 16<sup>vo</sup> Congreso Geológico Argentino* (La Plata, 2005), *Relatorio* 11: 193–200.
- 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., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191–237.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Casciotta, J.R. 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.R., Azpelicueta, M.M., Barla, M. y Cozzuol, M.A. 2005b. Peces marinos y continentales del Mioceno del área mesopotámica argentina, procedencia estratigráfica y relaciones biogeográficas. En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino II. Miscelánea* 14: 49–64.
- Cione, A.L., Mennucci, J., Santalucita, F. y Acosta Hospitaleche, C. 2007. Local extinction of genus *Carcharias* (Elasmobranchii, Odontaspidae) in the eastern Pacific Ocean. *Revista Geológica de Chile* 34: 139–145
- Cione, A.L., Mennucci, J.A., Pérez, L.M. y Barla, M.J. 2008. *Megacyliorhinus trelewensis* (Neoselachi) in the upper Miocene of Paraná, central-eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino III. Miscelánea* 17: 41–48.
- Cione, A.L., Dahdul, W., Lundberg, J. y Machado-Allison, A. 2009. *Megapiranha paranensis*, a new genus and species of Serrasalminidae (Characidae, Teleostei) from the Upper Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 350–358.
- Cione, A.L., Cozzuol, M.A., Dozo, M.T. y Acosta Hospitaleche, C. 2011. Marine vertebrate assemblages in the Southwest Atlantic during the Miocene. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 423–440.
- Cione, A.L., Cabrera, D.A. y Barla, M.J. 2012. Oldest record of the Great White Shark (Lamnidae, *Carcharodon*) (Miocene) in the Southern Atlantic. *Geobios* 45: 167–172.
- Compagno, L.J.V. 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: 1–255.
- Cuvier, G. 1816. *Le Règne Animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Les reptiles, les poissons, les mollusques et les annélides*. Edition 1. Le Règne Animal v. 2: i–xviii + 532 p.
- Dahdul, W.M. 2004. Fossil serrasalmid fishes (Teleostei: Characiformes) from the Upper Miocene of north-western Venezuela. *Special Papers in Palaeontology* 71: 23–28.
- Dahdul, W.M. 2007. [Phylogenetics and diversification of the Neotropical Serrasalminae (Ostariophysi: Characiformes)]. Ph.D. dissertation, University of Pennsylvania, Philadelphia, 107 p.]
- Del Río, C.J. 1990. Composición, origen y significado paleoclimático de la malacofauna “Enterriense” (Mioceno medio) de la Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Buenos Aires* 42: 207–226.
- Del Río, C.J., Martínez, S.A. y Scasso, R.A. 2001. Nature an origin of spectacular marine Miocene Shell beds of northeastern Patagonia (Argentina): paleoecological and bathymetric significance. *Palaios* 16: 3–25.
- Desmarest, A.G. 1823. Première Décade Ichthyologique, ou, Description complète de dix espèces de poissons nouvelles, ou imparfaitement connues, habitant la mer qui baigne les côtes de l'île de Cuba. *Mémoires de la Société Linnéenne de Paris* 2: 271–320.
- 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.
- Duméril, A.M.C. 1806. Zoologie analytique, ou méthode naturelle de classification des animaux. Paris. *Zoologie analytique*: i–xxxiii + 344 p.
- Frenguelli, G. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 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.
- Gayet, M., Jégu, M., Bocquentin J. y Negri, F.R. 2003. New characoids from the upper Cretaceous and Paleocene of Bolivia and the Miocene 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: Z.M. Lucena, R.E. Reis, R.P. Vari y C. Lucena (Eds.), *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, p. 85–11
- Gery, J. 1986. Notes de Characologie neotropicale. 2. Progres recents dans la connaissance des Cynodontines (Characides). *Revue Française d'aquariologie et herpetologie* 13: 61–68.
- Glikman, L.S. 1964. Class Chondrichthyes, Subclass Elasmobranchii. En: D.V. Obruchev (Ed.), *Fundamentals of Paleontology*. Academir Nauk USSR, Moscú, p. 196–237.
- Góngora, M., Bovcon, N., Cochía, P. y Gosztonyi, A. 2003. Aportes al conocimiento de la ictiofauna del golfo San Jorge. *5<sup>tas</sup> Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar* (Mar del Plata, 2003), *Resúmenes*: 117.
- Gosline, W.A. 1951. Notes on the Characid fishes of the subfamily Serrasalminae. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 27: 17–64.
- Gosline, W.A. 1975. The palatine-maxillary mechanism in catfishes, with comments on the evolution and zoogeography of modern siluroids. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 120: 1–31



- Hancock, J. 1828. Notes on some species of fishes and reptiles, from Demerara. *Zoological Journal* 4: 240–247.
- Jégu, M. 2003. Subfamily Serrasalminae (pacus and piranhas). En: R.E. Reis, C.J. Ferraris y S.O. Kullander (Eds.), *Check List of Freshwater Fishes from South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, p. 182–196.
- Lacepède, B.G.E. 1803. *Histoire naturelle des poissons*. v. 5: i–lxviii + 803 p. + index, Pls. 1–21, Paris.
- Larrazet, A. 1886. Des pièces de la peau de quelques Sélaciens fossiles. *Bulletin de la Société Géologique de France* 14: 259–261.
- LeSueur, C.A. 1818. Descriptions of several new species of north American fishes. *Journal of the Academy of Sciences of Philadelphia* 1: 222–235.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Laurentii Salvii, Stockholm, 824 p.
- Long, D.J. y Jones, R.E. 1996. White shark predation and scavenging on cetaceans in the eastern North Pacific Ocean. En: D.G. Ainley y A.P. Klimley (Eds.), *Great white sharks. The biology of Carcharodon carcharias*. Academic Press, San Diego, p. 293–307.
- López, R. 1964. Problemas de la distribución geográfica de los peces marinos suramericanos. *Boletín del Instituto de Biología Marina de Mar del Plata* 7: 57–63.
- Lucifora, L.O., Cione, A.L., Menni, R.C. y Escalante, A.H. 2003. Tooth row counts, vicariance, and the distribution of the sand tiger shark, *Carcharias taurus*. *Ecography* 26: 567–572.
- Lundberg, J.G. 1998. The temporal context for the diversification of neotropical fishes. En: Z.M. Lucena, R.E. Reis, R.P. Vari y C. Lucena (Eds.), *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, p. 49–68.
- 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.G., Machado-Allison, A. y Kay, R.F. 1986. Miocene characid fishes from Colombia: evolutionary stasis and extirpation. *Science* 234: 208–209.
- Lundberg, J.G., Sabaj Pérez, M.H., Dahdul, W.M. y Aguilera, O.A. 2010. The Amazonian Neogene fish fauna. En: C. Hoorn y F.P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Blackwell Publishing, Oxford, p. 281–301.
- Markwick, P.J. 1998. Fossil crocodylians as indicators of Late Cretaceous and Cenozoic climates: implications for using palaeontological data in reconstructing palaeoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 137: 205–271.
- 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.
- Menni, R.C., Jaureguizar, A.J., Stehman, M. y Lucifora, L. 2010. Marine biodiversity at the community level: zoogeography of sharks, skates, rays and chimaeras in the southwestern Atlantic. *Biodiversity and Conservation* 19: 775–796.
- Müller, J. y Henle, F.G.J. 1838–41. *Systematische Beschreibung der Plagiostomen*. Veit und Comp., Berlin. i–xxii + 200 p.
- Naish, T.R., Wolfe, K.J., Barrett, P.J., Wilson, G.S., Atkinson, C., Bohaty, S.M., Buckner, C.J., Claps, M., Davey, F.J., Dunbar, G.B., Dunn, A.G., Fielding, C.R., Florindo, F., Hannah, M.J., Harwood, D.M., Henrys, S.A., Krissek, L.A., Lavelle, M., van der Meer, J., McIntosh, W.C., Niessen, F., Passchier, S., Powell, R.D., Roberts, A.P., Sagnotti, L., Scherer, R.P., Strong, C.P., Talarico, F., Verosub, K.L., Villa, G., Watkins, D.K., Webb, P.-N. y Wonik, T. 2001. Orbitally induced oscillations in the East Antarctic ice sheet at the Oligocene/Miocene boundary. *Nature* 413: 719–723.
- Noriega, J., Cione, A.L. y Aceñolaza, F.G. 2007. Shark tooth marks on Miocene balaenopterid cetacean bones from Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 245: 185–192.
- Orbigny, A. d'. 1842. *Voyage dans l'Amérique méridionale*. P. Bertrand, Paris, 188 p.
- Patterson, C. 1975. The distribution of Mesozoic freshwater fishes. *Mémoires du Muséum nationale d'Histoire naturelle, Paris* 88: 156–173.
- Pérez, L., Cione, A.L., Griffin, M. y Muravchik, M. 2001. Estancia La Juanita, una nueva localidad con invertebrados y vertebrados de la Formación Paraná (Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina). *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 38: 40R.
- Priem, F. 1911. Poissons fossiles de la République Argentine. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie* 11: 329–340.
- Rafinesque, C.S. 1810. *Caratteri di alcuni nuovi generi e nuovi spece di animali e piante della Sicilia*. Palermo. Part 2: 71–105.
- Richardson, J. 1840. On a collection of fishes made at Port Arthur in Van Diemen's Land, by Deputy-Assistant-Commissary-General Lemprière. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1840: 25–30.
- Richter, M. 1989. Acregoliathidae (Osteichthyes, Teleostei), a new family of fishes from the Cenozoic of Acre State, Brazil. *Zoologica Scripta* 18: 311–319.
- Ringuélet, R.A. 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.
- Rubilar, A. 1994. Diversidad ictiológica en depósitos continentales miocenos de la Formación Cura-Mallín, Chile (37–39 S): implicancias paleogeográficas. *Revista Geológica de Chile* 21: 3–29.
- Smith, A. 1838. On the necessity for a revision of the groups included in the Linnean genus *Squalus*. *Annals of Natural History* 1: 72–74.
- Spix, J.B. von y Agassiz, L. 1829–31. *Selecta genera et species piscium quos in itinere per Brasiliam annos MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I... colleget et pingendo curavit Dr J. B. de Spix... Monachii. Reise nach Griechenland und der Türkei*: Part 1: i–xvi + i–ii + 82 p., Pls. 1–48; Part 2: p. 83–138, Pls. 49–101. París.
- Suárez, M., Encinas, A. y Ward, D. 2006. An Early Miocene elasmobranch fauna from the Navidad Formation, Central Chile, South America. *Cainozoic Research* 4: 3–18.
- Uba, C., Hasler, C.A., Buatois, L., Schmitt, A. y Plessen, B. 2009. Isotopic, paleontologic, and ichnologic evidence for late Miocene pulses of marine incursions in the central Andes. *Geology* 37: 827–830.
- 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* 6: 1–7.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L. Thomas, E. y Billups, K. 2001. Trends, rhythms and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science* 292: 686–693.