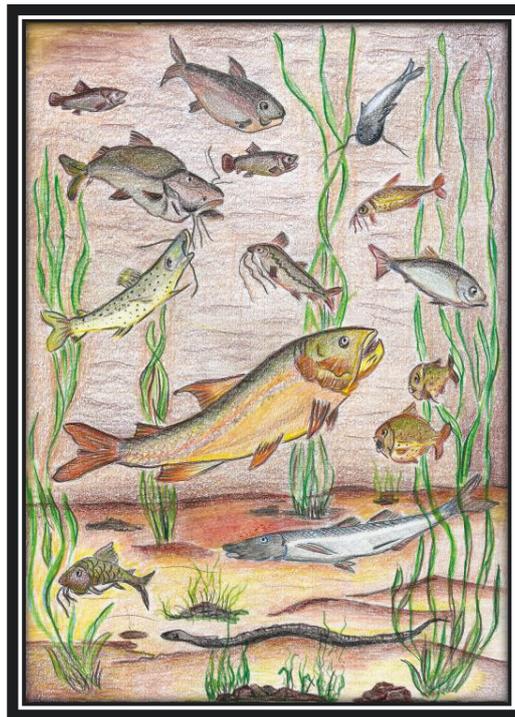




Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

"Los peces continentales del Cuaternario de Argentina. Su importancia para la comprensión del origen de la ictiofauna actual del área austral de América del Sur"



Lic. Evelyn Romina Vallone

Director: Dr. Alberto Luis Cione

Director: Dr. Diego Brandoni

Tesis para optar al título de Doctora en Ciencias Naturales

2015

ÍNDICE

Agradecimientos	1
Resumen	3
Abstract	6
Capítulo 1. Introducción	9
1.1 Objetivos	11
Objetivo general	11
Objetivos particulares	11
1.2 Hipótesis	12
Capítulo 2. Antecedentes	13
2.1 Estado actual del conocimiento de los peces cenozoicos de Argentina	13
2.2 Comentarios sobre el registro de los peces	21
Composición faunística	21
Asociaciones de peces fósiles	21
Capítulo 3. Materiales y métodos	27
3.1 Abreviaturas institucionales	29
3.2 Materiales estudiados	29
Peces actuales de comparación	29
Peces fósiles estudiados	31
3.3 Consideraciones anatómicas	32
Terminología osteológica	32
Esqueleto craneal	34
Esqueleto postcraneal	43
Capítulo 4. Marco geográfico, geológico y estratigráfico	50
4.1 Introducción	50
4.2 Período Cuaternario	51
4.3 Marco geológico	53
4.4 Cronología y bioestratigrafía del Cuaternario en la región Pampeana	55
4.5 Localidades fosilíferas y descripción de las Unidades Formacionales	62

Capítulo 5.	Los peces continentales actuales de la Argentina	79
5.1	Los grupos sudamericanos de peces actuales	79
5.2	Ictiogeografía del área austral de América del Sur	79
Capítulo 6.	Resultados	83
6.1	Peces Cuaternarios según localidades fosilíferas	83
	Localidad fosilífera Mansilla, provincia de Formosa	83
	El Veinte, provincia de Santiago del Estero.....	86
	Río Salado, provincia de Santa Fe	95
	Localidad Salto, provincia de Buenos Aires	105
	Río Luján, Suelo Puesto Callejón Viejo, provincia de Buenos Aires	111
	Localidad fosilífera Ensenada, provincia de Buenos Aires	116
	Paso Otero, río Quequén Grande y Arroyo del Azul, provincia de Buenos Aires.....	118
	Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires	122
	Cascada del Paleolama, río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires.....	129
6.2	Descripción detallada de la ornamentación de los elementos óseos de la cintura pectoral y espina dorsal en algunos peces actuales.....	135
6.3	Biogeografía y otras generalidades sistemáticas, biológicas y ecológicas de los peces actuales registrados en el Cuaternario de Argentina	157
Capítulo 7.	Discusión.....	194
7.1	Asociaciones ictiofaunísticas de las localidades fosilíferas estudiadas	195
7.2	Evolución de las cuencas continentales de la región Pampeana	199
7.3	Edades mínimas de taxones vivientes	203
Capítulo 8.	Conclusiones	213
8.1	Sistemáticas.....	213
8.2	Biogeográficas, Paleoclimáticas y Paleoambientales	215
8.3	Morfológicas y taxonómicas.....	216
8.4	Cronológicas	217
	Futuras líneas de investigación	219
	Referencias.....	220

A mi familia
y amigos

"...los científicos deberían resistirse a las tentaciones del cientificismo. Deberían recordar siempre, como creo que lo hizo Darwin, que la ciencia es tentativa y falible. La ciencia no resuelve todos los enigmas del universo, ni promete resolverlos algún día. Sin embargo, a veces puede arrojar alguna luz inesperada incluso sobre nuestros enigmas más profundos y probablemente irresolubles."

K. R. Popper, "La selección natural y el surgimiento de la mente".

Agradecimientos

Agradezco a una gran cantidad de personas que participaron y colaboraron desde distintos lugares para que este trabajo pueda llevarse a cabo.

A mi familia, especialmente a mis padres y a mis hermanos por apoyarme siempre. Todo lo que soy hoy como persona se lo debo a ellos. Gracias mami por la ilustración de la portada!

Agradezco a mis directores Dr. Alberto Luis Cione y Dr. Diego Brandoni, por su amistad, colaboración y sugerencias en el desarrollo de esta Tesis.

Al Conicet por las becas otorgadas, las cuales me facilitaron notablemente el desarrollo de este trabajo. Al Dr. Jorge Noriega, director del CICyTTP y a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, por permitirme realizar parte de este trabajo en dicha institución.

Quiero agradecer también a la División de Ictiología y a la División de Paleontología de Vertebrados del Biodiversity Institute de la Universidad de Kansas, por permitirme el acceso al equipamiento y colecciones. A la Dra. Gloria Arratia y Dr. Hans-Peter Schultze por recibirme en Lawrence y por su gran amabilidad. A Claudio Quezada por la ayuda económica durante dicho viaje.

A distintos especialistas y amigos por permanentes charlas acerca de nuestros temas de estudio.

A todo el personal del CICyTTP, especialmente a mis compañeros de trabajo: Dra. Jimena Franco, Lic. Nadia Muñoz, Lic. Soledad Ramos, Lic. Fabio Guidobaldi, Dra. Noelia Nuñez-Otaño, Dra. Estela Rodríguez, Dra. Virginia Parachú, Lic. Mariela Urigh, Lic. Silvia Etcheverry. Gracias Silvia por la ayuda en el armado de la colección osteológica de peces de comparación. Muchas gracias Noelia por la colaboración con los dibujos de la presente Tesis.

Al Laboratorio de Paleontología de Vertebrados: Lic. Juan Diederle, Dr. Flavio Gois, Lic. Emanuel Favotti, Dr. Diego Brandoni, Dr. Jorge Noriega, Dra. Brenda Ferrero, Dra. Gabriela Schmidt, Dr. Ernesto Brunetto, Lic. Raúl Vezzosi. Gracias “Chochi” por los materiales de Santa Fe.

A mis amigos del Doctorado por haberme ayudado en la realización de este trabajo: Lic. Guillermina Giordano, Lic. Gabriela Castillo Elias, y Lic. Santiago Rodríguez-Bualó, por los inolvidables momentos. A Manuel Sosa, por las lindas

ilustraciones con que cuenta esta Tesis Doctoral. A Sergio Bogan por facilitarme sus trabajos y figuras.

A todo el personal del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata, por numerosas consultas: Dra. Soledad Gouiric-Cavalli, Lic. Daniel Cabrera, Lic. Luciano Rasia y Dra. Carolina Acosta Hospitaleche. Gracias por todo!

A mis amigos de Rosario y de Diamante por el apoyo incondicional y por estar siempre presentes, Selene Prevignano, Pablo Mancuso, Germán Vitale, Jimena Hernández, Maximiliano Sosa, Sabrina Gómez, Sol Moyano, Sebastián Rinaldi, Carla Cuende, Yamila Planiscig, Alejandra Castro y Mara Schunk.

Por último, agradezco a los miembros del jurado de este trabajo de Tesis Doctoral, Dr. Guillermo Ortí, Dra. Mercedes Azpelicueta y Dr. Gastón Aguilera, por sus sugerencias, las cuales ayudaron a mejorar sustancialmente este trabajo.

Resumen

La región Neotropical presenta la ictiofauna de agua dulce más rica y variada del mundo. Esta región ha sido dividida en dos unidades: la Subregión Brasileña y la Subregión Austral. La Subregión Austral incluye Patagonia, Cuyo, y el centro y sur de Chile; en tanto que el resto de la región Neotropical está ocupada por la Subregión Brasileña que representa el área con mayor riqueza específica de peces del mundo, alrededor del 98% del total de las especies conocidas en la Región. En Argentina, la riqueza de especies está concentrada en el noreste de Argentina, en las cuencas de los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay. El registro édito de peces continentales cuaternarios de Argentina no es muy extenso. Debido a que muchos materiales son fragmentarios o aun no han sido estudiados, solamente el 37,5% de los peces continentales cenozoicos de Argentina ha sido identificado a nivel específico y 57,5% a nivel genérico.

El objetivo general de este trabajo ha sido establecer la composición, las distribuciones geográfica y estratigráfica de los componentes de la ictiofauna continental cuaternaria de Argentina, con énfasis en aquéllos de la región Chaco-Pampeana.

Los estudios de peces fósiles del Cuaternario de la región Chaco-Pampeana estuvieron centrados en la revisión de los ejemplares depositados en distintas colecciones (MFA, MLP, MMCIPAS, PVE), incorporando también los hallados en las distintas campañas paleontológicas y aquellos provenientes de distintos sitios arqueológicos. El registro está integrado por materiales desarticulados de teleósteos. La mayoría de ellos son peces correspondientes al orden Siluriformes y, en menor medida, Characiformes, siendo escasos los restos referidos a Atheriniformes, Synbranchiformes, Cyprinodontiformes y Perciformes. Debido a causas tafonómicas, los siluriformes están mejor representados, ya que estos peces poseen huesos muy robustos, fácilmente preservables.

Como resultado de este trabajo, para el Pleistoceno tardío de la región Chaco se registraron fósiles de *Hypostomus* sp., *Pterodoras granulatus*, *Pimelodus* cf. *maculatus*, *Pimelodus* cf. *albicans*, *Parapimelodus valenciennis* y *Salminus brasiliensis* (provincia de Santa Fe); mientras que para el Holoceno de esta región se reportaron restos de *Synbranchus marmoratus* (provincia de Formosa); *Hoplias malabaricus*, *Prochilodus*

lineatus, *Pimelodus albicans*, *Hoplosternum littorale* y restos de dorádidos indeterminados (provincia de Santiago del Estero).

En cuanto a la región Pampeana, específicamente de la provincia de Buenos Aires, para el Pleistoceno medio (Piso/Edad Bonaerense) se reportan fósiles referidos a *Odontesthes* sp., *Jenynsia* sp., *Oligosarcus* cf. *jenynsii* y *Micropogonias furnieri*; mientras que para el Pleistoceno tardío (Piso/Edad Lujanense) se reportan fósiles de *Hypostomus* sp., *Pimelodus* cf. *albicans*, *Rhamdia quelen*, *Pimelodella* cf. *laticeps*, *Corydoras* cf. *paleatus*, *Callichthys callichthys* y *Percichthys* sp. Para el Holoceno de la provincia de Buenos Aires, se registran *Hoplias* cf. *malabaricus*, *Pimelodella* cf. *laticeps*, *Corydoras* cf. *paleatus*, *Rhamdia quelen*, *Leporinus* cf. *obtusidens* y *Pogonias cromis*.

Además, se ha incrementado el registro de taxones para esta región, destacándose los primeros registros de *Synbranchus marmoratus*, *Leporinus* cf. *obtusidens*, *Hoplosternum littorale*, *Pimelodus albicans*, *Rhamdia quelen* y *Pimelodella* cf. *laticeps* para el Holoceno; *Oligosarcus* cf. *jenynsii* para el Pleistoceno medio; y *Salminus brasiliensis*, *Pterodoras granulosus*, *Hypostomus* sp., *Pimelodus* cf. *maculatus*, *Pimelodus* cf. *albicans*, *Parapimelodus valenciennis*, *Rhamdia quelen* y *Corydoras* cf. *paleatus* para el Pleistoceno tardío.

La mayoría de los taxones registrados se encuentran dentro del área de distribución actual, excepto por el hallazgo del percíctido *Percichthys* y el calíctido *Callichthys*. *Percichthys* es un género de la Subregión Austral y *Callichthys* es un típico taxón de la Subregión Brasileña cuyo rango de distribución más austral es el norte de la provincia de Buenos Aires. De esta manera, la hipótesis referida a las modificaciones en la distribución de los peces ocasionados por cambios climático-ambientales del fin de Cenozoico se pudo reconocer con estas especies en la localidad fosilífera Bajo San José, provincia de Buenos Aires. Este caso constituye una asociación no análoga, y pudo deberse a que las cuencas del sureste de la provincia de Buenos Aires estaban conectadas entre sí y actualmente se encuentran aisladas presentando un diseño paralelo. Además, se confirma la hipótesis planteada sobre la existencia de este tipo de asociaciones desarrolladas en otros ambientes durante el Cuaternario.

Todos los registros de peces fósiles del Cuaternario de la región Chaco-Pampeana corresponden a los mismos taxones que persisten en la actualidad, pudiendo identificarse especies vivientes. Se confirma la hipótesis referida a que los cambios climático-ambientales del fin de Cenozoico no produjeron eventos cladogénéticos.

Acorde a lo evidenciado en el registro fósil, se concluye que el clima constituiría un factor determinante en la distribución de los peces, infiriendo de esta manera, que algunas especies se vieron favorecidas a migrar hacia otras latitudes durante las épocas interglaciales, en las cuales las condiciones climáticas-ambientales eran cálidas y húmedas, y en épocas donde las cuencas del sureste de la provincia de Buenos Aires se encontraban conectadas. Asimismo, se infiere que los peces pudieron resistir a las condiciones más adversas durante los períodos glaciales en refugios ambientales dentro de las cuencas.

Además, se refuta la hipótesis referida a las posibles extinciones de peces que pudieron haber provocado las grandes fluctuaciones climático-ambientales de finales del Cenozoico, debido a que hasta el momento, la totalidad de los fósiles registrados corresponden a taxones vivientes en la actualidad.

Usualmente los peces de agua dulce no tienen utilidad como indicadores estratigráficos y geocronológicos. En la presente tesis se efectuaron precisiones bioestratigráficas y cronoestratigráficas de los peces del Cuaternario de Argentina. La mayor parte de los restos provienen del Piso/Edad Lujanense, y en menor medida al Holoceno y por último del Piso/Edad Bonaerense.

Por otra parte, se confirma la hipótesis referida a la significación taxonómica que se deduce de la ornamentación que presentan las espinas de aletas en los Siluriformes, concluyendo que estas estructuras presentan diferentes patrones de ornamentación que varían notoriamente entre géneros y especies, de esta manera se aportan nuevos datos para la identificación de diferentes taxones de Siluriformes, que son de gran importancia para la interpretación sistemática de éste grupo así como también para la comprensión de su biología.

En síntesis, esta contribución constituye el primer estudio abarcativo desde el punto de vista sistemático y biogeográfico de los peces del Cuaternario de la Argentina, con especial énfasis en aquellos de la región Chaco-Pampeana. La evidencia aportada aquí puede colaborar para la elaboración y contrastar hipótesis paleobiogeográficas y paleoambientales de la región.

Abstract

The Neotropical Region presents the richest and most abundant ichthyofauna of the world. This region is divided in two units: the Brazilian Subregion and the Austral Subregion. The Austral Subregion includes Patagonia, Cuyo, and South of Chile, whereas the rest of the Neotropical Region corresponds to the Brazilian Subregion. The latter represents the area with the greatest specific richness of fishes of the world, including 98% of the species of the Region. In Argentina, highest species richness is concentrated in the Northeast, in the Paraná, Paraguay, and Uruguay river basins. The record of Quaternary freshwater fishes is poor due to the fact that several specimens are fragmentary. Only 37.5% of the Cenozoic freshwater fishes of Argentina have been identified at specific level and 57.5% at the generic level.

The main goal of this dissertation is to establish the composition, geographic, and stratigraphic distribution of the Quaternary freshwater ichthyofauna of Argentina, with emphasis in the Chaco-Pampean Region.

The study of Quaternary freshwater fish was focused on the systematic revision of the specimens deposited in different collections (MFA, MLP, MMCIPAS, PVE), and new collections obtained by the author.

The record is composed of disarticulated teleost specimens. Most correspond to orders Siluriformes and Characiformes, Atheriniformes, Synbranchiformes, Cyprinodontiformes, and Perciformes are scarce. Due to taphonomic causes, siluriforms are well preserved. Catfishes have many robust bones that are easily preserved.

As a result of this study, the following taxa from the late Pleistocene of the Chaco Region are recorded: *Hypostomus* sp., *Pterodoras granulatus*, *Pimelodus* cf. *maculatus*, *Pimelodus* cf. *albicans*, *Parapimelodus valenciennis*, and *Salminus brasiliensis* (from Santa Fe Province), while from the Holocene the record is the following: *Synbranchus marmoratus* (from Formosa Province); *Hoplias malabaricus*, *Prochilodus lineatus*, *Pimelodus albicans*, *Hoplosternum littorale*, and remains of Doradidae indet. (from Santiago del Estero Province).

In the Pampean Region, the following taxa were recorded in middle Pleistocene (Bonaerian Age) beds: *Odontesthes* sp., *Jenynsia* sp., *Oligosarcus* cf. *jenynsii*, and *Micropogonias furnieri*; in late Pleistocene (Lujanian Age) beds: *Hypostomus* sp., *Pimelodus* cf. *albicans*, *Rhamdia quelen*, *Pimelodella* cf. *laticeps*, *Corydoras* cf.

paleatus, *Callichthys callichthys*, and *Percichthys* sp. The fossil record of freshwater fish for the Holocene of Buenos Aires Province is composed by: *Hoplias* cf. *malabaricus*, *Pimelodella* cf. *laticeps*, *Corydoras* cf. *paleatus*, *Rhamdia quelen*, *Leporinus* cf. *obtusidens*, and *Pogonias cromis*.

In addition, the first records for the following genera and species are given: *Synbranchus marmoratus*, *Leporinus* cf. *obtusidens*, *Hoplosternum littorale*, *Pimelodus albicans*, *Rhamdia quelen*, and *Pimelodella* cf. *laticeps* for the Holocene, *Oligosarcus* cf. *jenynsii* for the middle Pleistocene, and *Salminus brasiliensis*, *Pterodoras granulosus*, *Hypostomus* sp., *Pimelodus* cf. *maculatus*, *Pimelodus* cf. *albicans*, *Parapimelodus valenciennis*, *Rhamdia quelen*, and *Corydoras* cf. *paleatus* for the late Pleistocene.

Most of these fishes studied are inhabitants of the current area of distribution, with the exceptions of the percichthyid *Percichthys* sp. and the catfish *Callichthys callichthys*. Presently, *Percichthys* occupies the Austral Subregion whereas *Callichthys* inhabits the Brazilian Subregion with its southernmost distribution in the Northern Buenos Aires Province. Thus, the hypothesis referred to the changes in fish distributions due to climatic changes during the last part of the Cenozoic is accepted, at least for the Bajo San José Locality. This case constitutes a non-analogous association that could have been caused by the fact that the rivers of the southeast of Buenos Aires Province were connected during the Pleistocene, and today they are disconnected presenting a parallel design. Therefore, the hypothesis related to the existence of non-analogous associations during the Quaternary is confirmed.

Almost all the fishes recorded for the Quaternary of the Chaco-Pampean Region correspond to extant species. Consequently, it is confirmed that the climatic changes during the latest Cenozoic did not produce cladogenetic events. Also, the hypothesis related to extinctions is not supported by this evidence.

In addition, climatic factors ostensibly affects the distribution of freshwater fishes, as evidenced by some species that were able to migrate during interglacial periods, when climatic conditions were warmer and humid. Moreover, the freshwater fish could have lived during glacial periods in refuges within some river basins.

Usually, continental fish are not good as stratigraphic and geochronologic indicators. However, in this dissertation, biostratigraphic and chronostratigraphic accuracies could be achieved. Most of the taxa are recorded from the Lujanian Stage/Age, following those recorded in the Holocene and those from the Bonaerian

Stage/Age.

The importance of ornamentation for taxonomic purposes is accepted, given that the ornamentation patterns of spines differs strongly between genera and species of Siluriformes.

In summary, this contribution constitutes the first comprehensive study of the Quaternary freshwater fishes of Argentina from a systematic, chronological, and biogeographic point of view. The fauna herein presented would contribute to the construction of new paleogeographic and paleoenvironmental hypotheses for the Cenozoic of South America.

Capítulo 1. Introducción

La región Neotropical presenta la ictiofauna de agua dulce más rica y variada del mundo. El número de especies presentes en esta región ha sido históricamente objeto de discusión por diferentes autores (e.g., Böhlke *et al.*, 1978; Arratia, 1997; Vari y Malabarba, 1998; Schaefer, 1998). Se estima que podría incluir 8000 especies para América del Sur y América Central; esa cifra representa el 46% de las especies de peces de agua dulce, 25% de todas las especies de peces continentales y marinos y el 20% de los vertebrados del mundo (véase Schaefer, 1998; Vari y Malabarba, 1998; Nelson, 2006).

Esta región ha sido dividida en dos unidades: la Subregión Brasileña y la Subregión Austral (Ringuelet, 1975; Arratia, 1997, Almirón *et al.*, 1997; Casciotta *et al.*, 1999). La Subregión Austral incluye Patagonia, Cuyo, y el centro y sur de Chile (Ringuelet, 1975; Arratia, 1997). El resto de la región Neotropical está ocupada por la Subregión Brasileña que representa el área con mayor riqueza específica de peces del mundo. El límite entre ambas está determinado en Argentina por los ríos San Juan-Desaguadero-Curacó-Colorado (Figura 1). Por ello, en América del Sur existen dos grupos de peces de agua dulce bien diferentes. El primero, denominado frecuentemente “Peces Brasileños”, ocupa la mayor parte del continente y posee una impresionante riqueza de especies que comprende alrededor del 98% del total de las especies conocidas. Sus relaciones de parentesco se encuentran ligadas a la fauna íctica de África (Gosline, 1975; Patterson, 1975). El límite sur de la distribución de este grupo se encuentra en la zona que ocupan los ríos Colorado y Negro en el norte de la Patagonia argentina (Ringuelet, 1975; Almirón *et al.*, 1997). El segundo grupo, llamado “Peces Australes”, es muchísimo más pobre en número de especies que el anterior (sólo un 2% del total se encuentra en esta región). Estos peces poseen una distribución más restringida, habitan desde el norte de la Patagonia argentina hasta el extremo sur del continente sudamericano. Algunas especies se encuentran relacionadas filogenéticamente con peces de Australia y Nueva Zelanda (Ringuelet, 1975).

Argentina posee 438 especies de peces, de las cuales 71 son endémicas. Estas últimas pertenecen a los órdenes Characiformes (24), Siluriformes (35), Gymnotiformes (2), Cyprinodontiformes (5) y Perciformes (5) (véase López y Miquelarena, 2005). En cuanto a la riqueza de especies, ésta está concentrada en el noreste de Argentina, en las

cuencas de los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay, dentro de lo que se denomina Subregión Brasilica, en tanto que la Subregión Austral tiene una ictiofauna paupérrima (Ringuelet, 1975).

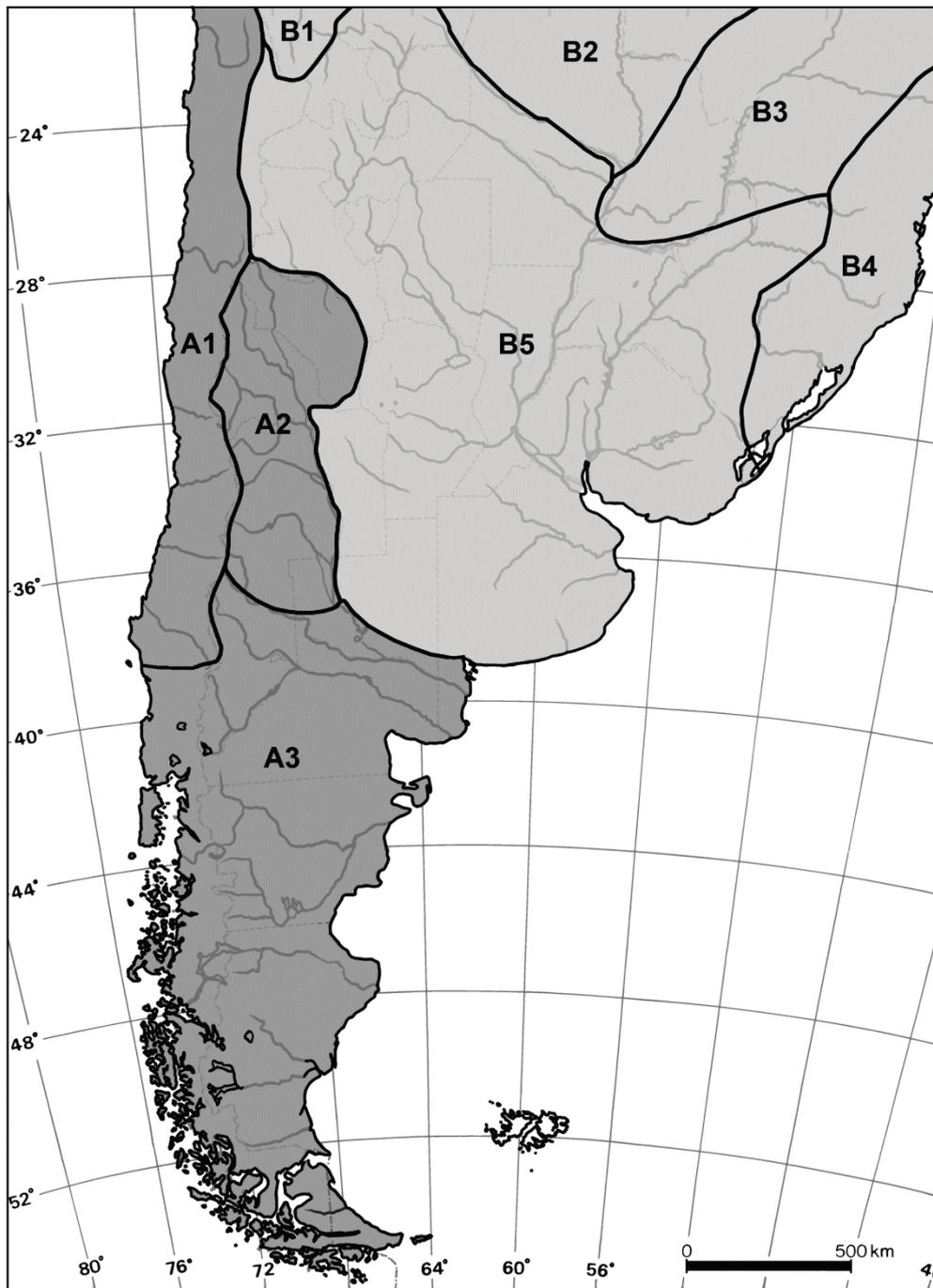


Figura 1. Ictiogeografía continental del extremo austral de América del Sur (Ringuelet, 1975 modificado por Arratia, 1997). A1-A3: Subregión Austral; A1, Provincia Chilena; A2, Provincia Cuyana; A3, Provincia Patagónica. B1-B5: Subregión Brasilica; B1, Provincia Titicaca; B2-B4, Dominio Paranaense; B2, Provincia del Alto Paraguay; B3, Provincia del Alto Paraná; B4, Provincia de los ríos costeros del sudeste de Brasil; B5, Provincia Parano-platense.

Los registros de peces fósiles sudamericanos no son escasos, pero a diferencia de lo que sucede con mamíferos y aves, no están concentrados en Argentina (Cione y Báez, 2007). El único análisis extenso de los materiales fósiles del sur de América del Sur fue realizado por Arratia y Cione (1996).

El conocimiento de la distribución geográfica de estos organismos, tanto en el pasado como en la actualidad, es un paso necesario para evaluar los valores de la biodiversidad y las tendencias de ésta a lo largo del espacio nacional y en el tiempo.

Esta contribución constituye el primer estudio detallado desde el punto de vista sistemático y biogeográfico de los peces del Cuaternario de la Argentina, con especial énfasis en aquellos de la región Chaco-Pampeana. Los nuevos aportes a la composición taxonómica de las paleofaunas aquí sintetizados posibilitan avanzar en la elaboración y ajustes de hipótesis paleobiogeográficas y paleoambientales previas para el Cenozoico de América del Sur.

1.1 *Objetivos*

Objetivo general

Establecer la composición, las distribuciones geográfica y estratigráfica y la evolución de los componentes de la ictiofauna continental cuaternaria de Argentina, con énfasis en aquéllos de la región Chaco-Pampeana.

Objetivos particulares

- Identificar los componentes de la ictiofauna continental cuaternaria de Argentina, en particular aquéllos de la región Chaco-Pampeana.
- Establecer la distribución geográfica de los peces fósiles continentales durante el Cuaternario.
- Determinar la distribución estratigráfica de los peces fósiles continentales durante el Cuaternario y la antigüedad de los niveles portadores a través de bioestratigrafía mamaliana (*sensu* Cione y Tonni, 2005).
- Identificar los cambios corológicos ocasionados por las notables modificaciones climáticas globales y locales del fin del Cenozoico.
- Identificar la evolución y antigüedad de las palecuencas en las que vivieron los peces.

- Comparar la respuesta de los peces a los cambios ambientales en relación a los otros grupos de animales y plantas.
- Establecer edades mínimas de las especies de peces vivientes.
- Describir los distintos patrones de micro y macro-ornamentación en huesos dérmicos, escamas y radios de aletas para establecer una base de evaluación futura de su valor taxonómico.

1.2 *Hipótesis*

- Los cambios climático-ambientales del fin del Cenozoico no produjeron eventos cladogenéticos.
- Los cambios climático-ambientales del fin del Cenozoico produjeron extinciones.
- Los cambios climático-ambientales del fin del Cenozoico ocasionaron modificaciones en la distribución de muchos grupos de peces.
- Existen algunas asociaciones no análogas¹ (*sensu* Graham *et al.*, 1996) de peces en el Cuaternario.
- Los patrones de micro y macro-ornamentación en huesos dérmicos, escamas y espinas de aletas tienen significación taxonómica.

¹ Asociaciones no análogas se refiere a especies cuyas áreas extremas de distribución hoy se encuentran separadas por centenares de kilómetros, convivieron en momentos pasados. Estas asociaciones se las llamó también intermezcladas, disarmónicas, mezcladas, en mosaico y extraprovinciales.

Capítulo 2. Antecedentes

2.1 Estado actual del conocimiento de los peces cenozoicos de Argentina

El sur de América del Sur, incluyendo Argentina, Chile y Bolivia, tiene un registro importante y diverso de peces fósiles desde el Mesozoico hasta el Cenozoico. Sin embargo, la información taxonómica varía entre localidades de la misma edad, así como también entre diferentes períodos geológicos y entre los ambientes marinos o dulceacuícolas (Arratia y Cione, 1996). Los estudios paleontológicos y estratigráficos del sur del continente sudamericano comenzaron con los aportes de D'Orbigny (1842) y Darwin (1846); sin embargo el estudio de peces fósiles comenzó más tarde, principalmente con los trabajos de Bravard (1858), Ameghino (1898-1903), Woodward (1897, 1900) y Cockerell (1925).

En Argentina, el registro édito de peces continentales cenozoicos no es muy extenso. El estudio de los peces fósiles del Cenozoico en el país se inició con los trabajos de Bravard (1858), Alessandri (1896), Woodward (1897, 1900), Ameghino (1898, 1899, 1900-1903, 1904, 1906, 1916), Leriche (1907) y Cockerell (1925, 1936). Además, otros autores como por ejemplo Cabrera (1944), Rusconi (1946, 1947, 1948, 1949, 1952), Bordas (1943, 1944) y Dolgopol de Sáez (1939, 1940, 1941, 1949) describieron peces fósiles.

En el registro del Cenozoico argentino casi todos los peces fósiles continentales son teleósteos, a excepción de los neoseláceos y dipnoos (véase Cione y Báez, 2007). A continuación se detalla brevemente del conocimiento que se tiene sobre peces fósiles continentales en las distintas épocas del Cenozoico de Argentina (véase Tabla 1).

Paleoceno

Los peces dulceacuícolas cenozoicos más antiguos proceden del noroeste, de las provincias de Salta y Jujuy. En las sucesivas formaciones Mealla y Maíz Gordo se registraron un supuesto ciprinodontiformes (“*Cyprinodon (?) primulus*”) y los primeros siluriformes calíctidos (*Corydoras revelatus*), respectivamente (véase Cockerell, 1925, 1936). Recientemente, se ha confirmado que *Corydoras revelatus* pertenece a ese género en base a estudios filogenéticos muy completos (Reis, 1998). La especie *Cyprinodon (?) primulus* está fundada sólo en escamas aisladas y correspondería a un *nomem vanum* ya que no es posible determinar una especie ni el género con ese material

(véase Cione y Báez, 2007); aunque no se descarta que correspondan al orden Cyprinodontiformes.

Eoceno

Fernández *et al.* (1973) describieron placas dentarias indistinguibles de la especie viviente de pez pulmonado *Lepidosiren paradoxa* procedentes de la Formación Lumbrera, provincia de Jujuy. Para esta Formación también se han registrado siluriformes y ciprinodontiformes (por ejemplo Poeciliidae indet.) indeterminados (Arratia y Cione, 1996) y tres cíclidos, *Proterocara argentina*, *Gymnogeophagus eocenicus* y †*Plesioheros chauliodus* (49.9Ma.) (véase Malabarba y Malabarba, 2008; Malabarba *et al.*, 2006, 2010, 2014). Estos cíclidos fueron datados en ~48.6 Ma. (Eoceno temprano), y constituyen los más antiguos conocidos en América del Sur, habiendo otro (*Mahengechromis*) de edad similar (46 Ma.) en África (véase Murray, 2000, 2001). La presencia de *Gymnogeophagus eocenicus* y *Plesioheros chauliodus* provee la edad mínima de divergencia para los dos clados más diversos de cíclidos neotropicales y posiblemente dos calibraciones fuertes dentro de la familia (Malabarba *et al.*, 2014).

Existen varias hipótesis acerca del origen y la dispersión de los cíclidos, tales como la divergencia por vicariancia (modelo de vicariancia para explicar la distribución actual de los cíclidos modernos) durante la fragmentación de Gondwana en el Cretácico (véase López-Fernández *et al.*, 2013), y la dispersión transoceánica post-gondwánica (véase Friedman *et al.*, 2013).

Es evidente, y a pesar de una serie de estudios recientes, que el tiempo de origen de los cíclidos sigue sin estar claro. Debido a su excelente estado de conservación, colocación filogenética bien soportado, y su temprana edad, los cíclidos de Lumbrera proporcionan una adición extraordinaria para el registro fósil que debería desempeñar un papel central en la ampliar nuestra comprensión de la edad de los cíclidos (Malabarba *et al.*, 2014).

En el noroeste de Patagonia (provincia de Chubut) en la Formación Laguna del Hunco (Eoceno temprano), dos bagres fueron descritos por Dolgopól de Sáez (1941). Esta autora los asignó a dos nuevas especies: *Arius* (?) *argentinus* y †*Bachmannia chubutensis*. Sin embargo, Azpelicueta y Cione (2011), consideran que la primera es un sinónimo junior de la segunda.

En los sedimentos lacustres de la Formación Cañadón Hondo, cerca del Golfo de San Jorge, se han colectado percas criollas (Percichthyidae). Se describieron casi simultáneamente dos especies: *Percichthys hondoensis* y *Guayquichthys feruglioi*, la segunda sinónimo junior de la primera (Arratia, 1982; Cione, 1986a; Arratia y Cione, 1996).

Oligoceno-Mioceno

En sedimentos marinos relacionados a la transgresión marina Atlántica (“Mar Patagónico”) de la Formación Chenque en la localidad Rada Tilly, provincia de Chubut, Argentina, se han registrado restos indeterminados pertenecientes a la familia Moridae. Estos materiales constituyen el primer registro fósil de un Gadiforme en Argentina, y los primeros materiales fósiles de la familia (véase Bogan y Agnolin, 2011a).

Mioceno

Los restos de la Formación Anta (Mioceno medio) de la Quebrada de La Yesera (provincia de Salta, Argentina) corresponden a ejemplares excepcionalmente preservados de sardinas (Clupeidae) y chanchitas (Cichlidae) (Bardack, 1961). Bardack (1961) identificó una especie de Clupeidae (*Austroclupea zuninoi*) y a dos especies de Cichlidae (*Aequidens saltensis* y *Acaronia longirostrum*). El nuevo género de sardina se basó en una combinación de caracteres craneanos y poscraneanos que fueron revisados y comparados con formas vivientes por Cione *et al.* (1998). Los cíclidos sufrieron revisiones posteriores realizadas por Casciotta y Arratia (1993) quienes determinaron géneros y especie nuevas (*Paleocichla longirostrum* y *Proterocara argentina*), y cf. *Chenichla*, cf. *Gymnogeophagus*, que se encuentran entre los cíclidos fósiles mejor descritos (Arratia y Cione, 1996; Malabarba *et al.*, 2006; véase Kullander, 1998). En dicha formación también se han reportado fósiles asignados a Cynodontidae indet. y Sciaenidae indet. (véase Cione y Casciotta, 1995).

En las provincias de Salta, Tucumán y La Rioja, en las formaciones Río Salí y San José, se registraron peces ciprinodontiformes asignados a la familia Poeciliidae (Faveri, 1978). Estos peces son muy comunes en la actualidad en aguas salobres y dulces del continente. Otros ciprinodontiformes del Mioceno de América del Sur han sido asignados a la familia Anablepidae, un grupo ampliamente distribuido en el

continente (es el caso de la especie *Carrionellus diumortus* de Ecuador; véase Costa, 1998).

En Puesto Galván (noroeste de Patagonia), en capas de la Formación Ñirihuau (Mioceno temprano), se conocen pejerreyes y percas criollas (Bocchino, 1971; Cione, 1986a; Arratia y Cione, 1996). El material de pejerreyes fue asignado a una especie viviente marina del Pacífico (*Basilichthys* aff. *regius*) por Bocchino (1971). Bocchino (1971) también identificó dos supuestos taxones marinos: un pez vela (*Istiophorus* sp.) y una anchoa (Engraulidae indet.). Dyer (1998), basado en la descripción original de Bocchino, considera que el pejerrey debe incluirse en el género *Odontesthes*. Percas del género *Percichthys* también se conocen de niveles diatomíticos lacustres miocenos medios de la Formación Collón Curá, cerca de Ingeniero Jacobacci (provincia de Río Negro; Arratia y Cione, 1996). Una supuesta especie de siluriforme (*Propygidium primaevus*) fue descrita en una localidad relativamente próxima, Cerro David, en la Formación Ñirihuau (Bocchino, 1964). La autora asignó el material, el cual está pobremente preservado, a la familia Trichomycteridae (originariamente Pygididae). Sin embargo, Cione y Torno (1988) concluyeron que corresponde a un acantopterigio, más precisamente a una perca criolla (Percichthyidae).

En la localidad de Puesto Picavea, en la provincia de Río Negro, Argentina, afloran sedimentos de la Formación Gran Bajo del Gualicho (Mioceno temprano-medio) donde se han registrado restos de siluriformes de la familia Ariidae (*Genidens ancestralis*) (véase Bogan y Agnolin, 2011b).

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

Las capas que registran la mayor diversidad y número de peces continentales en el Cenozoico de Argentina corresponden a los afloramientos en la provincia de Entre Ríos de la base de una unidad litoestratigráfica desarrollada en cauces (el “Conglomerado Osífero” o “Mesopotamiense” de la Formación Ituzaingó), excavados en los sedimentos marinos de la Formación Paraná. Allí fueron colectados numerosos especímenes de siluriformes y caraciformes que incluyen lo más conspicuo de la fauna de peces de agua dulce Neotropical (véase Cione, 1978, 1986a; Arratia y Cione, 1996; Cione y Casciotta, 1997; Cione *et al.*, 2000, 2003, 2005b, 2009; Cione y Azpelicueta,

2013; Cione *et al.*, 2013).

En la Fm. Paraná se han reportados restos de *Pogonias cromis* (véase Cione y Torno, 1984), mientras que en la Fm. Ituzaingó muchos grupos de Siluriformes típicos del continente: sorubiminos (Sorubiminae indet.), pimelodinos (*Pimelodus* sp.), loricáridos (*Hypostomus* sp.), calíctidos, áridos, dorádidos, auqueniptéridos (Pereyra, 1988). Cabe destacar, que el bagre *Silurus agassizi* Bravard, 1858, no fue descrito ni ilustrado y debe ser considerado *nomem nudum* (Cione, 1986a, Cione *et al.*, 2000, 2005b).

Por otra parte, también se han identificado varias familias de caraciformes, Characidae, Serrasalminidae y Cynodontidae. Una novedad importante es el hallazgo de una forma intermedia entre los serrasálmidos denominados pacúes y las pirañas (Cione *et al.*, 2009). Gosline (1951) había propuesto una hipótesis de origen de las pirañas que planteaba la desaparición de la doble hilera de dientes generalizada de los carácidos por intercalación de los dientes posteriores con los anteriores, el achatamiento de los dientes y el desarrollo de un mecanismo de ensamblaje que produjo la formidable dentadura en cizalla de estos peces. El presente hallazgo confirma esa teoría. El serrasálmido *Colossoma macropomum* se encuentra tanto en la Formación Ituzaingó y también en el Grupo La Venta (Mioceno medio de Colombia; Lundberg *et al.*, 1986, 1988). Esos registros corroboran las relaciones biogeográficas postuladas para otros elementos faunísticos (e.g., cocodrilos, triquéquidos, cetáceos). Dientes caniniformes de la familia Cynodontidae indet. (Characiformes), fueron descritos del “Conglomerado Osífero” (Cione y Casciotta, 1997). En la Fm. Ituzaingó también se ha reportado *Leporinus scalabrinni* (véase Bogan *et al.*, 2012b). Además, Cione y Azpelicueta (2013) dieron a conocer el primer registro del género *Salminus* (†*Salminus noriegai*) hallado en los mismos sedimentos. Esta especie no se encuentra en la actualidad y constituye un taxón extinto.

También se han identificado placas dérmicas asignadas a rayas de agua dulce de la familia Potamotrygonidae, endémica del continente (Deynat y Brito, 1994, Brito y Deynat, 2004).

Un diente descrito en el siglo XIX como asignable al Ginglymodi *Lepisosteus* corresponde en realidad a un Crocodylia indeterminado (Cione, 1986a). El último registro cierto de Ginglymodi en Sudamérica es del Cretácico de Argentina (Cione, 1987; Arratia y Cione, 1996 y Bolivia, Gayet y Meunier, 1998).

Plioceno

Percíctidos (*Plesiopercichtys dimartinoi*), caraciformes indeterminados y bagres asignados a la subfamilia Trichomycterinae han aparecido en capas fluviales de la Formación Monte Hermoso (véase Cione y Tonni, 1995a,b; Cione y Tonni, 1996, Bogan y Agnolin, 2009, Tomassini, 2012, Tomassini *et al.*, 2013; Agnolin *et al.*, 2014) en los acantilados marinos cercanos a Bahía Blanca, provincia de Buenos Aires. Son los únicos peces pliocenos, tanto marinos como continentales, conocidos de Argentina.

Pleistoceno

En el año 1898 Ameghino da a conocer “*Pimelodus* o género parecido” e *Hypostomus* cf. *commersoni**² en la Formación Pampeana. Cione *et al.* (1982, 1986) reporta restos de *Pimelodella* cf. *laticeps*; *Rhamdia* cf. *quelen*; *Corydoras* cf. *paleatus* para el Miembro Guerrero de la Formación Luján.

En el cauce del río Sauce Grande, cerca de Bahía Blanca, afloran sedimentos correspondientes al Pleistoceno medio/tardío (Cione y López-Arbarello, 1995; Cione y Tonni, 2005). En éstos se detectó una mezcla de peces brasílicos con australes: los calíctidos *Corydoras* y *Callichthys* y el pimelódido *Pimelodella* con el percíctido *Percichthys*. Ni *Percichthys* ni *Callichthys* habitan la zona actualmente. El conjunto de los vertebrados (incluyendo tetrápodos) es una asociación no análoga.

Bogan *et al.* (2008, 2010) mencionan varios restos de peces fósiles (*Hypostomus* sp.; cf. *Corydoras* sp.; cf. *Pimelodus albicans*; *Rhamdia* sp.) en el Pleistoceno Superior de las barrancas del río Salto en la localidad de Salto, Buenos Aires.

Bogan *et al.* (2009a,b,c) y Bogan y Cenizo (2008) dan a conocer varios restos fósiles pertenecientes a los órdenes Atheriniformes (Sorgentinini indet., *Odontesthes* sp.), Cyprinodontiformes (*Jenynsia* sp.), Perciformes (*Micropogonias furnieri*) y Characiformes (*Oligosarcus* sp.) en el Pleistoceno medio de la localidad de Centinela del Mar, Buenos Aires. Otros registros fósiles de pejerreyes sudamericanos se restringen a localidades de edad miocena: Puerto Galván en Argentina (Bocchino, 1971) y Cerro La Mina y El Tallón en Chile (Rubilar, 1994) y en la Formación Cubagua en Venezuela (Aguilera, 2010).

² Materiales no hallados en la Colección Ameghino del Museo de Ciencias Naturales, probablemente se han perdido.

Holoceno

Algunos peces continentales holocenos descritos provienen de los sedimentos marinos de la Formación Las Escobas, cerca de la localidad de La Plata, provincia de Buenos Aires, donde se han encontrado restos del perciforme *Pogonias cromis* y unos pocos dientes de la boga *Leporinus* (véase Tonni y Cione, 1984). Especies de *Leporinus* habitan actualmente las aguas dulces en las cercanías, mientras que *Pogonias cromis* es un pez anfibiótico y llega a aguas salobres de la zona.

Se han hallado restos de cf. *Hoplias*, *Pimelodella* sp., *Corydoras* cf. *paleatus*, Callichthyidae indet. en una unidad indeterminada correspondiente al Holoceno inferior, en barrancas del río Luján, Partido de Mercedes (Lezcano *et al.*, 1993).

Bogan *et al.* (2012a) dan a conocer vértebras caudales asignadas tentativamente a la anguila criolla *Synbranchus marmoratus* en la Formación Río Bermejo, en una localidad cercana a la localidad de Mansilla, provincia de Formosa.

Cione *et al.* (1979) reportan restos de cf. *Hoplosternum*, *Pimelodus* cf. *albicans*, Doradidae indet., *Hoplias malabaricus*, *Prochilodus lineatus* y *Synbranchus marmoratus* en un sitio arqueológico de la provincia de Santiago de Estero, Argentina.

Por lo antes expuesto, resulta que el registro de peces continentales cuaternarios es muy pobre en comparación con la riqueza extraordinaria de la ictiofauna sudamericana actual y comparado con otros períodos. Los sitios con peces fósiles cuaternarios se encuentran concentrados en la región Pampeana, principalmente en la provincia de Buenos Aires debido a la cantidad de prospecciones realizadas allí (Figura 2).

Por otra parte, muchas contribuciones sobre la paleoictiología de otros países de América del Sur han sido trascendentes para comprender la evolución de nuestra ictiofauna cenozoica (véase Lundberg *et al.*, 1998; Rubilar, 1994; Malabarba, 1998a, véase Arratia y Cione, 1996).

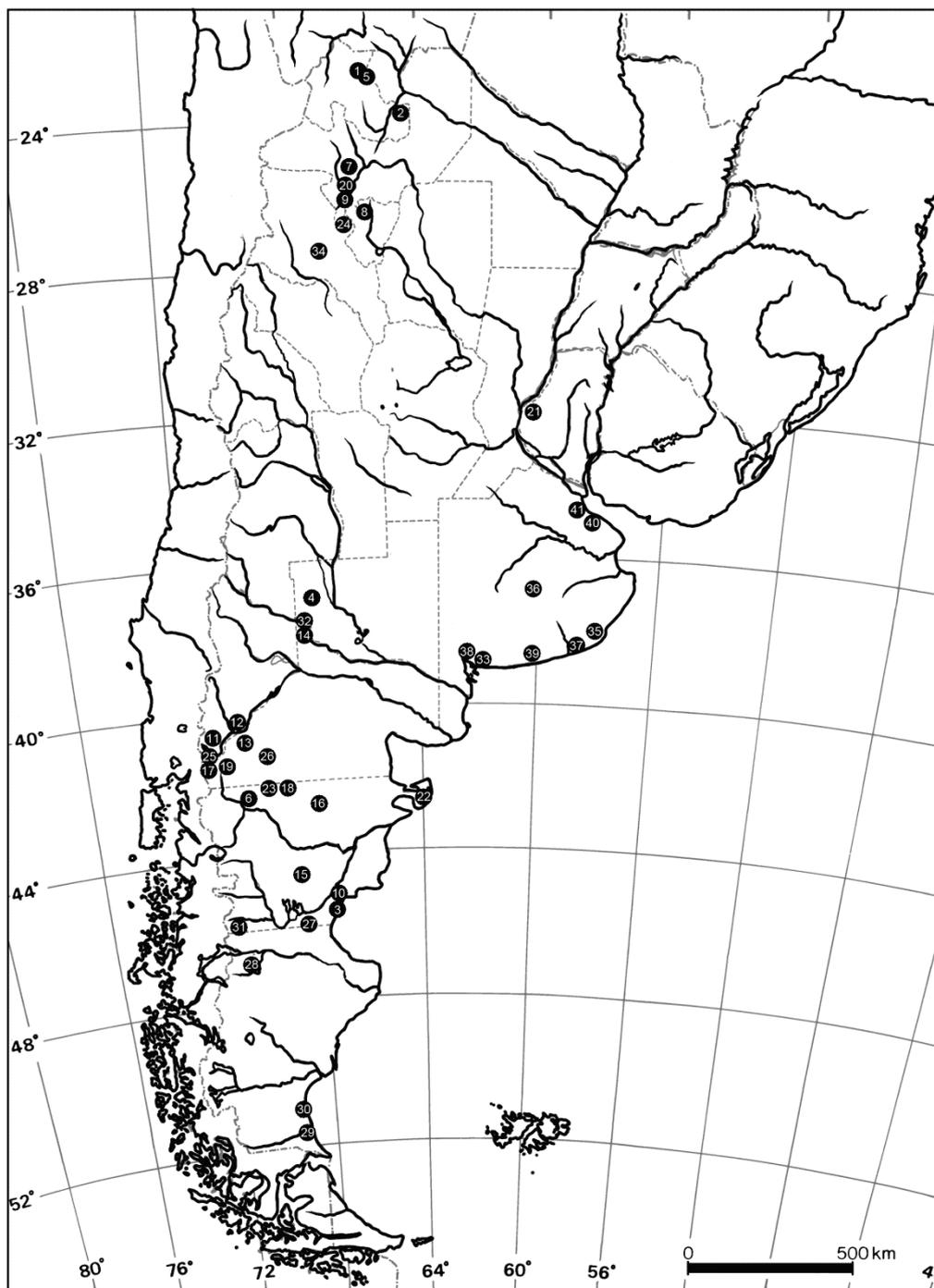


Figura 2. Ubicación geográfica de las principales localidades fosilíferas cenozoicas argentinas. 1, Mina Aguilar; 2, Arroyo Abra del Trigo; 3, Punta Peligro; 4, Puelén; 5, Sierra del Mal Paso; 6, Laguna del Hunco; 7, Estancia Pampa Grande; 8, Río Loro-Río Siambón-Río de los Planchones; 9, Alemania; 10, Cañadón Hondo; 11, Pampa de Jones o Nahuel Huapi Este; 12, Confluencia; 13, Río Pichileufu; 14, Aguará; 15, Rinconada de los López (Scarritt Pocket); 16, Puesto Baibián; 17, Valles del Ñirihuau, Villegas, Pichileufu; 18, Mina Cushamen; 19, Cerro Carbón; 20, Quebrada de la Yesera; 21, Paraná; 22, Península Valdés; 23, Puesto Galván; 24, Valle de Santa María; 25, Las Bayas-Cerro David; 26, Ingeniero Jacobacci; 27, Gran Barranca; 28, Río Pinturas; 29, Río Coyle; 30, Río Gallegos; 31, Laguna Blanca; 32, Barranca de los Loros; 33, Pehuén-Co; 34, Puerta del Corral Quemado; 35, Chapadmalal; 36, Arroyo del Azul; 37, Paso Otero (río Quequén Grande); 38, Bajo San José; 39, (Cascada del Paleolama) Río Quequén Salado; 40, Alrededores de Buenos Aires; 41, Laguna Los Tres Reyes (modificado de Cione y Báez, 2007).

2.2 Comentarios sobre el registro de los peces

Composición faunística

Los peces continentales más antiguos que se registran en el Cenozoico de Argentina son los poecílidos de la Fm. Maíz Gordo (Paleoceno) y los calíctidos de la Fm. Mealla (Paleoceno). Los peces registrados en las formaciones Maíz Gordo, Mealla, Lumbreira y Anta se encuentran en áreas que no habitan en la actualidad (Fernández *et al.*, 1973; Cione, 1978; Arratia y Menu-Marque, 1984), esto indica variaciones de altitud y consecuente cambio en las condiciones ambientales. La ictiofauna de la Formación Ituzaingó está dentro del área de distribución actual, al igual que los percíctidos de la Formación Ñirihuau y los bagres de la Formación Luján.

De acuerdo con Cione y Báez (2007), solamente el 37,5% de los peces continentales cenozoicos reportados en Argentina ha sido identificado a nivel específico y 57,5% a nivel genérico, debido a que muchos materiales son fragmentarios o aun no han sido estudiados. El 5% restante ha quedado indeterminado a nivel superior. Los osteictios corresponden un 57% del registro cenozoico de Argentina, en tanto que el 43% corresponde a condriictios. Los osteictios marinos son el 73%, los peces pulmonados constituyen el 1,2%. El 25,8% restante está integrado exclusivamente por teleósteos (Arratia y Cione, 1996).

Tal como sucede en la actualidad, los peces de agua dulce predominantes son los ostariofisos. Debido a causas tafonómicas, los siluriformes están mejor representados. Los bagres tienen huesos robustos, fácilmente preservables (Cione y Báez, 2007). Hasta la actualidad los órdenes con representación fósil en el Cuaternario de Argentina son: Siluriformes (Pimelodidae, Heptapteridae, Callichthyidae, Loricariidae), Characiformes (Characidae, Erythrinidae, Anostomidae), Perciformes (Percichthyidae, Sciaenidae), Atheriniformes (Atherinopsidae), Cyprinodontiformes (Anablepidae), Synbranchiformes (Synbranchidae) (Tabla 1).

Asociaciones de peces fósiles

En la región Chaco- Pampeana hay varias localidades cuaternarias con peces. La mayoría de los taxones habitan el área en la actualidad, salvo la presencia de *Percichthys* (Percichthyidae) más al norte de su distribución y de *Callichthys* (Callichthyidae) más al sur de su distribución actual en Bajo San José (Cione y Báez, 2007).

Tabla 1. Distribución cronológica de los taxones ícticos revisados del Cenozoico de Argentina.

TAXÓN	PALEOCENO	EOCENO	OLIGOCENO	MIOCENO	PLIOCENO	PLEISTOCENO	HOLOCENO
<i>Lepidosiren paradoxa</i>		Fm. Lumbrera					
<i>Austroclupea zuninoi</i>				Fm. Anta			
† <i>Plesioheros chauliodus</i>		Fm. Lumbrera					
<i>Proterocara argentina</i>		Fm. Lumbrera					
<i>Gymnogeophagus eocenicus</i>		Fm. Lumbrera					
cf. <i>Gymnogeophagus</i>				Fm. Anta			
<i>Aequidens saltensis</i>				Fm. Anta			
cf. <i>Chenichla</i>				Fm. Anta			
<i>Paleocichla longirostrum</i>				Fm. Anta			
<i>Cyprinodon</i> (?) <i>primulus</i>	Fm. Mealla						
<i>Jenynsia</i> sp.						Centinela del Mar	

continuación

Poeciliidae indet.		Fm. Lumbrera		Fm. San José Fm. Río Salí			
Moridae indet.			Fm. Chenque				
<i>Bachmannia chubutensis</i>		Fm. Laguna Hunco					
<i>Genidens ancnstralis</i>				Fm. Gran Bajo del Gualicho			
Ariidae indet.				Fm. Ituzaingó			
Trichomycterinae indet.					Fm. Monte Hermoso		
<i>Corydoras revelatus</i>	Fm. Maíz Gordo						
<i>Corydoras</i> cf. <i>paleatus</i>						Estancia La Moderna (Fm. Luján)	río Luján (M. J. García)
<i>Corydoras</i> sp.						Bajo San José y río Salto	
<i>Callichthys</i> sp.						Bajo San José	
cf. <i>Hoplosternum</i>							El Veinte
Callichthyidae indet.				Fm. Ituzaingó			río Luján (M. J. García)

continuación

<i>Hypostomus</i> sp.				Fm. Ituzaingó		río Salto	
Loricariidae indet.				Fm. Puerto Madryn Fm. Ituzaingó			
<i>Rhamdia</i> cf. <i>quelen</i>						Paso Otero (Fm. Luján)	río Luján (M. J. García)
<i>Rhamdia</i> sp.						río Salto	
<i>Pimelodella</i> cf. <i>laticeps</i>						Estancia La Moderna (Fm. Luján)	río Luján (M. J. García)
<i>Pimelodella</i> sp.						Bajo San José	
<i>Pimelodus</i> sp.				Fm. Puerto Madryn Fm. Ituzaingó			
cf. <i>Pimelodus albicans</i>						río Salto	El Veinte
Sorubiminae indet.				Fm. Ituzaingó			
Auchenipteridae indet.				Fm. Ituzaingó			

continuación

Doradidae indet.				Fm. Ituzaingó			El Veinte
Siluriformes indet.		Fm. Lumbrera					
<i>Percichthys hondoensis</i>		Fm. Cañadón Hondo					
<i>Percichthys</i> sp.				Fm. Ñirihuau Fm. Collón Curá		Bajo San José	
<i>Plesiopercichtys dimartinoi</i>					Fm. Monte Hermoso		
<i>Pogonias cromis</i>				Fm. Paraná			Fm. Las Escobas
<i>Micropogonias furnieri</i>						Centinela del Mar	
Sciaenidae indet.				Fm. Anta			
Perciformes indet.				Fm. Puerto Madryn			
<i>Odontesthes</i> indet.				Fm. Ñirihuau		Centinela del Mar	
Sorgentinini indet.						Centinela del Mar	
<i>Colossoma macropomum</i>				Fm. Ituzaingó			
† <i>Salminus noriegai</i>				Fm. Ituzaingó			

continuación

<i>Hoplias malabaricus</i>							El Veinte
cf. <i>Hoplias</i>							río Luján (M. J. García)
<i>Leporinus scalabrinni</i>				Fm. Ituzaingó			
<i>Leporinus</i> sp.							Fm. Las Escobas
Cynodontidae indet.				Fm. Anta Fm. Ituzaingó			
<i>Prochilodus lineatus</i>							El Veinte
<i>Oligosarcus</i> sp.						Centinela del Mar	
Characiformes indet.					Fm. Monte Hermoso		
cf. <i>Synbranchus marmoratus</i>							Fm. Río Bermejo El Veinte

Capítulo 3. Materiales y métodos

Para el desarrollo de este trabajo de tesis doctoral y por consiguiente cumplimentar los objetivos propuestos se llevaron a cabo una serie de tareas detalladas a continuación:

En primera instancia, se realizó una búsqueda bibliográfica exhaustiva a fin de reunir información geográfica, geológica, estratigráfica y paleontológica disponible del Cuaternario de Argentina, además de peces actuales de la región.

Las tareas de campo consistieron en la realización de varias campañas de prospección de yacimientos conocidos en las provincias de Entre Ríos y Santa Fe. Mediante estas campañas se buscó reconocer las distintas formaciones presentes en ambas provincias y que afloran en las distintas localidades de donde se reportan y describen los hallazgos paleontológicos.

Además de las tareas paleontológicas, se realizaron tareas de colecta de materiales actuales con el fin de obtener una colección osteológica de comparación de peces actuales de la región Chaco-Pampeana. Este muestreo se hizo principalmente en base a los taxones encontrados en el registro fósil. Para la confección de dicha colección, se identificaron sistemáticamente los ejemplares con la ayuda de trabajos éditos (e.g., Ringuélet *et al.*, 1967; Almirón *et al.*, 2008), luego se prepararon con distintos métodos de acuerdo a los requerimientos: cocido, disección y degradación con materiales enzimáticos. Todos los materiales debidamente identificados y preparados se encuentran depositados en el CICyTTP- Diamante, Entre Ríos, Argentina.

En cuanto a las tareas de laboratorio, se estudiaron materiales osteológicos correspondientes a colecciones de peces actuales depositados en la División de Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata y en la Division of Ichthyology of Biodiversity Institute, University of Kansas (KUNHM). Se estudió en detalle la morfología de determinadas estructuras óseas (e.g., cinturas pectorales y aleta dorsal) en algunos taxones Neotropicales actuales. Para esto se efectuaron disecciones y la posterior descripción detallada de los elementos de la cintura pectoral y aleta dorsal, complementadas con ilustraciones (fotografías y dibujos).

Los estudios de peces fósiles del Cuaternario de la región Chaco-Pampeana estuvieron centrados en la revisión de los ejemplares depositados en la colección de paleontología del MLP, incorporando también los hallados en las distintas campañas paleontológicas. Además se han incorporado al estudio numerosos restos óseos de peces

provenientes de distintos sitios arqueológicos en las provincias de Santiago del Estero y Buenos Aires. La totalidad de los restos estudiados incluyeron tanto materiales publicados como inéditos, éstos últimos se determinaron taxonómicamente por primera vez en esta tesis. En algunos casos, las identificaciones realizadas en la presente tesis confirmaron datos previamente publicados por otros autores.

El estudio de los restos fósiles (craneales y postcraneales) consistió en la descripción detallada de cada uno de los ejemplares acompañada de la ilustración mediante fotografías y dibujos. Las medidas fueron tomadas con un calibre marca *Mitutoyo* (precisión 0,01 mm), y los datos fueron registrados en milímetros. Además, los materiales se describieron y se clasificaron anatómica y taxonómicamente a partir de análisis morfológicos y de la comparación con otros ejemplares actuales (conservados en alcohol, teñidos y clarificados) y fósiles depositados en las colecciones de distintas instituciones. Las colecciones revisadas son las siguientes: colección osteológica de peces actuales del CICyTTP, colección de peces actuales de la división de ictiología del KUNHM, colección de comparación de peces actuales y fósiles de la División de Paleontología Vertebrados del MLP. Además, se tuvo en cuenta la información bibliográfica disponible como por ejemplo las contribuciones de Bisbal y Gómez (1986), Miquelarena, (1986), entre otros, en la determinación de los fósiles. En los casos en los que se consideró necesario o significativo, el material óseo se identificó y fotografió utilizando una lupa binocular *Nikon SMZ800*.

Para el presente trabajo de tesis se utilizó la nomenclatura anatómica utilizada por Arratia (2003) y Diogo *et al.* (2001) en la descripción de los diferentes elementos óseos presentes en teleósteos. Los datos sistemáticos de los taxones fueron consultados en el Catalog of Fishes (Eschmeyer y Fong, 2014), además se consultaron los trabajos de Liotta (2005) para la distribución de los peces en Argentina y los datos biológicos y ecológicos de las especies fueron tomados de Casciotta *et al.* (2005) y Almirón *et al.* (2008).

Se elaboró un listado faunístico de los peces fósiles actualizado utilizando todos los ejemplares que contaban con datos precisos de procedencia geográfica y estratigráfica y se comparó con la información previa conocida para el Cuaternario. A partir de ello se incorporaron estos datos al esquema bioestratigráfico propuesto por Cione y Tonni (2005).

3.1 Abreviaturas institucionales

CICyTTP, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción, Diamante, Entre Ríos, Argentina.

KUNHM, Division of Ichthyology, Natural History Museum, University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA.

MFA-PV, Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino”, Colección Paleontología de Vertebrados, Santa Fe, Argentina.

MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

MMCIPAS, Museo Municipal “José F. Bonaparte” Centro de Investigaciones Paleontológicas y Arqueológicas de Salto, provincia de Buenos Aires, Argentina.

PVE-F, colección de paleontología de Museo de Ciencias Naturales de Villa Escolar, Formosa, Argentina.

3.2 Materiales estudiados

Peces actuales de comparación

ORDEN CHARACIFORMES

Familia Characidae

-*Astyanax asuncionensis* (CICyTTP-V-P 11)

-*Pygocentrus nattereri* (CICyTTP-V-P 01)

-*Serrasalmus* sp. (MLP-V-P 14)

Familia Erythrinidae

-*Hoplias malabaricus* (CICyTTP-V-P 09; MLP-V-P 16, MLP-V-P 83, MLP-V-P 123)

Familia Anostomidae

-*Leporinus obtusidens* (CICyTTP-V-P 13; MLP-V-P 19)

Familia Prochilodontidae

-*Prochilodus lineatus* (MLP-V-P 03)

Familia Cynodontidae

-*Raphiodon vulpinus* (CICyTTP-V-P-04)

Familia Bryconidae

-*Salminus brasiliensis* (CICyTTP-V-P 07)

Familia Triportheidae

-*Triportheus nematurus* (CICyTTP-V-P 12)

ORDEN SILURIFORMES

Familia Auchenipteridae

-*Ageneiosus militaris* (CICyTTP-V-P 16)

-*Auchenipterus* sp. (MLP-V-P 60)

-*Trachelyopterus lucenai* (CICyTTP-V-P-14)

-*Trachelyopterus* sp. (CICyTTP-V-P-06)

Familia Callichthyidae

-*Callichthys callichthys* (KU 13715)

-*Corydoras paleatus* (MLP-V-P 52, MLP-V-P 62, MLP-V-P 79)

-*Hoplosternum littorale* (KU 41233; MLP-V-P 58)

Familia Loricariidae

-*Hypostomus* sp. (KU 41336)

-*Hypostomus commersoni* (MLP-V-P 02)

Familia Pimelodidae

-*Luciopimelodus pati* (MLP-V-P 01; MLP-V-P 70)

-*Parapimelodus valenciennis* (CICyTTP-V-P 05; KU 21804; MLP-V-P 65)

-*Pimelodus albicans* (MLP-V-P 18)

-*Pimelodus maculatus* (CICyTTP-V-P 02; MLP-V-P 21, MLP-V-P 64)

-*Pimelodus* sp. (KU 21805; MLP-V-P 66)

-*Pseudoplatystoma corruscans* (MLP-V-P 69)

-*Sorubim lima* (MLP-V-P 63)

Familia Heptapteridae

-*Pimelodella hasemani* (KU 13701)

-*Pimelodella laticeps* (MLP-V-P 61, MLP-V-P 71)

-*Pimelodella* sp. (KU 37695)

-*Rhamdia quelen* (CICyTTP-V-P-15; KU 37601, KU 21806; MLP-V-P 08, MLP-V-P 59, MLP-V-P 67, MLP-V-P 76, MLP-V-P 125)

Familia Doradidae

-*Pterodoras granulatus* (MLP-V-P 22, MLP-V-P 68)

ORDEN PERCIFORMES

Familia Sciaenidae

-*Cynoscion striatus* (MLP-V-P 78)

-*Micropogonias furnieri* (CICyTTP-V-P 08; MLP-V-P 09; MLP-V-P 93)

-*Pogonias cromis* (MLP-V-P 13, MLP-V-P 49)

ORDEN ATHERINIFORMES

Familia Atherinopsidae

-*Odontesthes bonariensis* (CICyTTP-V-P 03)

ORDEN SYNBRANCHIFORMES

Familia Synbranchidae

-*Synbranchus marmoratus* (MLP-V-P 80)

Peces fósiles estudiados

ORDEN ATHERINIFORMES

-Atheriniformes indet. (MLP 04-V-2-228, MLP 04-V-2-229, MLP 04-V-2-230, MLP 04-V-2-233, MLP 04-V-2-234, MLP 04-V-2-235, MLP 04-V-2-236, MLP 04-V-2-237, MLP 04-V-2-238, MLP 04-V-2-239, MLP 04-V-2-240, MLP 04-V-2-241, MLP 04-V-2-243, MLP 04-V-2-243, MLP 04-V-2-244)

-Sorgentinini indet. (MLP 04-V-2-226, MLP 04-V-2-227, MLP 04-V-2-231, MLP 04-V-2-232)

Familia Atherinopsidae

-*Odontesthes* sp. (MLP 04-V-2-222, MLP 04-V-2-223, MLP 04-V-2-224)

ORDEN SILURIFORMES

-Siluriformes indet. (MFA-PV 1554, MFA-PV 1555, MFA-PV 1556, MFA-PV 1557, MFA-PV 1558, MFA-PV 1559, MFA-PV 1583, MFA-PV 1584, MFA-PV 1585, MFA-PV 1589, MFA-PV 1590, MFA-PV 1591. MLP 95-IV-8 2-13)

Familia Callichthyidae

-Callichthyidae indet. (MLP 94-II-1-84, MLP 95- III-25-1)

-Callichthyinae indet. (MLP 94-II-1-87)

-*Corydoras* cf. *paleatus* (MLP 94-II-1-84, MLP 94-II-1-90, MLP 95-III-22-1, MLP 95-IV-1-13)

-*Corydoras* sp. (MMCIPAS 4340)

-*Hoplosternum littorale* (MLP 79-XI-30-42 a 50)

Familia Doradidae

-Doradidae indet. (MLP 79-XI-30-18-21, MLP 79-XI-30-22-26, MFA-PV 1546, MFA-PV 1565, MFA-PV 1566, MFA-PV 1570, MFA-PV 1567)

-*Pterodoras granulosus* (MFA-PV 1543, MFA-PV 1544, MFA-PV 1545, MFA-PV 1574, MFA-PV 1568, MFA-PV 1569, MFA-PV 1571, MFA-PV 1572, MFA-PV 1573)

Familia Loricariidae

-Loricariidae indet. (MMCIPAS 2658, MMCIPAS 3299, MMCIPAS 3709, MMCIPAS 3710, MMCIPAS 3711, MMCIPAS 3712, MMCIPAS 3713)

-*Hypostomus* sp. (MFA-PV 1541, MFA-PV 1542, MFA-PV 1561, MFA-PV 1562, MFA-PV 1563, MFA-PV 1564; MMCIPAS 1253, MMCIPAS 1506, MMCIPAS 3311, MMCIPAS 3714)

Familia Pimelodidae

-*Parapimelodus valenciennis* (MFA-PV 1552, MFA-PV 1578)

-Pimelodidae indet. (MFA-PV 1547, MFA-PV 1548, MFA-PV 1549, MFA-PV 1550, MFA-PV 1551)

-*Pimelodus albicans* (MLP 79-XI-30-30, MLP 79-XI-30-31, MLP 79-XI-30-32 a 35)

-*Pimelodus cf. albicans* (MFA-PV 1576, MFA-PV 1577, MFA-PV 1582; MMCIPAS 1263)

-*Pimelodus cf. maculatus* (MFA-PV 1553, MFA-PV 1575, MFA-PV 1579, MFA-PV 1580, MFA-PV 1581)

Familia Heptapteridae

-*Pimelodella cf. laticeps* (MLP 95- III- 24-1, MLP 95-IV-1-13)

-*Rhamdia quelen* (MMCIPAS 3886, MLP 94-II-1-82, MLP 94-II-1-86-1, MLP 95-IV-8 1)

ORDEN CHARACIFORMES

Familia Erythrinidae

-*Hoplias cf. malabaricus* (MLP 79-XI-30-08-13; MLP 95-III-26-1)

Familia Anostomidae

-*Leporinus cf. obtusidens* (MLP 83-XI-10-206, MLP 83-XI-10-207)

Familia Characidae

-*Oligosarcus cf. jenynsii* (MLP 04-V-2-318, MLP 04-V-2-319, MLP 04-V-2-230 a 342)

Familia Prochilodontidae

-*Prochilodus lineatus* (MLP 79-XI-30-36, MLP 79-XI-37-40)

Familia Bryconidae

-*Salminus brasiliensis* (MFA-PV 1560)

ORDEN CYPRINODONTIFORMES

Familia Anablepidae

-*Jenynsia multidentata* (MLP 04-V-2-225)

ORDEN SYNBRANCHIFORMES

Familia Synbranchidae

-*Synbranchus marmoratus* (PVE-F 103)

3.3 Consideraciones anatómicas

En esta sección se describe la anatomía y morfología de algunos elementos óseos que se consideran importantes en la identificación de fósiles, especialmente de los órdenes Siluriformes y Characiformes.

Terminología osteológica

-Proceso dorsal posterior del cleitro (**dpc**) [=o-cl-dp (2): proceso dorsal del cleitro, Diogo *et al.*, 2001].

-Proceso dorsal anterior del cleitro (**dpc'**) [=o-cl-dp (1): proceso dorsal del cleitro, Diogo *et al.*, 2001].

-Proceso húmero-cubital del cleitro (**hcp**) en Arratia, 2003.

- Posttemporo-supracleitro (**ppt-scl**) [=o-post-scl en Diogo *et al.*, 2001].
- Escápulo coracoides (**sc.cor**) [=o-sca-cor en Diogo *et al.*, 2001].
- Arco mesocoracoides (**m.ar**) [=mcor-ar en Diogo *et al.*, 2001].
- Puente arrector del coracoides (**cor-bri**).
- Cavidad articular del cleitro (**o-cl-mg**).
- Faceta articular de la espina pectoral (**af-pecsp**) o [=c.ar: cavidad articular, en Arratia, 2003].
- Proceso dorsal de la espina pectoral (**d.pr**).
- Proceso ventral de la espina pectoral (**v.pr**).
- Proceso anterior de la espina pectoral (**ant.pr**)
- Cuello de la espina pectoral (**Cu**)
- Surco Longitudinal de la espina pectoral (**SL**)
- Espina dorsal (**ds**) o (**d.sp**)
- Espina anterior reducida o “spinelet” (**ds1**)

Glosario de las espinas dorsal y pectoral de los siluriformes:

Anillo: ornamentación de la superficie de la espina constituida por una cresta de contorno circular y de altura variable, que rodea un orificio central que comunica con el lumen de la espina. Sobre el anillo articula un denticulo.

Antrorso: ornamentaciones orientadas hacia la parte proximal de la espina.

Ápice: punta distal de la espina.

Cuello: porción contigua a la superficie articular o cabeza de la espina, hasta la cavidad articular.

Dentado: conjunto de dientes.

Denticulo/Odontode: ornamentación de forma subcónica y de origen mixto: esmalte, secretado por la epidermis y dentina, por la dermis, con cavidad pulpar interna (Bertin, 1958). Esta cavidad se comunica con el lumen de la espina por medio de un anillo basal. El contacto entre el anillo y el denticulo está constituido por fibras de tejido conectivo.

Diente: ornamentación de perfil subtriangular que se encuentra en las superficies medial y/o anterior de la espina. En él se puede distinguir una punta aguda y una base continua con la superficie de la espina. Pueden existir más de una punta por base. Los dientes pueden tener orientaciones distintas: antrorsa, perpendicular o retrorsa.

Distal: parte de la espina alejada de la zona de articulación.

Edéntulo: sin dientes.

Cavidad articular: orificio de contorno subtriangular que comunica el lumen de la espina con el exterior. Se encuentra en la superficie medial de la espina, a la altura del cuello. En esta cavidad articula con los radiales. La cavidad articular se encuentra limitada dorsalmente por la rama dorsal y ventralmente por la rama ventral, que corresponde a los hemirradios de la espina que poseen dicha posición.

Lumen: cavidad interna de la espina, que la recorre longitudinalmente desde la cavidad articular hasta el orificio distal. También presente en el denticulo.

Orificio distal: desembocadura terminal o subterminal del lumen, generalmente en el margen medial.

Ornamentaciones: conjunto de estructuras que pueden ser encontradas en la superficie de la espina. Pueden ser: denticulos, dientes, protuberancias, surcos.

Protuberancia: ornamentación semejante al diente pero con punta roma.

Proximal: parte de la espina contigua a la zona de articulación.

Ramas (dorsal y ventral): morfológicamente se puede considerar que la espina se compone de dos mitades (hemirradios) longitudinales adosadas entre sí, que permanecen separadas sólo en su margen medial a nivel del cuello, constituyendo las ramas dorsal y ventral que delimitan la cavidad articular.

Retrorso: ornamentaciones orientadas hacia el ápice de la espina.

Surco Longitudinal: depresión de profundidad variable, estrecha y alargada, que se orienta paralela al eje mayor de la espina.

Esqueleto craneal

Los caracteres craneales han sido comúnmente considerados importantes herramientas en la identificación de varios grupos en estudios sistemáticos y taxonómicos de los teleósteos. Uno de los más recientes estudios filogenéticos de los ostariofisos (Fink y Fink, 1996) muestra numerosos caracteres que juegan un rol significativo en la evolución del grupo. De un total de 127 caracteres usados por Fink y Fink, el 36% son caracteres asociados a los huesos craneales. Sin embargo otros caracteres no craneanos soportan la monofilia de ciertas familias.

La sinapomorfia más importante de los Otophysi, que incluye a los órdenes Characiformes, Cypriniformes, Gymnotiformes, y Siluriformes, es el aparato de Weber. Este aparato es esencialmente una estructura anatómica que mejora la audición, y está formado principalmente por una doble cadena de osículos que conectan la vejiga

gaseosa con el oído interno. Entre los otofisos, los siluriformes es el grupo que presenta mayor variabilidad en la estructura del aparato de Weber (Bridge y Haddon, 1893; Chardon, 1968). Existen muchísimas descripciones del aparato de Weber en los siluriformes (véase Tilak, 1961, 1963, Sinha, 1962). Varias descripciones fueron realizadas para la familia Diplomystidae (véase Chardon, 1968; Fink y Fink, 1981; Arratia, 1987). En todos los siluriformes, los centros vertebrales 2, 3 y 4 están completamente fusionados y son indistinguibles. La fusión de los centros vertebrales también se presenta en los Cypriniformes (Vandewalle, 1874a, Chardon y Vandewalle, 1991). A excepción de algunos bagres (*Diplomystes*, *Cetopsis*, *Helogenes*) (Chardon, 1968), el quinto centro vertebral está parcialmente incorporado al aparato de Weber, a veces uno o más centros vertebrales siguientes están algo fusionados, pero se conservan las suturas.

Entre los caraciformes, los caracteres dentales son los más utilizados para diagnosticar e identificar especies. El número de dientes en la serie interna del premaxilar se ha utilizado desde Eigenmann (1917) para diagnosticar algunos géneros de carácidos (Malabarba y Weitzman, 2003). La morfología de los dientes es altamente variable entre los carácidos, principalmente en relación con el número de cúspides, y la forma de los mismos, desde cónica a multicuspidados (Malabarba, 1998). De acuerdo con Weitzman y Malabarba (1998), el número de dientes, hileras de dientes y forma de éstos son usados para definir subfamilias, géneros y especies de caraciformes. Sin embargo, los autores consideran que el uso de estos caracteres en la diagnosis de las familias, subfamilias y géneros en diversos grupos de Characidae han originado una serie de grupos polifiléticos (véase Oliveira *et al.*, 2011). Entre los caracteres utilizados para delimitar linajes dentro de los Characidae se encuentran: la ausencia del hueso supraorbital, la aparición de la arteria hioides desde el ceratohial anterior próximo a la articulación del hueso con la que ceratohial posterior, la presencia de cuatro dientes en la fila interna de la premaxila (véase Oliveira *et al.*, 2011; Mirande, 2010; Malabarba y Weitzman, 2003). Oliveira *et al.* (2011) confirma la monofilia de la familia Characidae tanto por evidencia molecular como por evidencia morfológica. De este modo, la presencia del supraorbital es una condición primitiva en Characidae, y se encuentra en especies de *Brycon*, *Bryconops*, *Salminus*, *Triportheus*, *Lignobrycon*, *Clupeocharax* y *Engraulisoma*.

Entre las características más distintivas de los siluriformes se encuentran: el cráneo (véase Figuras 3 y 4), que es generalmente deprimido dorso-ventralmente. El

techo craneano está formado por los huesos epióticos, extraescapular, parieto-supraoccipital, pteróticos, esfenóticos, frontales, parietales, etmoides laterales y mesetmoides. La superficie de esos huesos puede ser lisa (e.g., *Diplomystes*, *Heptapterus*, tricomictéridos), o pueden estar ornamentados con crestas, ranuras y fosas (e.g., *Arius*, *Clarias*, *Parapimelodus*) o cubiertos por pequeños odontodes (e.g., *Otocinclus*). Una, dos o más fontanelas pueden ser encontradas entre los frontales y el parieto-supraoccipital (e.g., *Diplomystes camposensis*, *Heptapterus mustelinus*), algunos taxones no poseen fontanelas. El mesetmoides es característicamente aplanado y se une al premaxilar. Además, los huesos hiomandibular, cuadrado, preopérculo, opérculo, y dientes mandibulares son de fácil identificación en el cráneo de siluriformes por su forma y posición. Además, el esqueleto craneal de los bagres ha perdido o se han fusionado varios huesos en comparación con otros ostariofisos (véase Daget, 1964; Alexander, 1965; Arratia y Schultze, 1991; Arratia, 1992; Adriaens y Verraes, 1997a,b; 1998).

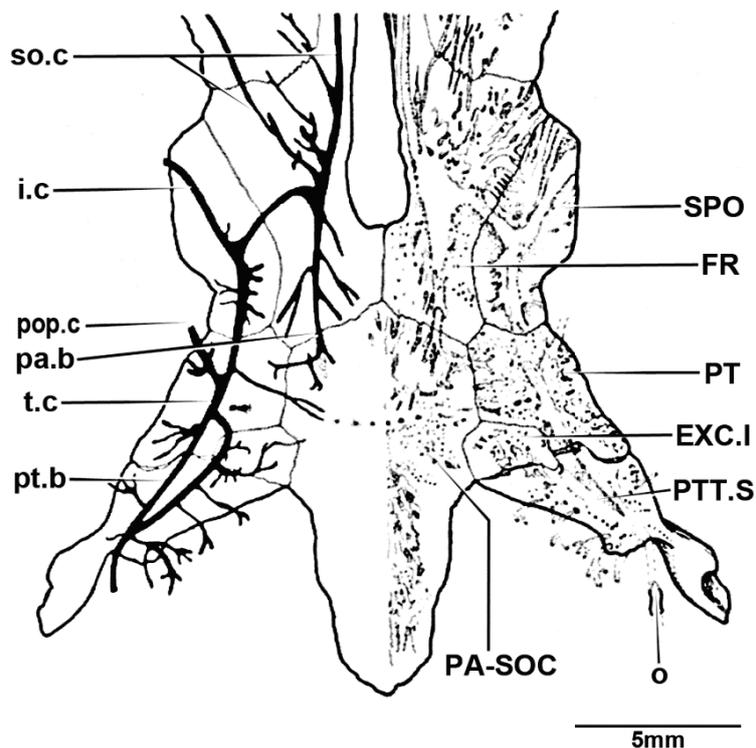


Figura 3. Vista dorsal del techo craneal de *Parapimelodus valenciennis* (KU 21804) con su representación diagramática de los canales sensoriales y líneas de neuromastos a la izquierda. Abreviaturas: **i.c**: canal infraorbital; **o**: osículo; **pa.b**: rama parietal del canal supraorbital; **pop.c**: canal preopercular; **pt.b**: rama pterótica del canal ótico; **so.c**: canal supraorbital; **t.c**: canal ótico; **SPO**: esfenótico; **FR**: frontal; **PT**: pterótico; **EXC.I**: extraescapular lateral; **PTT-S**: posttemporo-supracleitro; **PA-SOC**: parieto-supraoccipital (modificado de Arratia y Gayet, 1995).

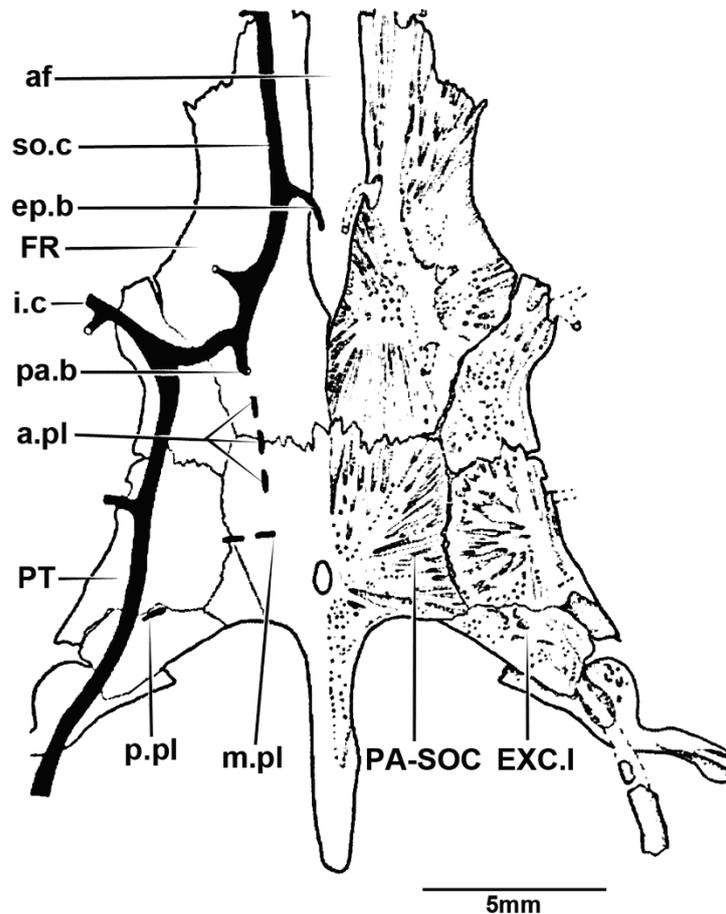


Figura 4. Vista dorsal del techo craneal de *Rhamdia quelen* (KU 21806) con su representación diagramática de los canales sensoriales y líneas de neuromastos a la izquierda. Abreviaturas: **a.f.**: fontanela craneal anterior; **a.pl.**: pitline anterior; **ep.b.**: rama epifiseal; **i.c.**: canal infraorbital; **m.pl.**: pitline medio; **pa.b.**: rama parietal del canal supraorbital; **p.pl.**: pitline posterior; **so.c.**: canal supraorbital; **FR.**: frontal; **PT.**: pterótico; **EXC.I.**: extraescapular lateral; **PA-SOC.**: parieto-supraoccipital (modificado de Arratia y Gayet, 1995).

El piso y las paredes laterales del dermatocráneo y endocráneo están formados por los huesos basioccipital, exoccipital, proóticos, orbitoesfenoides, pteroesfenoides, mesetmoides, etmoides laterales, vómer, y paraesfenoides. Cada pared lateral está constituida por el pterótico, exoccipital, esfenótico, proótico, pteroesfenoides, orbitoesfenoides, y etmoides lateral. El piso está formado por el basioccipital, paraesfenoides y vómer (Figura 5). En algunos bagres el basioccipital puede estar completa o parcialmente fusionado con las cápsulas de la vejiga natatoria. La articulación de la hiomandíbula con el neurocráneo puede involucrar diferentes huesos (pteroesfenótico, esfenótico, proótico, y pterótico).

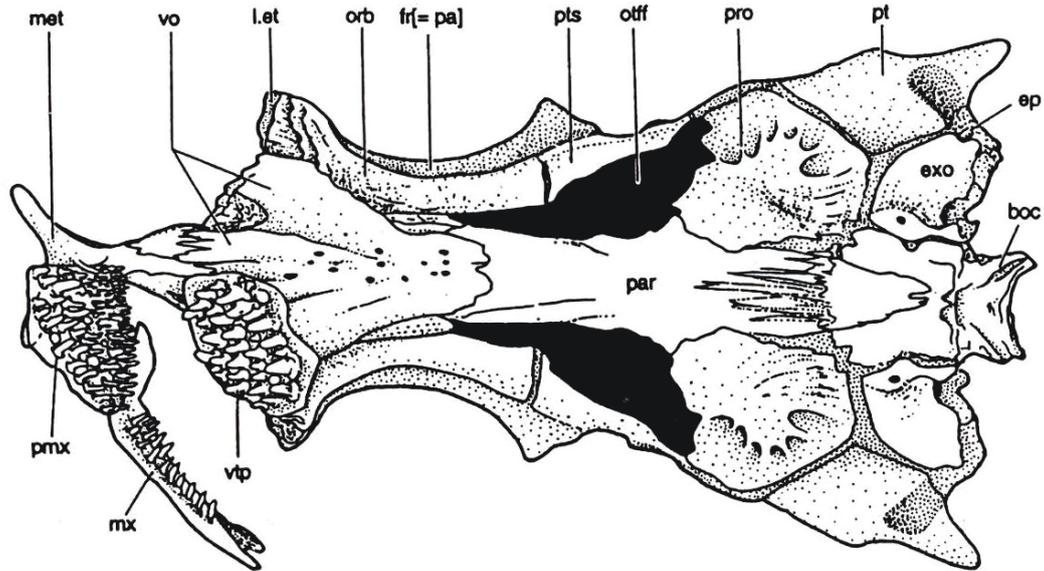


Figura 5. Vista ventral del cráneo de *Diplomystes camposensis*. Abreviaturas: **boc**: basioccipital; **ep**: epiótico; **exo**: exoccipital; **fr (=pa)**: frontal (=parietal); **l.et**: etmoide lateral; **met**: mesetmoides; **mx**: maxilar; **orb**: orbitoesfenoides; **otff**: foramen de los nervios óptico y trigémino facial; **par**: paraesfenoides; **pmx**: premaxilar; **pro**: proótico; **pt**: pterótico; **pts**: pteroesfenoides; **vo**: vómer; **vtp**: placa dental vomerina (modificado de Arratia, 2003).

Los huesos externos que forman la parte lateral de la cabeza en muchos teleósteos son usualmente planos. Entre ellos se encuentran los huesos circunorbitales que forman un anillo alrededor del ojo, y lo conforman los supraorbitales que se disponen dorsalmente, el antorbital ubicado anteriormente, de cinco a seis infraorbitales dispuestos ventral y posteriormente, y el dermoesfenótico ubicado posterodorsalmente. La serie circunorbital en muchos bagres ha perdido el supraorbital, antorbital y algunos huesos infraorbitales.

Comúnmente el preopérculo y supraopérculo son considerado parte de la mejilla de los teleósteos. El preopérculo (**pop**) en muchos bagres es un hueso sólido, corto, y delgado, que carece de expansiones anteriores y posteriores. El hueso termina dorsalmente en una punta estrecha y ventralmente es algo expandido (Figura 6). En cambio, este hueso es alargado en ciertos taxones (e.g., *Parapimelodus*), mientras que el preopérculo es reducido y soporta la hiomandíbula y el cuadrado en muchos loricáridos.

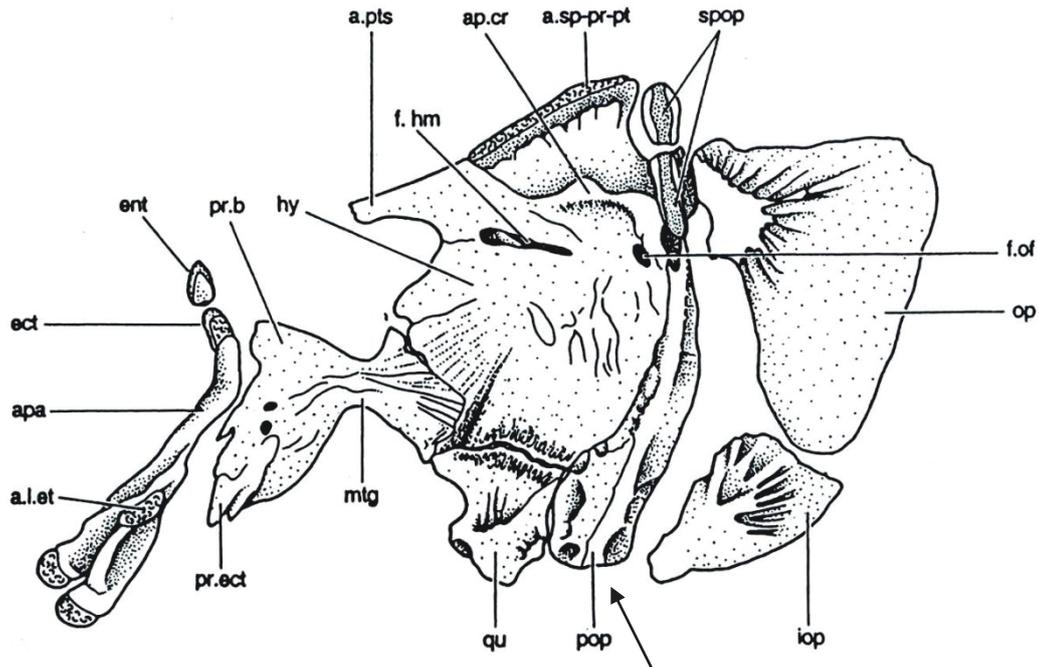


Figura 6. Aparato suspensorio y opercular en vista lateral de *Diplomystes camposensis*. Abreviaturas: **a.l.et**: faceta articular del etmoide lateral; **apa**: autopalatino; **a.pts**: superficie articular del pteroesfenoides; **a.sp-pr-pt**: faceta articular del pteroesfenoides; **ap. cr**: cresta del arco palatino; **ect**: ectopterigoides; **ent**: entopterigoides; **f.hm**: foramen del nervio hioideo-mandibular; **f.of**: foramen de la rama opercular; **hy**: hiomandíbula; **iop**: interopérculo; **mtg**: metapterigoides; **op**: opérculo; **pop**: preopérculo; **pr.b**: proceso basal; **pr.ect**: proceso ectopterigoideo; **qu**: cuadrado; **sop**: supraopérculo (modificado de Arratia, 2003).

Los elementos óseos del esplacnocráneo exhiben ciertas modificaciones en los bagres, y pueden estar asociados a los movimientos del maxilar y las barbillas nasales, cuando están presentes. Algunos de ellos involucran cambios significantes comparados con otros teleósteos, por ejemplo, la estructura del palatocadrado. La forma y posición característica del premaxilar y del maxilar forma parte de la mandíbula superior. El premaxilar puede ser triangular u oval en su forma, presenta dientes, y se une al autopalatino de seis maneras diferentes en los siluriformes (véase Arratia, 1992).

El maxilar presenta dientes y un proceso articular alargado en diplomístidos, y se une ventrolateralmente al premaxilar. El maxilar se une a través de dos facetas articulatorias con uno o dos cóndilos articulares del autopalatino, pósterolateralmente soporta las barbillas maxilares. En algunos bagres, el maxilar carece del proceso articular alargado, o éste es reducido a un pequeño hueso carente de dientes, y soporta las barbillas maxilares. El maxilar y el autopalatino pueden tener diferentes uniones dentro de los siluriformes. Por ejemplo: 1) el maxilar con dos pequeñas facetas redondeadas: una articulando al cóndilo anterior del autopalatino, y la otra conecta con

el antorbital (e.g., *Heptapterus*); 2) el maxilar conecta una faceta articularia con un cóndilo del autopalatino y carece de contacto con los huesos orbitales (e.g., *Hypostomus*, *Callichthys*).

La mandíbula inferior está constituida por los huesos dentario, angular, articular, y retroarticular; los últimos tres se presentan fusionados en un hueso en la región posterior de la mandíbula, formando una unidad maciza. Además, puede estar presente una pequeña osificación del cartílago de Meckel, llamada osículo Meckeliano o hueso coromeckeliano. Lateralmente, la pared de la mandíbula consiste en un componente angular que se extiende dorsalmente contribuyendo con el dentario a formar el proceso coronoides. El proceso coronoides cartilaginoso se extiende dorsalmente con el proceso coronoides óseo. Medialmente, el componente articular forma una amplia faceta articular para el cóndilo del cuadrado, y el componente retroarticular parece ser pequeño. El proceso postarticular posee un fuerte ligamento retroarticular-interopercular. El dentario es el hueso más grande de la mandíbula inferior, posee dientes, y en vista medial presenta una ranura (Figura 7).

La mandíbula de muchos siluriformes posee el modelo descrito arriba y muchas de las diferencias se encuentran en la forma, en el desarrollo del proceso coronoides óseo, así como también en el proceso postarticular, y en el tamaño del hueso coromeckeliano, que se pierde en ciertos grupos. El término autopalatino se refiere aquí a la osificación anterior del palatocadrado. La longitud del autopalatino difiere entre los diferentes grupos de bagres. Comúnmente, articula con el etmoides lateral y el vómer. La parte anterior del autopalatino puede tener diferentes conexiones con otros huesos del cráneo. La parte posterior del autopalatino puede ocupar diferentes posiciones en los siluriformes. Elementos dentales asociados al autopalatino, como placas de dientes subautopalatinas pueden estar presentes en algunos bagres (e.g., diplomístidos, pimelódidos) (véase Arratia, 1992).

El cuadrado es un hueso laminar que tiene tres ramas: una rama superior, (o dorsal) que contacta con el metapterigoides anteriormente, y dos delgadas ramas posteriores que se proyectan hacia atrás (Weitzman, 1962). Su forma y tamaño varían en los diferentes siluriformes. Los tipos de articulación entre estos huesos varían entre los diferentes grupos de peces. La unión entre la parte pósteroventral del metapterigoides y la parte antero-dorsal del cuadrado es una característica única de los siluriformes. El metapterigoides varía de tamaño en los bagres, su proyección llamada proceso ectopterigoide es variable en su extensión. Puede ser un proceso bien

desarrollado, una moderada proyección o un proceso rudimentario. La parte medial del metapterigoides puede conectarse a los huesos craneanos mediante ligamentos, pero varía también dentro de los diferentes grupos de bagres. La reducción del número de huesos pterigoideos ha sido durante mucho tiempo considerado una especialización de los siluriformes. El ectopterigoides y entopterigoides están comúnmente ausente en los bagres.

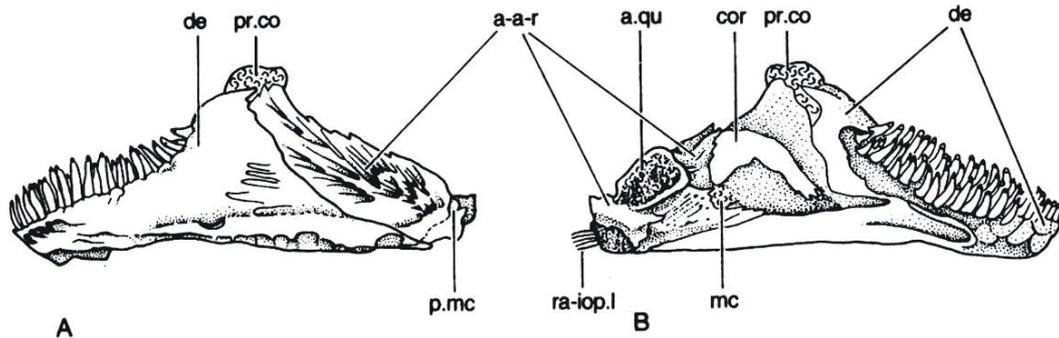


Figura 7. Mandíbula inferior de *Diplomystes camposensis*, en vista lateral (A), y vista medial (B). Abreviaturas: **a-a-r**: fusión del angular, articular y retroarticular; **de**: dentario; **a qu**: faceta articular del cuadrado; **cr**: hueso coromeckeliano; **mc**: remanente del cartilago de Meckel; **pr.co**: proceso coronoides cartilaginoso; **p.mc**: canal posterior mandibular; **ra-iop.l**: ligamento retroarticular-interopercular (modificado de Arratia, 2003).

El arco hioideo está formado por elementos condrales: hiomandíbula, hipohiales, ceratohiales anterior y posterior, e interhial; elementos dermales: opérculo, interopérculo, radios branquiostegales; y un hueso de tendón: parurohial. El número de radios branquiostegales varía de 4 a 20 entre los diferentes siluriformes (McAllister, 1968). El número total de radios también puede variar intra e interespecíficamente. Muchos radios branquiostegales se unen al ceratohial anterior, unos pocos articulan con el ceratohial posterior, y usualmente uno se conecta con el cartílago que se encuentra entre ambos ceratohiales.

El aparato opercular está formado por el opérculo e interopérculo. Este último, es un hueso pequeño que articula con la parte posterior de la mandíbula mediante el ligamento retroarticular-interopercular. El opérculo e interopérculo son diferentes en su forma en muchos bagres. En los tricomicteridos, estos huesos presentan odontodes, que se diferencian en forma, número y distribución, y esto es usado como una herramienta para la identificación de ciertas especies de esta familia.

En resumen, el esqueleto craneal de los peces siluriformes está caracterizado por: 1) la pérdida de varios huesos, 2) posible fusión entre otros huesos, y 3) reducción en el número y tamaño de otros huesos.

Los huesos que se perdieron son los siguientes: basiesfenoides, intercalar, proceso del basipterigoides, osificación separada como parietal, supraesfenoides, supraorbital (excepto un hueso de tendón “supraorbital” puede ser encontrado en tricomicteridos, Arratia, 1992), huesos escleróticos, supramaxilar, dermopalatino, “verdadero” ectopterigoides y/o entopterigoides (los cuales están comúnmente perdidos), simplético, subopérculo, entre otros. Éstas pérdidas no están presentes exclusivamente en los bagres, y tienen diferentes interpretaciones filogenéticas. Por ejemplo, la ausencia del basiesfenoides, dermopalatino y supramaxilar son interpretadas como sinapomorfias de los peces ostariofisos. La ausencia del simplético, subopérculo, y parietal como una osificación independiente también son consideradas sinapomorfias de los siluriformes. En cambio, la ausencia de los huesos intercalar, supraorbital y huesos escleróticos son sinapomorfias compartidas entre los siluriformes y gimnotiformes (véase Fink y Fink, 1981).

Reducción en el número de huesos también es acompañada por la fusión de algunos de ellos, como por ejemplo el parieto-supraoccipital y probablemente el posttemporo-supracleitro. La presencia del parieto-supraoccipital es una sinapomorfía de siluriformes. Otros huesos como los dermales, ectopterigoides y entopterigoides, pueden ser rudimentarios o estar ausentes como también la serie infraorbital que es reducida en muchos bagres.

Paralelamente a la pérdida de ciertos huesos, está la presencia de elementos adicionales en ciertos grupos de bagres, como por ejemplo el alto número de osículos infraorbitales, premaxilar extra, unos pocos suprapreopérculos (e.g., *Diplomystes camposensis*), unos pocos osículos intermandibular-preopercular, placas de dientes subautopalatinas en ciertos tricomicteridos, diplomistidos, sorubiminos, pimelódidos (e.g., *Bachmannia*, *Hypsidoris*), la presencia del hueso de tendón “pterigoides” y “supraorbital” en ciertos bagres (e.g., *Bullockia*, *Hatcheria*, *Silvinichthys*, *Trichomycterus*), y una extraescápula adicional en algunos ictalúridos (e.g., *Ictalurus punctatus*, *Ameiurus catus*). Estos elementos pueden representar nuevas formaciones adquiridas durante la evolución de algunos grupos de bagres (véase Arratia, 2003).

Esqueleto postcraneal

Cintura y aleta pectoral

La cintura pectoral de los siluriformes está compuesta por tres huesos, que corresponden al posttemporo-supracleitro (posttemporal + supracleitro), escápulo-coracoides (escápula + coracoides), mesocoracoides y el cleitro de los otros teleósteos.

Los Siluriformes presentan un gran número de especializaciones morfológicas, que son fácilmente reconocibles en fósiles en los cuales fragmentos desarticulados son los únicos disponibles (Regan, 1911a,b; Alexander, 1965; Chardon, 1968; Fink y Fink, 1981; Arratia, 1987). Una de las más destacadas especializaciones en bagres y de considerado valor para paleontólogos, es la peculiar transformación de toda la cintura pectoral, y especialmente el primer radio pectoral (Reed, 1924; Hubbs y Hibbard, 1951; Alexander, 1965; Lundberg, 1975 a,b; Gosline, 1977; Brosseau, 1978; Grande, 1987; Grande y Eastman, 1986). La configuración particular de esos huesos está probablemente relacionada con otras características de los bagres, como el mecanismo de fricción-cierre del primer radio pectoral (véase Tilak, 1963; Alexander, 1965; Gainer, 1967; Chardon, 1968; Gosline, 1977; Schaefer, 1984; Fine *et al.*, 1997). Este mecanismo está bien descrito por Alexander (1965), principalmente relacionado con una función protectora, también con la locomoción terrestre (Vaillant, 1895; Donnelly, 1973; Gougnard y Vandewalle, 1980), producción de sonido (Gainer, 1967; Fine *et al.*, 1997; Kaatz, 1997; Ladich, 1997a,b; Pruzsinszky y Ladich, 1998), hábitos alimenticios (véase Tilney y Hecht, 1990), o comportamiento reproductivo (véase Winemiller, 1987; Pruzsinszky y Ladich, 1998).

La cintura pectoral, consiste en un par de elementos dermales (posttemporo-supracleitro y cleitro) y un par de elementos condrales (escápulo-coracoides y arco mesocoracoides (**m.ar**)). Dos o tres radiales proximales y una serie de pequeños radiales distales cartilagosos. El posttemporo-supracleitro (**ppt.scl**) conecta la cintura pectoral con el cráneo, sin embargo está fusionado en algunos dorádidos. El cleitro es un hueso grande y desarrollado con la parte postero-lateral expuesta, y se encuentra posterior al subopérculo y opérculo (Weitzman, 1962). El cleitro forma la parte antero-lateral de la cintura pectoral, mientras que el escápulo-coracoides (**sca.cor**) forma la parte media. Estos últimos se unen ventralmente mediante una sutura, formando la terminación ventral de la cintura pectoral. El cleitro es mayor que el escápulo-coracoides, y ambos están unidos mediante suturas. El cleitro tiene pocos procesos, el proceso dorsal (**dpc**) y

el proceso húmero-cubital (**hcp**). El proceso dorsal es una prolongación ascendente de la región postero-lateral dorsal del hueso. El proceso dorsal anterior (**dpc'**) es un poco más grande que el proceso dorsal posterior (**dpc**). El proceso dorsal anterior articula con el posttemporo-supracleitro (**ppt.scl**). El proceso húmero-cubital (**hcp**) está situado cerca del margen medio-posterior del cleitro por encima de la cavidad articular donde se articula la cabeza de la espina pectoral. El escápulo-coracoides además de unirse con el cleitro posee una región condilar que articula con la espina pectoral. El mesocoracoides (cuando está presente) sólo es reconocido como un arco, denominado arco mesocoracoides (**m.ar**), unido al cleitro y al escápulo-coracoides (Figura 8) (Arratia, 2003).

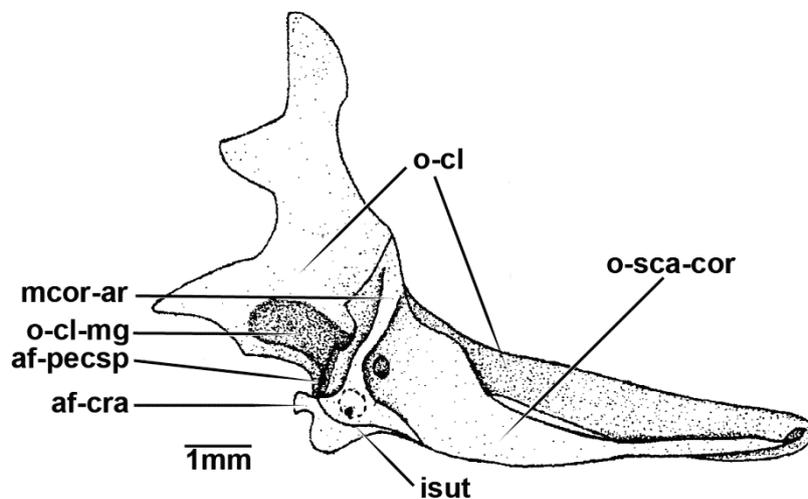


Figura 8. Vista posterior de cintura pectoral de *Diplomystes chilensis*. Abreviaturas: **af-cra**: faceta articular del complejo radial; **af-pecsp**: faceta articular de espina pectoral; **isut**: sutura incompleta; **mcor-ar**: arco mesocoracoides; **o-cl**: cleitro; **o-cl-mg**: ranura medial del cleitro; **o-sca-cor**: escápulo coracoides (modificado de Diogo *et al.*, 2001).

Espina pectoral

Las espinas pectorales están presentes en el margen anterior de las aletas pectorales de muchos bagres fósiles y actuales. La espina es definida como un radio macizo grueso y no segmentado, anterior a las aletas pares o impares de varios actinopterigios, como por ejemplo siluriformes, ciprinodontiformes (e.g., *Pantanodon*), entre otros. La espina es considerada como el resultado de una ontogenia temprana entre la fusión de dos hemilepidotricos formando un radio espinoso, o por fusión de más de un lepidotrico, o como un lepidotrico modificado (véase Arratia, 2008). La espina crece en longitud por adición de segmentos de “spurious ray”, los cuales se osifican uno

después del otro y progresivamente se van fusionando a la parte proximal ya osificada de la espina (Figura 9) (Arratia, 2003).

La espina es generalmente larga y fuertemente osificada, excepto en su porción distal que es también llamada “*spurious ray*”. El margen medial puede soportar una serie de denticulaciones bien desarrolladas, que producen un margen dentado o aserrado (como por ejemplo en diplomístidos), o pueden estar presentes en ambos márgenes anterior y medial, o carecer de ellas (véase Arratia, 2003). La región proximal de la espina pectoral tiene tres procesos articulatorios: dorsal (**d.pr**), ventral (**v.pr**) y anterior (**ant.pr**), que corresponden a las áreas articulares formando un mecanismo de bloqueo. El proceso dorsal presenta una serie de estrías, y se encaja en la cavidad glenoide del cleitro o ranura medial del cleitro. El proceso anterior se proyecta también, al interior de la cavidad glenoide del cleitro y, junto al proceso ventral, forman la articulación móvil con el puente del coracoides (**cor.bri**) (Figura 9).

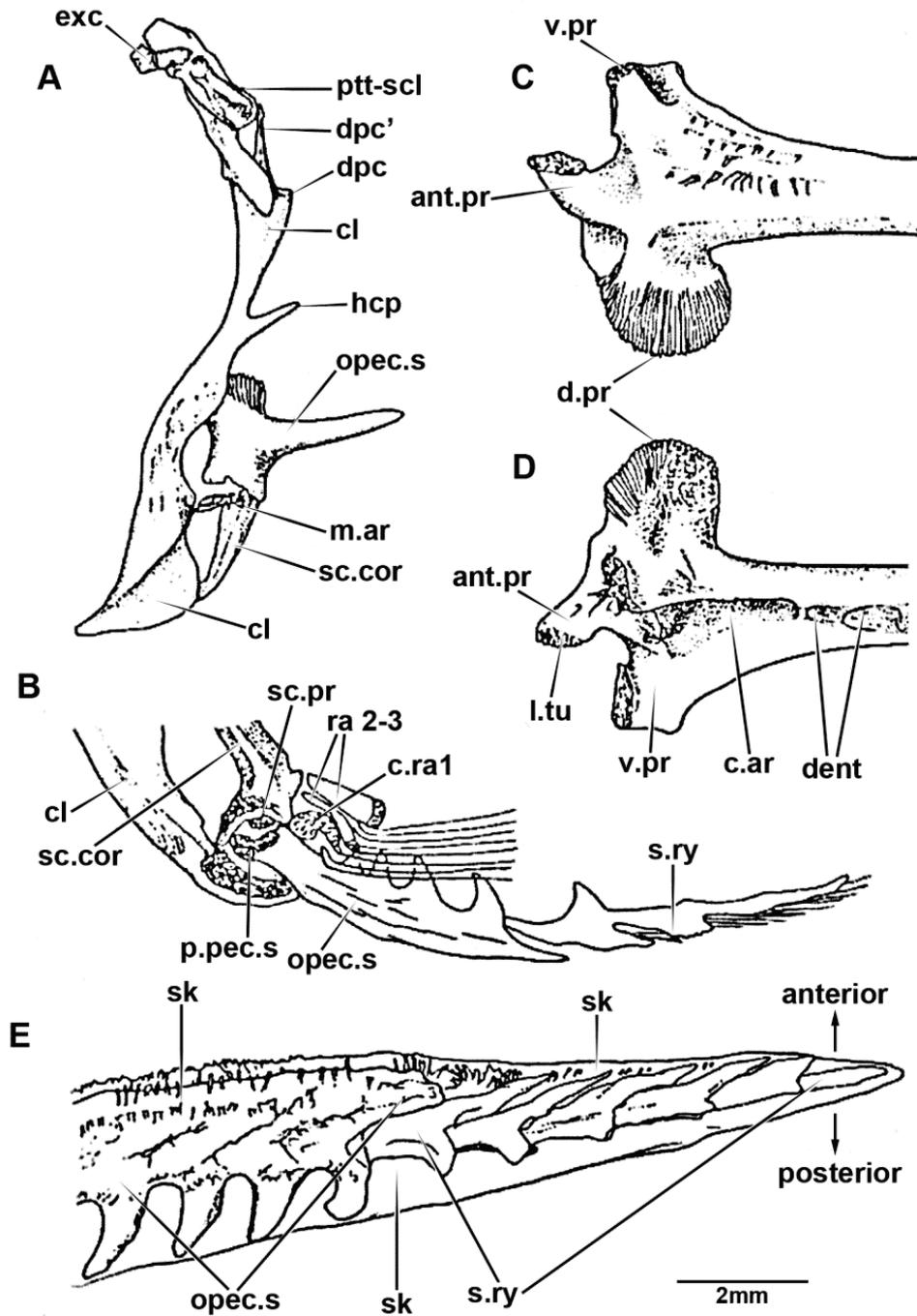


Figura 9. Cintura y espina pectoral de *Diplomystes nahuelbutaensis*. A: vista lateral de la cintura pectoral, B: detalle, C: vista lateral de la región proximal de espina pectoral, D: vista medial de la región proximal de espina pectoral, E: región distal de espina pectoral. Abreviaturas: **ant. pr**: proceso anterior; **c.ar**: cavidad articular; **cl.**: cleitro; **c.ral**: radios cartilagosos; **dent**: denticulaciones; **dpc'**: proceso dorsal anterior; **dpc**: proceso dorsal posterior; **d.pr**: proceso dorsal; **exc**: extraescápula; **hcp**: proceso húmero cubital; **l.tu**: tubérculo de bloqueo; **m.ar**: arco mesocoracoides; **opec.s**: porción osificada de la espina pectoral; **p.pec.ps**: porción proximal de la espina; **ptt.scl**: posttemporo-supracleiro; **ra2-3**: radios proximales; **sc.cor**: escápulo-coracoides; **sc.pr**: proceso escapular; **sk**: piel; **s.ry**: rayos spurios; **v.pr**: proceso ventral (modificado de Arratia, 2003).

Aleta dorsal

La espina de la aleta dorsal está presente en grupos de teleósteos distantes filogenéticamente, por ejemplo, muchos siluriformes, algunos cipriniformes, bericiformes y percomorfos. Las espinas de los siluriformes, así como también aquella de los bericiformes y percomorfos han sido objeto de numerosas descripciones ya que a menudo se las ha utilizado como caracteres diagnósticos de los diferentes niveles de taxones. El origen de la espina dorsal de los bagres es similar al origen de las espinas pectorales. Al igual que en la espina pectoral, las denticulaciones de la espina dorsal pueden ser características de ciertos taxones y resultan útiles para diagnosticar algunos taxones.

La aleta dorsal está compuesta por un espina reducida anterior, corta y pequeña, (**ds1**) o “spinelet”, seguido de una espina alargada y bien desarrollada (**d.sp**), (generalmente ornamentada), y varios radios ramificados. Todo el complejo de la aleta es soportado por numerosos pterigióforos. La segunda espina es robusta y está fuertemente osificada, es un elemento no pareado a excepción de su extremo distal o “*spurious ray*”. Sin embargo, hay una diferencia principal entre la espina dorsal y pectoral respecto a la estructura de su superficie de articulación. La espina dorsal presenta procesos (anteriores y medial), y un foramen articulario que proximalmente se unen a las superficies dorsales modificadas de los tres primeros pterigióforos. La espina dorsal se une al cráneo mediante el proceso del supraoccipital y/o placa nugal. En loricáridos, la “espina” reducida de la aleta dorsal (**ds1**), soporta odontodes y su parte anterior se encuentra directamente fusionada a la parte ventral de la placa nugal, excepto en ejemplares muy jóvenes, en los cuales este elemento presenta forma de “V”, y no presenta contacto con la placa nugal (Figura 10).

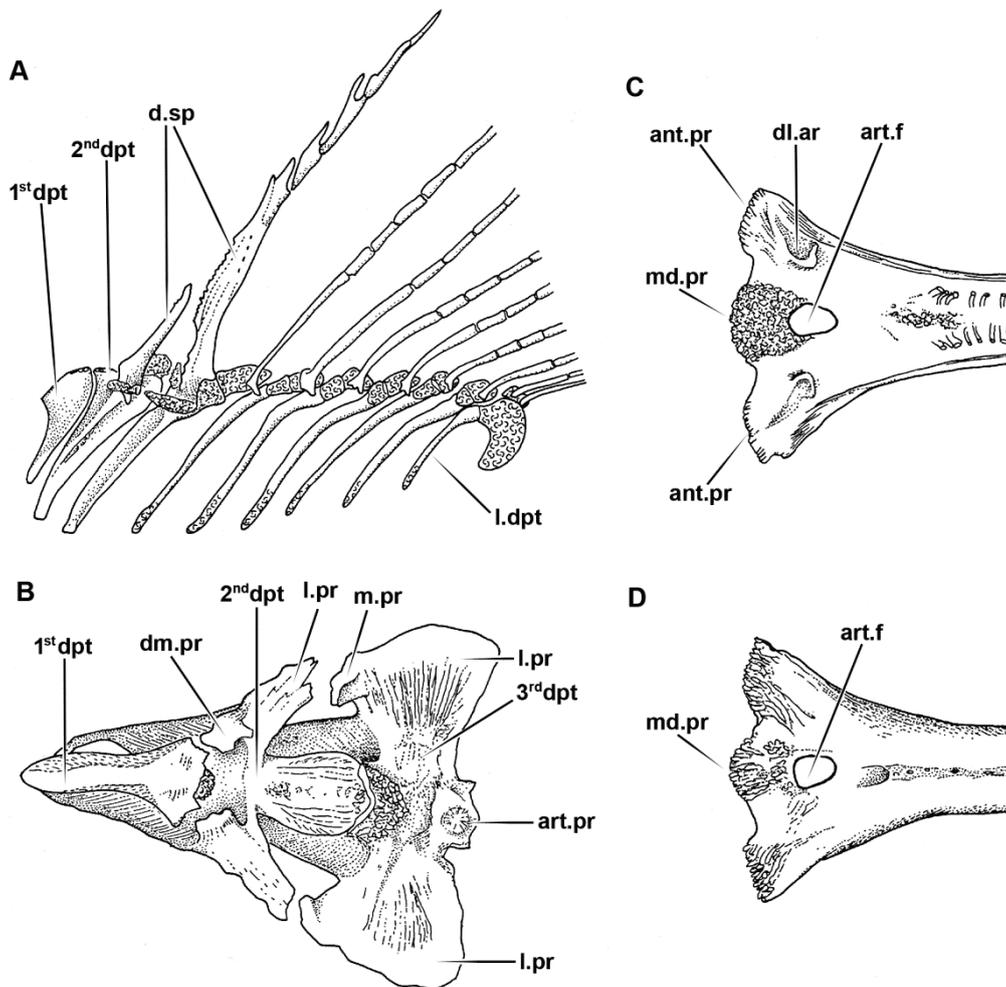


Figura 10. Elementos de la aleta dorsal de *Diplomystes camposensis*. A: elementos óseos de la aleta dorsal; B: vista dorsal del 1° al 3° pterigióforo, C: vista anterior de la base de la espina dorsal, D: vista posterior de la base de la espina dorsal. Abreviaturas: **ant. pr**: proceso anterior; **art. f**: foramen articular; **art.pr**: proceso articular; **dl.ar**: área articular dorso-lateral; **1°, 2° y 3° dpt**: primer, segundo y tercer pterigióforo; **dm.pr**: proceso dorso-medial; **d.sp**: espina dorsal; **l.dpt**: último pterigióforo dorsal; **l.pr**: proceso lateral; **m.pr**: proceso medial; **md.pr**: proceso medio (tomado de Arratia, 2008).

Comentarios: en general, el esqueleto postcraneal de los siluriformes, a excepción del aparato de Weber, ha sido escasamente investigado. El esqueleto postcraneal de los bagres está caracterizado por la pérdida de ciertos huesos (por ejemplo, supraneurales, epineurales y epipleurales). La cintura pectoral tiene pocos huesos en los siluriformes en comparación de los restantes teleósteos. Por ejemplo, hay un solo hueso uniendo el cleitro con el cráneo en vez de dos. La presencia de sólo un hueso uniendo el cleitro con el neurocráneo es interpretado como una sinapomorfía de siluriformes. El esqueleto postcraneal provee algunas sinapomorfías de los siluriformes. Además, la presencia de espinas dorsal y pectoral es otra sinapomorfía, así como también la ausencia de radios medios en las aletas dorsal y anal. La región proximal y los márgenes de la espina

pectoral muestran diferencias que son de importancia para la interpretación sistemática de los siluriformes así como también para la comprensión de su biología.

Numerosos bagres fósiles sólo se conocen por sus espinas, y a pesar de la importancia en la identificación de taxones de siluriformes por sus espinas, un recopilatorio con descripciones e ilustraciones de fósiles y recientes de espinas de bagres es escaso. Sería una tarea importante para identificación de fósiles basados en las espinas, ya que el clado es tan grande y la información disponible para las especies actuales es tan escasa. Para ello es imprescindible el armado de una colección osteológica de comparación de los grupos más importantes de siluriformes (Arratia, 2008).

Capítulo 4. Marco geográfico, geológico y estratigráfico

En este capítulo se dan a conocer sintéticamente la procedencia geográfica y estratigráfica de los restos más importantes de peces hallados en yacimientos asignables al Cuaternario de la Argentina. Además, se describen las características sedimentológicas y paleontológicas de las diferentes localidades fosilíferas estudiadas en el presente trabajo de tesis.

Abreviaturas.

AP: antes del presente; **Ma:** millones de años

4.1 *Introducción*

Las formaciones geológicas representan unidades básicas de estudio y están incluidas entre las *unidades litoestratigráficas*. Una *Formación* es un conjunto de rocas o sedimentos, generalmente estratificados y de forma tabular, que se caracteriza por su homogeneidad e identidad litológica; es cartografiable en superficie y puede seguirse e identificarse en el subsuelo. Las formaciones están separadas de otras formaciones mediante contactos concordantes o discordantes. Representa un ambiente paleogeográfico uniforme y bien definido, con parámetros sedimentarios, geotécnicos e hidrogeológicos semejantes en todo su volumen. Puede ser dividida en *Miembros* y asociada en *Grupos* cuando existen características comunes entre ellas. Se la identifica mediante un *perfil tipo* que debe llevar el nombre de la localidad dónde está situado (Código Argentino de Estratigrafía, 1992).

Existen otros tipos de unidades, la *unidad bioestratigráfica* se define como un conjunto de sedimentos o rocas caracterizados por su contenido fosilífero, que lo diferencia de los estratos adyacentes. La *unidad magnetoestratigráfica* es una formación geológica caracterizada por un magnetismo normal o reverso en comparación con otras vecinas. La *unidad cronoestratigráfica* es una formación o grupo de formaciones representativo de sucesos geológicos producidos en un intervalo determinado de tiempo y comprende todas las rocas y sedimentos, de otras áreas, que fueron formadas en ese lapso (Código Argentino de Estratigrafía, 1992).

Ameghino (1889) utilizó el término *Formación* asignándole, además del valor como unidad litoestratigráfica, un valor temporal, dado que en ellas incluyó sus “*étages*” (=Pisos), siguiendo la práctica dominante entonces en Francia. Es necesario

aclarar aquí los significados actuales de edad y piso. La edad es un concepto geocronológico, una abstracción del tiempo geológico, que está representada por el piso dentro de las unidades cronoestratigráficas, es decir, la roca que se deposita durante una edad (unidad de tiempo).

Los paleosuelos no son unidades completamente aceptadas para el registro geológico. Sin embargo, han resultado sumamente útiles para definir momentos de estabilidad climática durante el Cuaternario. Por ejemplo, el Paleosuelo Puesto Callejón Viejo, definido por Fidalgo y colaboradores (1973a,b), ha sido reconocido en gran parte de la llanura pampeana. Otros paleosuelos han sido definidos para el NO de la provincia de Buenos Aires (Hurtado *et al.*, 1985).

4.2 Período Cuaternario

La Internacional Union of Geological Sciences (IUGS), determinó que el Cuaternario es una unidad cronoestratigráfica, cuyo status es de Sistema, su base se ubica con el inicio del Piso Gelasiense (aproximadamente 2,588 Ma.) y que la base del Pleistoceno coincide con la del Cuaternario (ver IUGS, 2007) (Tabla 2). El Cuaternario se divide formalmente en dos períodos: Pleistoceno (entre 2,588 Ma. y 11.700 años AP) y Holoceno (entre 11.700 años AP y la actualidad).

El Cuaternario debe considerarse como un período especial de la historia del planeta. El movimiento de las placas originó una restricción de la circulación oceánica tal que las variaciones cíclicas de la órbita respecto del Sol (ciclos de Milankovitch) produjeron ciclos glaciales e interglaciares inéditos en cuanto a magnitud y duración. Estos ciclos son responsables de unidades estratigráficas muy importantes de distinguir. Las unidades magnetoestratigráficas han sido muy utilizadas para correlaciones globales válidas para el Cuaternario y luego fueron definidas en períodos más antiguos. En algunos sectores de Argentina con litología muy uniforme (Pampa), las unidades litoestratigráficas no alcanzaban para definir edades y hubo que recurrir a unidades informales como las Edades Mamífero (Pascual *et al.*, 1965).

Desde 1970 se utiliza una subdivisión particular del Cuaternario basada en Estadios Isotópicos Marinos de Oxígeno (EIO), que permite una definición más precisa de las edades (Iriondo y Kröhling, 2008). El registro isotópico del oxígeno está dominado por el efecto de cambios en la composición isotópica del océano global, en consecuencia los estadios isotópicos marinos fueron usados para elaborar una columna

estratigráfica global para sedimentos marinos y útil para la estratigrafía cuaternaria en general. Desde los 1,7 Ma. se han encontrado 37 Estadios Isotópicos de Oxígeno, que incluyen 19 fases templado-cálidas (incluido el período actual) y 18 fases frías. Los períodos con índices pares definen las fases frías, los impares a los períodos cálidos. El Último Máximo Glaciar corresponde al EIO 2; el EIO 4 fue la época más fría del Pleistoceno superior en toda Sudamérica. El EIO5 (entre ~80.000 y 130.000 AP.) se divide en 5 subestadios, siendo los subestadios EIO 5a, EIO 5c y EIO 5e los de clima cálido a nivel global. El EIO 5e corresponde al Último Interglaciar (Kukla, 2000).

Época: Pleistoceno

Se considera que el Cuaternario se inicia hace unos 2,588 Ma. En Argentina, la sección más completa se ubica en la provincia de Buenos Aires, más concretamente en las barrancas vecinas a la ciudad de Mar del Plata. Los sedimentos pampeanos fueron repetidamente divididos en temprano, medio y tardío. El Pleistoceno temprano se corresponde con el Piso/Edad Marplatense/Sanandresense de Buenos Aires. El Pleistoceno medio fue asignado al extendido Ensenadense/Bonaerense. El Pleistoceno tardío se conoce como Lujanense (Fajardo *et al.*, 2009).

Época: Holoceno

El Holoceno se ha definido para los últimos 11700 años AP. En nuestro país esta edad coincide aproximadamente con los primeros indicios de ocupación humana, y con la formación de paleosuelo de distribución regional Puesto Callejón Viejo (Fajardo *et al.*, 2009). El Holoceno se corresponde con el Piso/Edad Platense.

Tabla 2. Cuadro cronoestratigráfico internacional del Cenozoico (tomado de la Comisión Internacional de Estratigrafía, 2014).

		Eonolema / Eón Eratema / Era Sistema / Período		Serie / Época	Piso / Edad	Edad (Ma) actualidad	
Fanerozoico	Cenozoico	Cuaternario	Holoceno			0,0117	
				Superior		0,128	
			Pleistoceno	Medio		0,781	
				Calabriense		1,806	
				Gelasiense		2,588	
				Piacenziense		3,600	
				Zancliense		5,333	
		Neógeno	Plioceno	Messiniense		7,246	
				Tortonense		11,62	
			Mioceno	Serravalliense		13,82	
				Langhiense		15,97	
				Burdigaliense		20,44	
				Aquitaniense		23,03	
				Chattiense		28,1	
				Rupeliense		33,9	
			Paleógeno	Oligoceno	Priaboniense		38,0
					Bartoniense		41,3
		Luteciense				47,8	
		Eoceno		Ypresiense		58,0	
				Thanetiense		59,2	
Selandiense				61,6			
Daniense				68,0			

4.3 Marco geológico

La región Pampeana es una extensa llanura, con ondulaciones (de antiguos médanos) que cubre la región central de Argentina, conformada por las provincias de Buenos Aires, Santa Fe, Córdoba, La Pampa y San Luis (Figura 11). Posee una superficie total de 600.000 km² y exhibe actualmente una notable identidad, caracterizada por la horizontalidad general del terreno, sedimentos eólicos en superficie, ecología de pradera o similar, y clima húmedo a subhúmedo- subtropical. Sin embargo, dicho sistema es realmente nuevo, es decir, que abarca solamente algo más del 3% del período Cuaternario.

El desarrollo de las unidades cuaternarias en el área oriental de la región

Pampeana estuvo caracterizado por la influencia de los grandes ríos Paraná y Uruguay en una morfología regional de planicies divididas en bloques tectónicos de miles de kilómetros de extensión. Igualmente importantes fueron los aportes eólicos de sedimentos cordilleranos provenientes del sur.

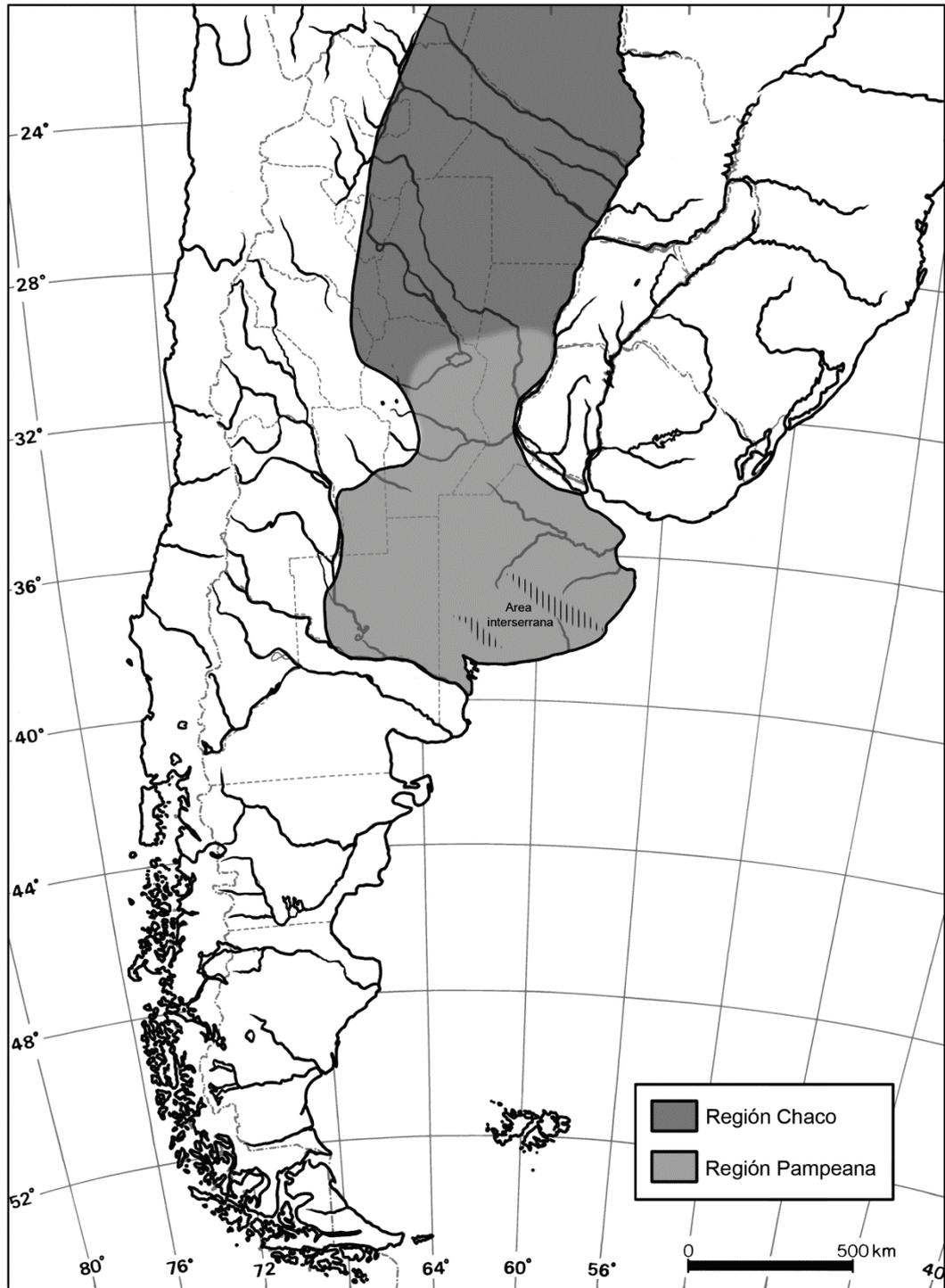


Figura 11. Mapa geográfico de la ubicación de la región Chaco-Pampeana.

La región Chaco es una amplia llanura deshabitada ubicada en el corazón tropical de Sudamérica. Su superficie es de unos 840.000 km², repartidos entre Bolivia, Paraguay y Argentina, incluyendo las provincias de Formosa, Chaco, Santiago del Estero, este de Salta, norte de Santa Fe, y parte de Tucumán y Córdoba. Está ubicada a ambos lados del Trópico de Capricornio, entre la Pampa y la planicie amazónica, y limita hacia el oeste con las Sierras Subandinas y hacia el este con el Planalto brasileño (Figura 11). La región Chaco está caracterizada por bosques, sabanas, grandes pantanos. Los ríos son escasos, con perfiles longitudinales muy suaves; en consecuencia, se producen frecuentemente extensas inundaciones, que cubren la superficie durante varios meses en los años húmedos. La variabilidad climática interanual es amplia. El clima de la región es tropical semiárido a tropical húmedo.

Desde el punto de vista evolutivo, la región Chaco puede ser interpretada como un ambiente secundario, derivado de la interacción de los dos grandes polos neotropicales; Patagonia y Amazonia. Considerando que los sistemas geológicos y climáticos actuales de Sudamérica fueron establecidos aproximadamente en el Mioceno, se puede postular una edad pliocena aproximada para la identidad biogeográfica del Chaco (Iriando, 2010).

4.4 Cronología y bioestratigrafía del Cuaternario en la región Pampeana

En el sur de América del Sur, las secuencias estratigráficas portadoras de mamíferos constituyen la base sobre la cual se ha desarrollado la escala cronológica del Cenozoico superior continental. La República Argentina se ha caracterizado por ser uno de los países en América del Sur con mayor tradición en el estudio paleontológico de vertebrados cuaternarios, en especial los mamíferos (véase Reig, 1961).

La escala cronológica para el Cenozoico de América del Sur fue desarrollada por los hermanos Carlos y Florentino Ameghino. Florentino Ameghino propuso una serie de “pisos” agrupados en unidades jerárquicamente superiores (“formaciones” de Ameghino, 1880, 1889, 1900-1903, 1909, 1910). Posteriormente, Rusconi (1937, 1938), Frenguelli (1950, 1957), Pascual *et al.* (1965), Pascual y Fidalgo (1972), Fidalgo *et al.* (1973a,b, 1975) entre otros, desarrollaron una síntesis sobre la geología y cronoestratigrafía del Pleistoceno-Holoceno en la región Pampeana.

Pascual *et al.* (1965) tomaron esta sucesión de “pisos” desarrollada por los Ameghino y las denominaron Edades Mamífero (“*South American Land Mammal Age*”

(SALMA), las que han sido consideradas como la base para la escala cronológica sudamericana (véase Marshall *et al.*, 1983, 1984, 1992; Flynn y Swisher, 1995). Todas las localidades tipo de estas unidades se encuentran en el sur de América del Sur: las secuencias del Mioceno tardío-Holoceno en la parte central de Argentina y las del Plioceno-Holoceno en la región Pampeana.

En el Cenozoico tardío de la región Pampeana, Ameghino (1880, 1889) reconoció la “Formación Pampeana” y la “Formación Post-Pampeana”. En los términos de Ameghino, las formaciones eran equivalentes a las unidades cronoestratigráficas modernas que incluyen los pisos como subunidades. Ameghino (1880, 1889) definió bioestratigráficamente y, parcialmente, litológicamente los pisos continentales “Preensadense”, “Ensenadense basal” y “cuspidal”, “Belgranense”, “Bonaerense” y “Lujanense” en la “Formación Pampeana”. La “Formación Post-Pampeana”, actualmente asignada al Holoceno, incluye los pisos “Platense” y “Aimarense”. Pascual *et al.* (1965) simplificaron esta escala cronológica ameghiniana reconociendo únicamente las Edades Mamífero Ensenadense y Lujanense.

El término “Pampeano” es, en términos generales, equivalente a Pleistoceno en el sentido de Ameghino (1889, con las modificaciones cronológicas posteriores, especialmente las de Pascual *et al.*, 1965). En el mismo contexto, “Pampeano inferior” tiene su equivalente moderno en el Ensenadense en sentido amplio, “Pampeano superior” correspondería al Bonaerense y Lujanense y “Pampeano superior lacustre” acota al Lujanense en el sentido de Cione y Tonni (1999).

Por otra parte persiste aún cierta confusión en el uso de las unidades de la clasificación estratigráfica, generada en gran parte por la utilización de los mismos nombres para designar unidades conceptualmente diferentes.

Las Edades Mamífero no son unidades geocronológicas formales (basadas en Pisos). Sin embargo, Cione y Tonni (1995a) consideran que no hay una distinción esencial entre aquellas y las edades formales. Las Edades Mamífero serían edades formales definidas de una manera menos precisa que las edades basadas en Pisos definidos en secuencias marinas. Las Edades Mamífero de América del Sur están en realidad basadas en Pisos pobremente definidos de acuerdo a los requerimientos actuales en geosistemática (Cione y Tonni, 1995a).

Las unidades bioestratigráficas tienen caracteres, como la distribución espacial de ciertos taxones. Las unidades cronoestratigráficas están basadas en un carácter no observable, el tiempo del depósito, y es por ello que el reconocimiento de este carácter

descansa en la distribución de otras unidades: biozonas, magnetozonas o en fechados obtenidos por métodos radiométricos. Las unidades geocronológicas no son estratigráficas y constituyen abstracciones que representan un tiempo pasado.

Sobre la base de una escala temporal local, nuevas prospecciones en distintas localidades de la región Pampeana y de la revisión de listas faunísticas y colecciones paleontológicas, Cione y Tonni (1995 a,b; 1996, 1999, 2005) y Tonni *et al.* (1999 a,b) discuten la validez de las SALMA y proponen un nuevo esquema bioestratigráfico para la secuencia Pleistoceno-Holoceno de la región Pampeana, discutiendo asimismo su correlación con secciones extra pampeanas, incluyendo además biozonas. La caracterización de las biozonas reconoce el área tipo, los taxones exclusivos, sus primeros y últimos registros de cada una de las unidades; y no se encuentran aisladas, sino que presentan relaciones de superposición e infrayacencia con otras biozonas. Estas biozonas son el material de base sobre el cual se reconocen los pisos/edades Ensenadense, Bonaerense, Lujanense y Platense (Cione y Tonni, 1999, 2005).

Las unidades bioestratigráficas de la provincia de Buenos Aires y de la región Pampeana en general se han reconocido en varias partes de América del Sur (por ejemplo, Uruguay: Ubilla *et al.*, 2004; Corrientes: Scillato-Yané *et al.*, 1998; Entre Ríos: Noriega *et al.*, 2004; Santa Fe y Chaco: Zurita *et al.*, 2004; Brasil austral: Oliveira, 1999; Paraguay: Carlini y Tonni, 2000; Bolivia: Cione y Tonni, 1996). Sin embargo su correlación con gran parte de las secuencias del Cenozoico tardío del resto del continente está todavía pobremente corroborada (Cione y Tonni, 2005).

La escala cronoestratigráfica para el Cenozoico superior continental está basada en un conjunto de biozonas definidas para el sector bonaerense de la región Pampeana (Figura 12).

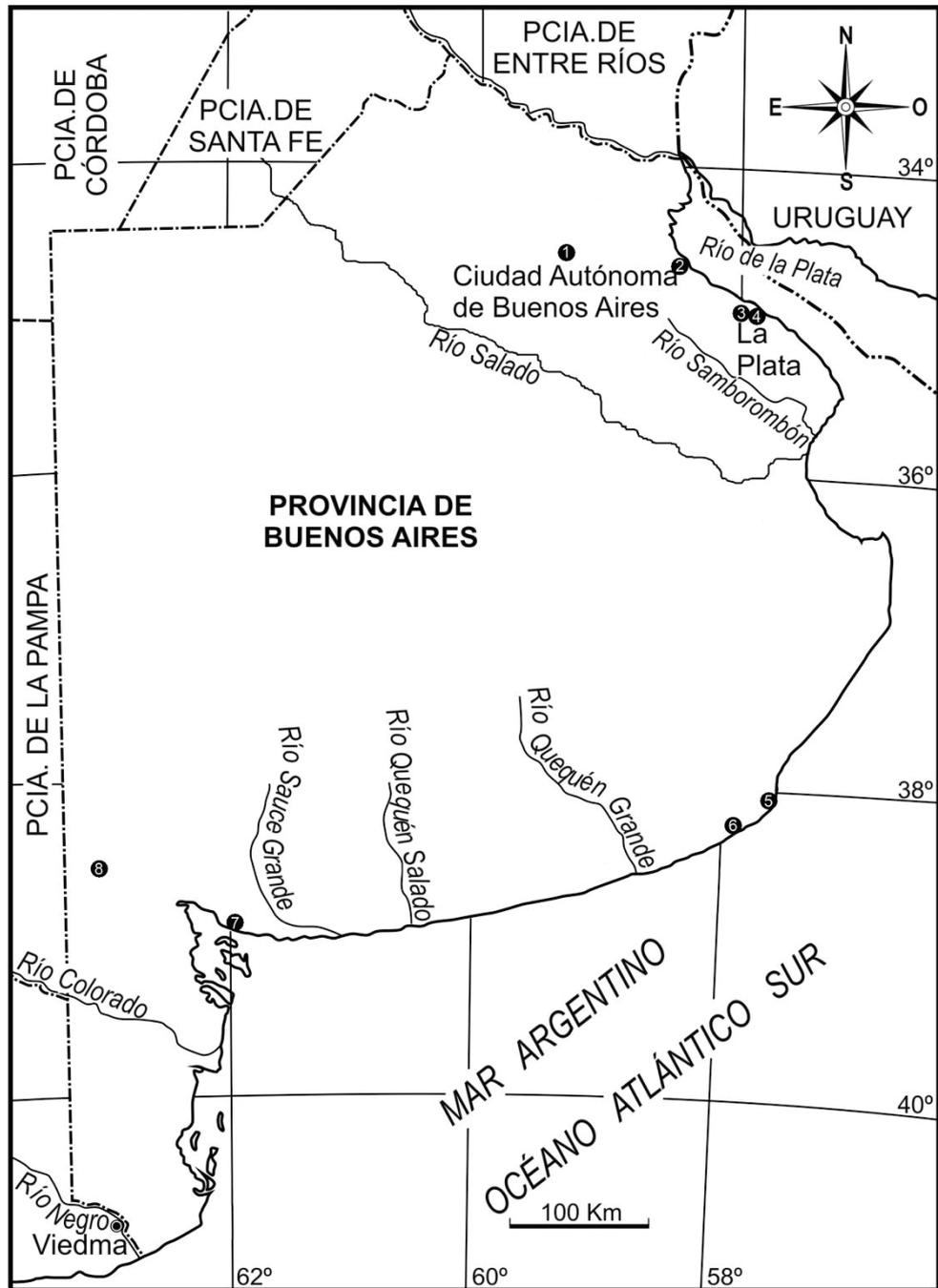


Figura 12. Mapa de ubicación de las localidades tipo de las unidades bioestratigráficas y cronoeestratigráficas del área Pampeana 1, Luján; 2, Buenos Aires; 3, Ensenada; 4, La Plata; 5, Mar del Plata; 6, Chapadmalal; 7, Farola Monte Hermoso; 8, Arroyo Chasicó (modificado de Cione y Tonni, 2005).

Para el Cuaternario (Tabla 3), la escala comprende las siguientes unidades (véase Cione y Tonni, 1999, 2005):

- Marplatense, subdividido en: Barrancalobense (Biozona de *Platygonus scagliai*) y Vorohuense (Biozona de *Akodon (A.) lorenzinii*) asignadas al Plioceno tardío, y Sanandresense (Biozona de *Ctenomys chapadmalensis*) asignada al Pleistoceno temprano.
- Ensenadense (Biozona de *Mesotherium cristatum*, Pleistoceno temprano-medio.
- Bonaerense (Biozona de *Megatherium americanum*), Pleistoceno medio.
- Lujanense (Biozona de *Equus (Amerhippus) neogaeus*), Pleistoceno tardío a Holoceno temprano.
- Platense (Biozona de *Lagostomus maximus*), resto del Holoceno.

Tabla 3. Cronología del Cuaternario del sur de América del Sur (modificado de Cione y Tonni, 2005).

Ma.	Épocas	Magneto-estratigrafía	Escala Internacional	Pisos/Edades América del Sur	Biozonas
0,01	Holoceno	C1n	Holoceno	Platense	<i>Lagostomus maximus</i>
			Superior	Lujanense	<i>Equus (A.) neogaeus</i>
0,5	Pleistoceno	C1r 1r C1r 1n C1r 2r C1r 2n	Medio	Bonaerense	<i>Megatherium americanum</i>
1			Jaramillo	Ensenadense	<i>Mesotherium cristatum</i>
1,5			MATUYAMA	Calabriense	
2		Olduvai	Gelasiense	Sanandresense	<i>Ctenomys chapadmalensis</i>
2,5					

Marplatense

El Piso/Edad Marplatense (Plioceno tardío- Pleistoceno temprano) está representado en la región Pampeana, abarcando tres subedades: Barrancalobense, Vorohuense y Sanandresense (Cione y Tonni, 1995b,c; 2005), definidos sobre siguientes biozonas: 1-Biozona de *Platygonus scagliai* como la base bioestratigráfica de la parte inferior del Marplatense (Barrancalobense), la cual coincide espacialmente con la “Formación” Barranca de los Lobos de Kraglievich (1952, 1953, 1959); 2-Biozona de *Akodon (Akodon) lorenzini* como la base del Marplatense medio (Vorohuense) (“Formación” Vorohué de Kraglievich (1952, 1953, 1959); 3-Biozona de *Ctenomys chapadmalensis* (=Zona de *Paractenomys chapadmalensis* de Cione y Tonni, 1995a,c; véase Verzi y Lezcano, 1996), representando la base bioestratigráfica del Marplatense tardío (Sanandresense) (“Formación” San Andrés de Kraglievich).

Ensenadense

El “Piso Ensenadense” es definido por Ameghino (1889) como base del Pampeano inferior, siendo la localidad tipo la ciudad de Ensenada. Ameghino en 1909 y 1910 reconoce los siguientes Pisos: “Preensenadense”, “Ensenadense basal” y un “Ensenadense cuspidal”. Castellanos (1943) plantea la posibilidad de que el “Preensenadense” represente sólo una facie del Ensenadense. Kraglievich (1952) refiere el “Preensenadense” a su Edad Uquiense y el “Ensenadense cuspidal” a su “Edad Vorohuana”. En la costa sudeste de la provincia de Buenos Aires, Kraglievich (1952, 1953, 1959) describe unos afloramientos y reconoce la Formación Miramar la cual es la representación local del Ensenadense.

Pascual *et al.* (1965) incluyen todas las unidades de Ameghino (1909, 1910) en la Edad Mamífero Ensenadense. Marshall *et al.* (1984) correlaciona al “Preensenadense” con el “Uquiense”. Cione y Tonni (1999) mencionan que no existen evidencias bioestratigráficas, que permitan una individualización del “Preensenadense”, Ensenadense basal” y un “Ensenadense cuspidal” de Ameghino, dentro de la Edad Ensenadense.

Cione y Tonni (2005) consideran como base bioestratigráfica del Ensenadense la Biozona de *Mesotherium cristatum* (véase Verzi *et al.*, 2004; Biozona de *Tolypeutes pampaeus- Doedicuroides*, Cione y Tonni, 1995; Biozona de *Tolypeutes pampaeus*, Cione y Tonni, 1999). Esta biozona coincide espacialmente con la Formación Ensenada

en el noreste de la región Pampeana (véase Tonni *et al.*, 1999a) y con la Formación Miramar (Kraglievich, 1952, 1953) en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Cione y Tonni, 2005).

Bonaerense y Lujanense

Ameghino (1880, 1889) plantea una división en la parte superior de su Formación Pampeana con los “Pisos Bonaerense y Lujanense”. Pascual *et al.* (1965) basándose en el paradigma de las Edades Mamífero consideran que la evidencia faunística no apoyaba la existencia de tal división. Cione y Tonni (1995) sostienen la existencia de una división bioestratigráfica entre los “Pisos Bonaerense y Lujanense”. No obstante distinguirse bioestratigráficamente, las capas bonaerenses no difieren litológicamente de las capas basales del Lujanense. La edad del límite Ensenadense-Bonaerense es menor a 0,78 Ma. y posiblemente se ubica en torno a 0,5 Ma. (Tonni y Cione, 1999). La mayor antigüedad de la Biozona de *Equus (Amerhippus) neogaeus* (Lujanense) sería de 0,13 Ma. (Pardiñas *et al.*, 1996; Cione y Tonni, 1999, 2001), mientras que la menor antigüedad sería de 8500 años AP (Tonni *et al.*, 1999b).

Las capas más superiores del Lujanense corresponden a la Formación eólica La Postrera, y a los Miembros fluviales La Chumbiada y Guerrero de la Formación Luján. Cione y Tonni (1999) consideran al “Piso Belgranense” correlacionable con el Bonaerense. Parte del estrato reconocido como una facie marina del “Piso Belgranense” por Ameghino (1889) fue incluido en la Formación Pascua (Fidalgo *et al.*, 1973a,b). Cione y Tonni (2005) mantienen las siguientes biozonas como bases bioestratigráficas: la Biozona de *Megatherium americanum* (Cione y Tonni, 1999), como base bioestratigráfica del Bonaerense, cuyo límite inferior coincide con la base de la Formación Buenos Aires en el noreste de la provincia de Buenos Aires (Tonni *et al.*, 1999b; Nabel *et al.*, 2000; Cione y Tonni, 2005); y la Biozona de *Equus (Amerhippus) neogaeus* (véase Cione y Tonni, 1999) como base del Lujanense. Este Lujanense corresponde al definido por Cione y Tonni (1999, 2001, 2005) y no al Lujanense de Pascual *et al.* (1965) y Marshall *et al.* (1984), quienes incluyen en esa unidad al Bonaerense y al Lujanense.

Platense

Ameghino (1889, 1909) restringe la representación sedimentaria del Piso Platense a las capas fluviales en los valles de los ríos de la región Pampeana. Actualmente, el Platense (Tonni, 1990, 1992) está representado por los sedimentos del Miembro Río Salado de la Formación Luján (que sobreyace al Miembro Guerrero) (Fidalgo *et al.*, 1973a, b) y por los de la parte superior de la Formación La Postrera en la porción NE de la región Pampeana y la parte superior de la Formación Lobería en el SE de la región Pampeana (Kraglievich, 1952; Fidalgo *et al.*, 1973a,b; Fidalgo y Tonni, 1981). Contrariamente a Rusconi (1937, 1938), Cione y Tonni (1999) consideran que el Platense es correlacionable con el “Piso Querandinense” (véase Bertels y Madeira-Falcetta, 1977). Cione y Tonni (1999) separan del Platense todos aquellos sedimentos más recientes con restos de mamíferos exóticos y culturales introducidos a partir del siglo XVI, después del arribo de los españoles. La base bioestratigráfica del Platense (originalmente definido por Tonni, 1990) está representada por la Biozona de *Lagostomus maximus* (véase Cione y Tonni, 1999, 2005).

4.5 Localidades fosilíferas y descripción de las Unidades Formacionales

En este apartado se describen las localidades y Unidades Formacionales en las que se hallaron restos de peces en el Cuaternario de la región Chaco-Pampeana de Argentina (Figura 13).

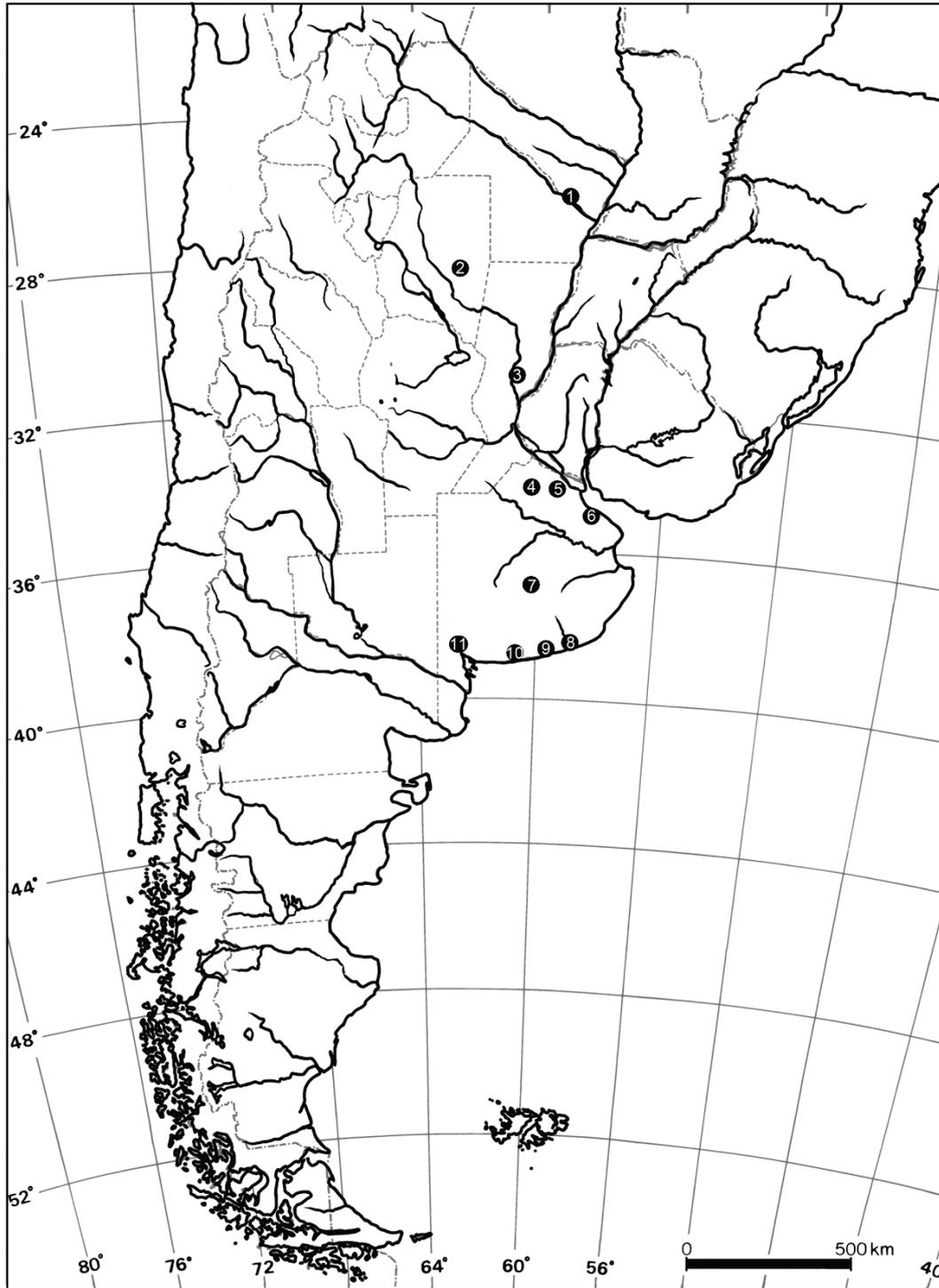


Figura 13. Ubicación geográfica de las principales localidades fosilíferas con peces del Cuaternario de Argentina. 1) Mansilla, provincia de Formosa; 2) El veinte, provincia de Santiago del Estero; 3) río Salado, provincia de Santa Fe; 4) río Salto, Salto, provincia de Buenos Aires; 5) río Luján, provincia de Buenos Aires; 6) Ensenada, provincia de Buenos Aires; 7) Arroyo del Azul, provincia de Buenos Aires; 8) Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires; 9) Paso Otero, río Quequén Grande, provincia de Buenos Aires; 10) Cascada del Paleolama, río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires; 11) Bajo San José, provincia de Buenos Aires.

-Localidad Mansilla, provincia de Formosa

Los materiales hallados provienen de la Formación Río Bermejo en la localidad de Mansilla (Lat. 26° 42'13''S - 58° 32'22''O), provincia de Formosa, La ubicación geográfica de la localidad tipo está a 25 km. al sur de Las Lomitas, en la parte inferior de las barrancas del río Bermejo (Figura 14). Desde el punto de vista litológico, los niveles portadores están compuestos por una predominancia de limos y arcillas, y en menor porcentaje arenas (véase Iriondo, 2010; Soibelzon *et al.*, 2010). La Fm. Río Bermejo representa los derrames del río Bermejo producidos durante la época seca y fría del Último Máximo Glacial. Se correlaciona con las Formaciones Tezanos Pinto, Urundel y Fortín Tres Pozos.

La paleofauna terrestre exhumada de la Fm. Río Bermejo constituye una asociación típica asignable al Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Zurita *et al.*, 2009). En concordancia, una reciente datación C¹⁴ realizada sobre la sección media de la unidad fosilífera arrojó una edad aproximada de 9570 AP (Zurita *et al.*, 2011). La mayor parte de la asociación paleofaunística sugiere una presencia de ambientes abiertos áridos-semiáridos (por ejemplo los mamíferos *Toxodon*, *Glyptodon*, *Scelidotherium leptcephalum*, *Hemiauchenia paradoxa*), aunque resulta destacable la presencia de ciertos taxones como el Xenarthra Pamphathiidae *Holmesina paulacoutoi* de procedencia brasilica y de claras afinidades de condiciones tropicales e intertropicales (véase Scillato-Yané *et al.*, 2005; Rodríguez-Bualó *et al.*, 2009).

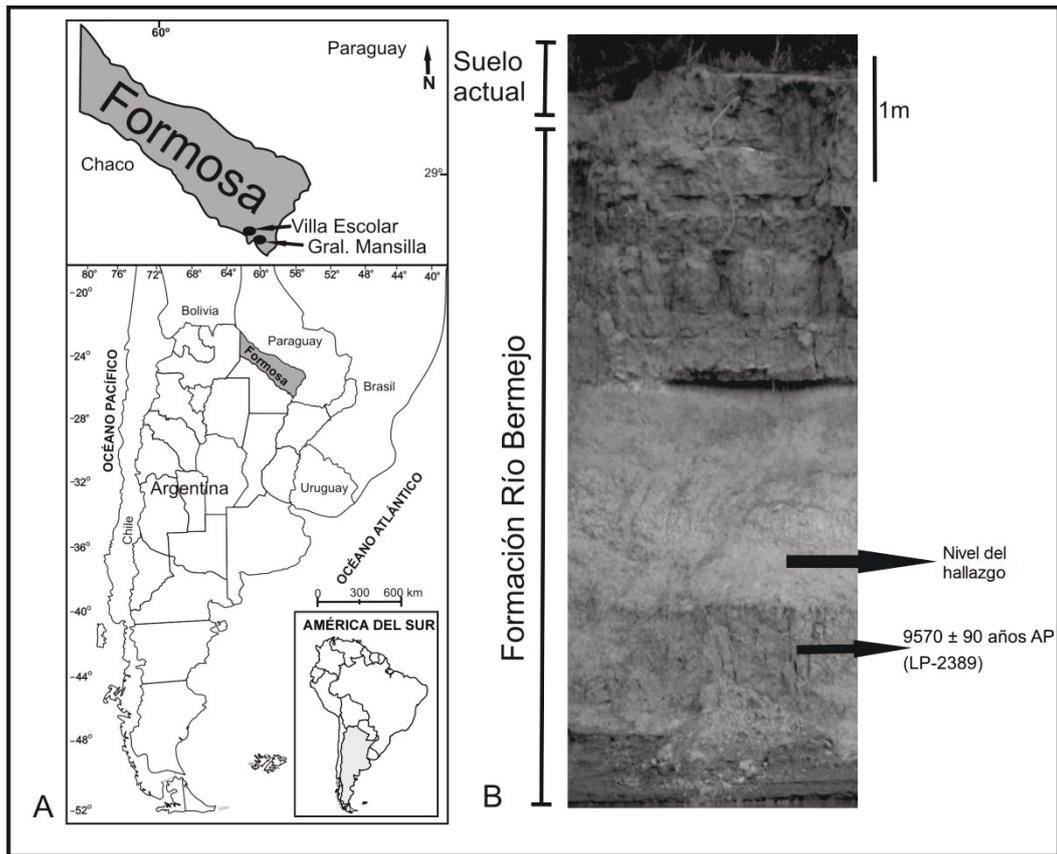


Figura 14. A, ubicación geográfica de la localidad Gral. Mansilla, provincia de Formosa, Argentina. B, perfil estratigráfico del lugar (modificado de Bogan *et al.*, 2012a).

-Yacimiento arqueológico “Lomas El Veinte”, provincia de Santiago del Estero

La provincia de Santiago del Estero se sitúa en el centro-norte de Argentina. El sitio arqueológico se encuentra a 25 km. al Este del río Salado, a 17 km. NE de la localidad de Matará, provincia de Santiago del Estero (Figura 13). El sitio ya ha sido descrito por Lorandi *et al.* (1975). Está formado por cuatro filas de largos albardones y tres bajos intermedios. Sólo tres líneas de albardones se hayan bien conservadas, las cuales presentan un total de 14 montículos bien definidos. La altura de los montículos varía entre 0,5 y 1,20 m., cubriendo una superficie aproximada de 5 has. En los mismos se hallaron restos de alfarería, artefactos de hueso de animales, puntas de flechas, fogones y restos de alimentos. El Veinte tiene tres fechados radiocarbónicos: Gif: 1000, 1200 y 1260 d.C. Sin embargo, Cione *et al.* (1979) consideran que la fase pudo tener una vida más prolongada, habiendo comenzado hacia el 700 u 800 d.C. La fauna exhumada corresponde en general a la de una región semiárida, con bosques y áreas abiertas de pastizales y con cuerpos de agua cercanos (Cione *et al.*, 1979).

-Localidad fosilífera Río Salado, provincia de Santa Fe

Los restos fueron colectados en la intersección del río Salado con la ruta provincial N° 4 (Lat. 30° 48' 33,60''S - 60° 49' 52''O) en el nivel 2 aflorante e innominados desde el punto de vista formacional, sobre la margen izquierda del río Salado (Figura 13), provincia de Santa Fe, y presentan dos facies areno-limosas de estructura laminar (Figura 15). La unidad superior (1) corresponde a arenas finas y limos de coloración pardo-rojiza, con mayor proporción de arenas. La unidad inferior (2) está compuesta por arenas finas y limos de coloración verde oliva con mayor proporción de arcillas.

Las características sedimentológicas observadas en el campo permiten inferir que los depósitos se acumularon en una antigua faja fluvial del río Salado, desarrollada durante un ciclo de sedimentación anterior al actual. Por la posición estratigráfica de esta unidad, dicho ciclo sería más antiguo que los depósitos eólicos de la Formación Tezanos Pinto, de edad Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (edades entre TL 35890 años AP y TL 8150 años AP; Kröhling, 1999 y Kröhling e Iriondo, 1999). Desde el punto de vista bioestratigráfico, el elenco de mamíferos exhumados (e.g., *Ozotoceros bezoarticus*, *Nechoerus* sp., *Hydrochoerus* sp., *Didelphis* sp., Canidae indet.) indicaría una antigüedad Lujanense (Vezzosi, 2007; 2008; 2009a,b; 2010). Hasta tanto no se profundicen los estudios correspondientes, se asignan los sedimentos portadores al Pleistoceno medio-tardío, teniendo en cuenta que infrayacen a la Formación Tezanos Pinto (Iriondo, 1980).

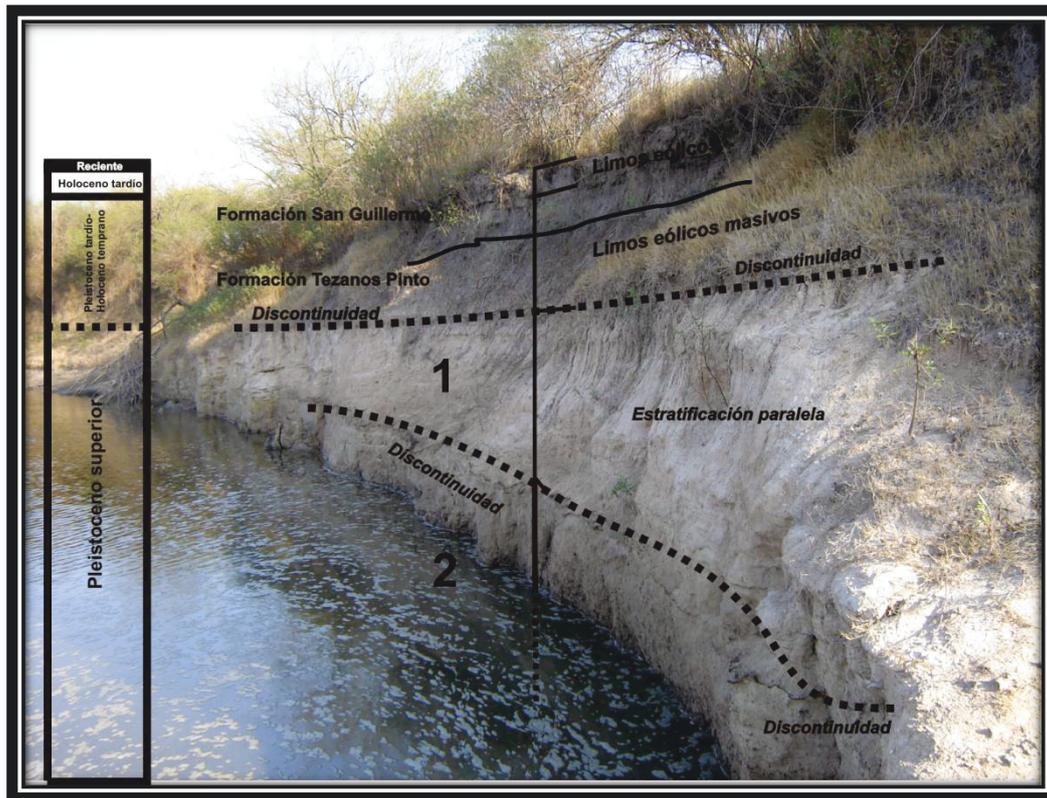


Figura 15. Perfil estratigráfico de la localidad fosilífera Río Salado. 1) facies areno-limosa de coloración pardo-rojiza con mayor proporción de arenas. 2) facies areno-limosa de coloración verde oliva con mayor proporción de arcillas.

-Localidad fosilífera Salto, provincia de Buenos Aires

Los materiales se hallaron en las barrancas del río Salto, en las proximidades de la localidad de Salto (Lat. 34° 17'S - 60° 14'O) (Figura 16). Puntualmente provienen de un estrato compuesto por limos y arcillas verdosas de origen fluvio-palustre. De este nivel verdoso se han exhumado una cantidad importante de mamíferos: *Hippidion* sp., *Glyptodon clavipes*, *Megatherium americanum*, *Glossotherium robustum*, *Ozotoceros* sp., *Arctotherium* sp., *Smilodon* sp., *Toxodon* sp., *Doedicurus clavicaudatus* y *Equus (Amerhippus) neogaeus* (véase Cione y Tonni, 1999). La presencia de dos taxones exclusivos como *D. clavicaudatus* y *E. (A.) neogaeus* permite referir toda la asociación faunística a la unidad bioestratigráfica Piso/Edad Lujanense (Cione y Tonni, 1999). La fauna aquí mencionada es interpretada como típica de ambientes áridos o semiáridos con una menor temperatura que la actual (Tonni *et al.*, 2003).

Estudios recientes (Toledo, 2005) permiten definir, para el Pleistoceno terminal de esta área de la provincia de Buenos Aires, la existencia de la secuencia deposicional "Luján Rojo", compuesta por limos loessoides rojizos y la secuencia deposicional

"Luján Verde superior" formada por limos y arcillas verdosas fluvio-palustres. Ambas secuencias poseen un conglomerado basal de calcretas rodadas y culminan en un nivel edafizado generalmente faltante por erosión. La secuencia "Luján Rojo" fue depositada durante el Último Máximo Glaciar, que dataciones AMS y OSL permiten acotar entre 30 k AP y 16 k AP. El conglomerado basal de la secuencia "Luján Verde" arrojó una edad AMS de 15100 cal AP.

El estrato lacustre ("Luján Verde superior") portador de los materiales en cuestión se correlacionaría con el Miembro Guerrero del sector centro-sur de la provincia de Buenos Aires mientras que la unidad subyacente ("Luján Rojo") es equivalente al Miembro La Chumbiada definido en la misma región.

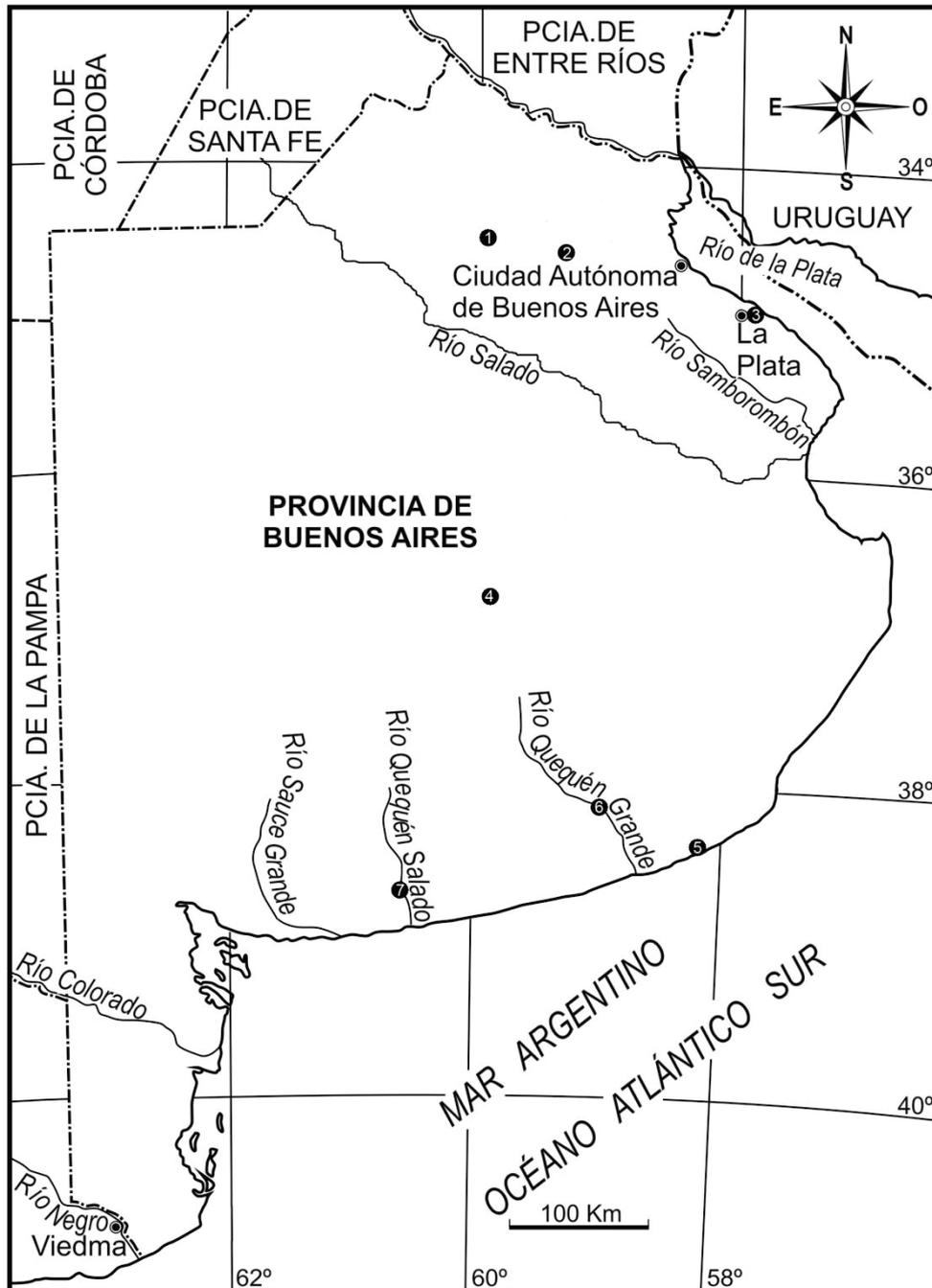


Figura 16. Mapa de ubicación de las localidades fosilíferas con peces de la provincia de Buenos Aires. 1) Salto, río Salto; 2) río Luján; 3) Ensenada, La Plata; 4) Arroyo del Azul; 5) Centinela del Mar; 6) Paso Otero, río Quequén Grande; 7) Cascada del Paleolama, río Quequén Salado.

-Localidad fosilífera Ensenada, provincia de Buenos Aires

El partido de Ensenada (Lat. 34° 55' S - 57° 57' O) (Figura 16), provincia de Buenos Aires, los investigadores han asignado un papel central en el estudio del Cuaternario argentino. Tanto en la ciudad como en los alrededores se han llevado a cabo numerosas excavaciones (obras civiles, canteras para explotación, etc.) que despertaron

el interés de los investigadores desde fines del siglo XIX. En este sentido, las obras de construcción del Puerto de La Plata (Ensenada) comienzan apenas unos años antes de que Florentino Ameghino se radique en la ciudad para desempeñarse en el Museo de La Plata.

La Formación Las Escobas fue descrita por Fidalgo *et al.* (1973a,b) en la depresión del Salado y zonas aledañas (Lat. 35° 58'S - 57° 43'O). Estos sedimentos fueron encontrados a varios kilómetros de la costa marina actual. Está integrada por los Miembros Cerro de La Gloria y Canal 18. El primero está constituido por depósitos conchiles con una matriz arenosa, integrando barras costeras más o menos paralelas a la línea de ribera actual. El Miembro Canal 18 se ubica al oeste del Miembro Cerro de La Gloria, con el cual se relaciona lateralmente. La granulometría de sus sedimentos es de tamaño arena con lentes y estratos limosos hasta arcillosos, de color castaño a verdoso en la parte inferior y hacia arriba netamente castaño variando a veces en verde, verde amarillento y grisáceo. Se distribuye en la zona de Castelli, Cobo, Monasterio. Los afloramientos más occidentales de esta unidad se encuentran sobre el curso del río Salado, en las inmediaciones de la Estancia La Postrera y en la zona vecina a la Estancia La Pelada, en la provincia de Buenos Aires.

Por su relación estratigráfica la unidad sería Holocena. La Formación Las Escobas corresponde a sedimentos postglaciales, cuando el nivel del mar era más alto que el actual. Se relaciona en su base con la Formación Destacamento Río Salado (Miembro Guerrero) en las zonas cercanas a la costa actual; hacia el interior del continente apoya en discordancia de erosión sobre la Formación Pampeano, Formación Luján o el Suelo Puesto Callejón Viejo. Por encima se encuentra la Formación La Postrera o el aluvio reciente. También se desarrolló sobre la Formación Las Escobas un suelo marcadamente azonal denominado Puesto Berrondo. Frenguelli (1957) llamó a esos depósitos "Piso Platense Marino". En esta unidad se han encontrado restos de moluscos (e.g., *Macra isabelleana*, *Adalomedon brasiliana*) y restos óseos de mamíferos (e.g., *Ctenomys* sp., *Holochilus* cf. *brasiliensis*, *Microcavia* cf. *australis*, *Reithrodon auritus*, *Eubalaena australis*, etc.) (véase Tonni y Cione, 1984).

La Formación Las Escobas está datada entre 7890 ± 343 y 3330 ± 50 años C¹⁴ AP (Tonni *et al.*, 1999). En base a estudios paleobiogeográficos, se ha determinado que durante la ingresión, las temperaturas del agua fueron más elevadas que las actuales como consecuencia de la extensión hacia el sur de la influencia de la corriente del Brasil (Aguirre, 1993).

-Localidad fosilífera Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires

Los acantilados costeros cercanos a la localidad de Centinela del Mar (Lat. 38° 26'S - 58° 14'O), antiguamente conocida como “Baliza” o “Barranca Malacara”, se ubica geográficamente en el litoral atlántico bonaerense, en el Partido de General Alvarado, provincia de Buenos Aires, Argentina (Figura 16). Aquí se levanta un acantilado litoral con una extensión aproximada de 2,85 km. cuya altura fluctúa entre 5 y 15 m. Este es limitado al sudoeste por la confluencia de los arroyos El Pescado, Nutria Mansa y Malacara. La sucesión estratigráfica es relativamente homogénea, al menos en sus niveles superiores, y en todo el perfil se destaca la presencia de “horizontes guías” de posible extensión regional. En la secuencia expuesta se encuentra representado un conjunto de litofacies referibles al intervalo Plioceno tardío-Pleistoceno tardío (véase de los Reyes *et al.*, 2006). De los Reyes *et al.* (2006) reconocen tres grandes unidades separadas por dos discordancias. De esta manera el perfil generalizado en dicha localidad, se encuentra integrado por 10 unidades referibles al Piso Ensenadense, Bonaerense y Lujanense.

Los materiales provienen de dos litofacies diferentes, ubicadas verticalmente en el sector medio del acantilado (litofacies G e I, Figura 17). La litofacies G está representada por 1 a 2 m. de limos loessoides arenosos a areno-arcillosos castaños oscuros y masivos. La litofacies G integra una sucesión facial con la litofacies infrayacente (F), vinculada a fenómenos de remoción en masa, correspondiente a una dinámica de tipo torrencial con una disminución de la energía depositacional hacia el techo de la sucesión. La unidad descrita (G) es portadora de “escorias” que han sido datadas por técnicas radiométricas ($^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$) en 230 ± 30 ka (Schultz *et al.*, 2004). La litofacies I se encuentra representada por limos arcillosos, verdes a verde-grisáceos, muy plásticos, cuya potencia fluctúa entre los 0,5 y 2 m. de espesor. Estos incluyen pequeños rodados líticos (<1 mm.), como así también restos escasos de vidrios de impacto. En la mayor parte de la secuencia expuesta, una inconformidad erosiva separa la citada unidad I de la inferior (G), no obstante, en el extremo noreste de la exposición la litofacies I descansa sobre la H (Figura 17). Por otra parte, el techo de la unidad I posee un desarrollo perfectamente horizontal en todo el perfil, y se halla coronado por mantos de concreciones calcáreas nodulares y tabulares. Sobre éste se encuentra depositada la unidad K en franca discordancia erosiva, con excepción de un acotado sector de la barranca, en donde la unidad J descansa sobre la unidad I. La génesis de

este depósito estaría vinculada a llanuras de inundación, con la presencia de cuerpos lénticos permanentes (clásicas lagunas pampeanas), algunos de relativa profundidad. Esta idea es sustentada tanto por la evidencia sedimentológica como por la naturaleza tafonómica y taxonómica de la tafocenosis exhumada (Bogan *et al.*, 2006; Cenizo e Ibáñez, 2006).

Sobre la unidad sedimentaria I se encuentra depositada la unidad K interpretada como un ambiente de mezcla (Isla *et al.*, 2000; Schultz *et al.*, 2004), representando facies estuariales de la transgresión marina Belgranense (=Fm. Pascua, *sensu* Isla *et al.*, 2000), correlacionable con el interglacial Sangamoniano o Tirreniano de 125 ka (Estadio Isotópico 5e).

La secuencia de litofacies E-N ha sido referida al cron de polaridad normal Brunhes, y por lo tanto más joven que 780 ka AP (Heil *et al.*, 2002). De esta manera, la litofacies I estaría incluida dentro del intervalo cronológico 780-125 ka, correspondiente al Piso/Edad Bonaerense (Pleistoceno medio, véase Cione y Tonni, 2005).

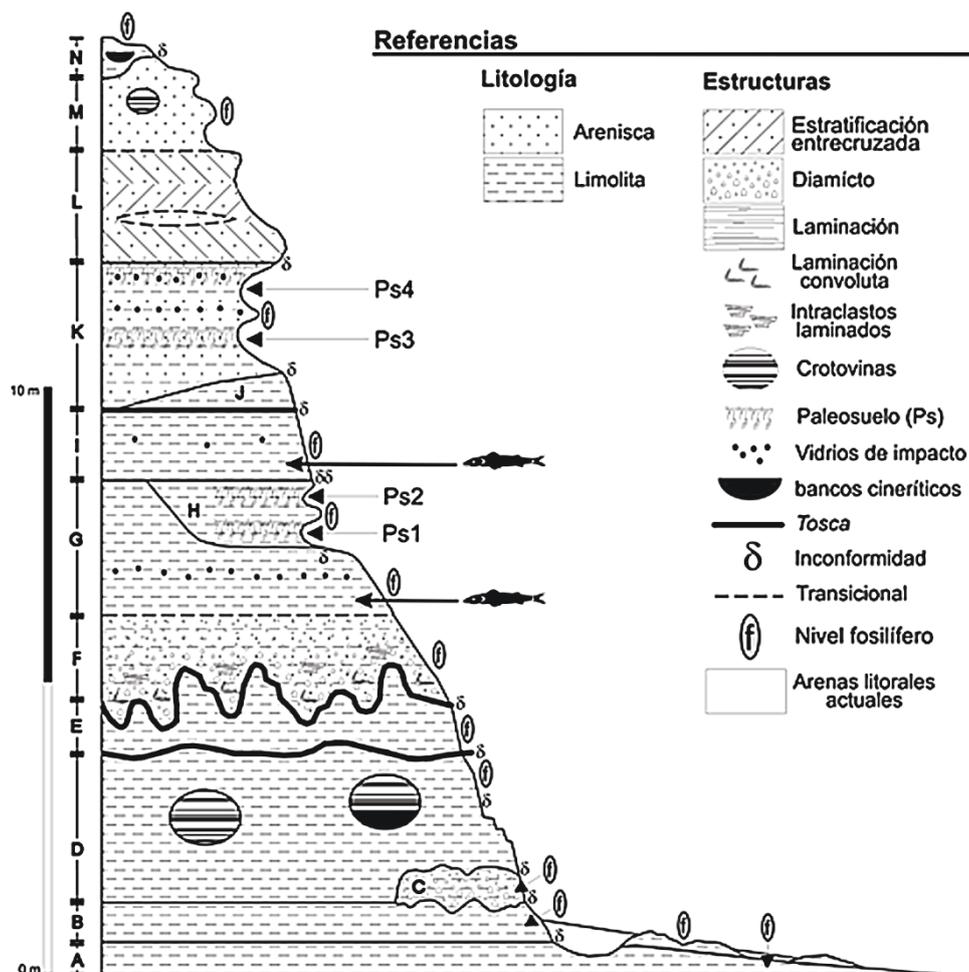


Figura 17. Perfil estratigráfico integrado de la localidad Centinela del Mar (modificado de Bogan *et al.*, 2009).

-Localidad fosilífera Paso Otero, río Quequén Grande, provincia de Buenos Aires

La localidad Paso Otero es un conjunto de 12 sitios arqueológicos de la región Pampeana, ubicada en la parte media de la cuenca del río Quequén Grande (Figura 16). Esta localidad es el foco de varias investigaciones geológicas y paleontológicas y han proporcionado reconstrucciones paleoambientales detalladas y asociaciones de animales en la transición Pleistoceno-Holoceno y Holoceno temprano (Tonni y Fidalgo, 1978; Tonni y Laza, 1980; Tonni *et al.*, 1985; Bargo *et al.*, 1986; Prado *et al.*, 1987; Prado y Cerdeño, 1998; Politis *et al.*, 1991; Martínez, 1999).

El valle de relleno consiste generalmente en depósitos aluviales y lacustres del Pleistoceno tardío y Holoceno de la Formación Luján y Formación La Postrera (Fidalgo *et al.*, 1973a,b; Fidalgo *et al.*, 1975; Fidalgo *et al.*, 1991; Fidalgo, 1992; Tonni y Fidalgo, 1978; Tonni *et al.*, 1999, 2001; Tonni *et al.*, 2003; Dillon y Rabassa, 1985; Carbonari *et al.*, 1992; Bonadonna *et al.*, 1995; Prado y Alberdi, 1999; Zárate *et al.*, 1996, 1998, 2000). El relleno del valle aluvial del Holoceno, posee sedimentos eólicos, y los sedimentos palustres, incluyendo la parte superior del Miembro Guerrero (~10000 C¹⁴ años AP), superior Miembro Río Salado (~3000 años C¹⁴ AP), y la inferior de la Formación La Postrera (~2400 C¹⁴ años AP). Los suelos de la región incluyen Puesto Callejón Viejo (10000 a 9400 años C¹⁴ AP) y el Puesto Berrondo (~4800 años C¹⁴ AP). En la cuenca media del río Quequén Grande, el suelo que se desarrolló entre la parte superior del Miembro Guerrero de la Formación Luján ha dado fechas consistentes al Holoceno temprano y que se relaciona con el paleosuelo Puesto Callejón Viejo. En cuanto al paleosuelo Puesto Berrondo, ha sido referido para el Holoceno medio en la localidad La Horqueta (Zárate *et al.*, 1998).

Para el Plioceno tardío y el Pleistoceno tardío se han descrito faunas locales en la localidad Paso Otero (Tonni y Laza, 1980; Prado *et al.*, 1987, 2005; Prado y Cerdeño, 1998; Tonni *et al.*, 1999, 2003). Para finales del Pleistoceno la fauna local del Miembro Guerrero corresponde a la expresión terminal del Lujanense (Bargo *et al.*, 1986; Cione y Tonni, 1995, 1996). La fauna local está representada por una gran variedad de aves y roedores, grandes herbívoros, principalmente especies de pastizales abiertos, junto con tres miembros carnívoros. Las diferencias en las asociaciones de animales entre los miembros La Chumbiada y Guerrero reflejan un cambio ambiental y climático, desde los pastizales húmedos arbustivos (La Chumbiada) con un predominio de condiciones cálidas y húmedas, a estepa de pastizales secos (Guerrero) con herbívoros en

condiciones frías y secas (Prado y Alberdi, 1999; Prieto, 2000).

El sitio Paso Otero 4, de donde provienen los restos de peces aquí estudiados, está localizado en el margen izquierdo del río Quequén Grande (Lat. 38°11'S - 59°06'O). La secuencia expuesta comienza con el Miembro Guerrero de la Formación Luján (Tonni y Fidalgo, 1978), el paleosuelo Puesto Callejón Viejo separa la última unidad del Miembro Río Salado. La secuencia termina con la deposición del suelo moderno. Los sedimentos portadores son de origen fluvial y están referidos al “Suelo Puesto Callejón Viejo” que separa el Miembro Guerrero del Miembro Río Salado de la Formación Luján, haciendo referencia a la transición cronológica Pleistoceno-Holoceno.

En este sitio, los datos derivados de los análisis de polen indican que para el final del Pleistoceno tardío (pre-10000 C¹⁴ AP) ocurrieron disturbios ambientales causadas por una fuerte actividad eólica y condiciones de aridez (Gutiérrez *et al.*, 2011). Las comunidades vegetales fueron caracterizadas por pastizales silvestres. Microrestos silíceos también muestran un predominio de condiciones áridas. En términos generales, los eventos relacionados con la humedad local (estanques, pantanos, riberas de los ríos, etc.) se registran desde el Holoceno temprano al Holoceno tardío. Asociaciones de diatomeas indican un pulso seco en condiciones de clima templado-cálido en ese momento enmarcado por momentos de condiciones más húmedas. Para el Holoceno temprano, microrestos silíceos indican un clima semiárido, cálido-templado, con oscilaciones ocasionales en la disponibilidad de agua. Hacia el Holoceno medio otro pulso de la aridez es registrado por los resultados de polen (Gutiérrez *et al.*, 2011).

Bonadonna *et al.* (1995) estudiaron la composición isotópica de gasterópodos de agua dulce en el sitio Paso Otero 1, situado en la misma orilla que el sitio Paso Otero 4. En ambos sitios, estos autores destacan la existencia de un contacto erosivo (discordancia) entre el paleosuelo Puesto Callejón Viejo y el Miembro Río Salado de la Formación Luján. Esto es interpretado como un retorno a condiciones más secas después de un pulso de mayor humedad y temperatura. Por otra parte, en la sección estratigráfica inferior del Miembro Río Salado de la Formación Luján, la variación isotópica significativa en gasterópodos de agua dulce registrados a un nivel fechado aproximado a 8700 C¹⁴ AP, también indica condiciones más secas. A escala regional, esta vuelta a las condiciones de aridez durante el Holoceno temprano también ha sido propuesta por otros autores (Tonni, 1992; Iriondo y García, 1993; Bonadonna *et al.*, 1995; Tonni *et al.*, 2003). Esto sin duda afecta a la escala de las reconstrucciones

paleoclimáticas y comunidades vegetales inferidos en cada caso. Sin embargo, en general, las condiciones, y las tendencias paleoclimáticas inferidas para ambos sitios están de acuerdo con otros modelos generales previstos para la región (Bonadonna *et al.*, 1995; Prieto, 1996; Tonni, 1992; Tonni *et al.*, 1999, 2003; Zárata *et al.*, 2000; Grill *et al.*, 2007; Quattrocchio *et al.*, 2008; entre otros).

Resumiendo:

-Final del Pleistoceno tardío, parte superior del Miembro Guerrero (c. 12000-10000 C¹⁴ AP): clima semi-árido, frío a templado; fuerte actividad eólica; perturbación del medio ambiente.

-Transición Pleistoceno-Holoceno, paleosuelo Puesto Callejón Viejo (c. 10000 C¹⁴ AP): las condiciones climáticas más benignas y estables; climas templados y húmedos; desarrollo de paleosuelos; comunidades de pasto y vegetación de cubierta moderada; fluctuaciones en la disponibilidad de agua.

-Holoceno temprano, parte baja del Miembro Río Salado de la Formación Luján (c. 10000-6600 C¹⁴ AP): condiciones climáticas subhúmedas-secas; comunidades lagunares; estepas; ciclos húmedos-secos y episodios de disponibilidad de agua limitada de c. 8800 a 7700 C¹⁴ AP.

Formación Luján

Toledo (2005) actualizó y dató el clásico perfil de Ameghino entre Luján y Jáuregui (Lat. 34° 34'S - 59° 07'O), obteniendo importante información sobre el área del noreste de la provincia de Buenos Aires, que pertenece al “Área de Paleocauces Enterrados”. Los sedimentos correspondientes a esta unidad se encuentran principalmente a lo largo del curso del río Salado, provincia de Buenos Aires. Su edad corresponde al Pleistoceno. Su ambiente de depositación es de origen continental, lacustre y fluvial. La Formación Luján comprende el “Piso Lujanense” y el “Piso Platense Fluvial” de la nomenclatura de Frenguelli.

La Formación Luján resulta una faja fluvial compuesta por dos miembros, el “Lujanense Verde” y el “Lujanense Rojo”, correlacionables con otras unidades del norte de la región Pampeana y de la Mesopotamia. Se apoya en un loess excavado por el río y sobre un conglomerado basal discontinuo compuesto por rodados de tosca. El “Lujanense Verde” es un limo verdoso masivo, carbonático. Incluye lentes de arena fina, que gradan hacia facies de planicie de inundación palustre. Correlaciona con la Formación Carcarañá y con la Formación Arroyo Feliciano de la Mesopotamia

argentina. Termina en un nivel edafizado, con estructura prismática mediana a pequeña, cutanes ferromagnésicos y sin concreciones carbonáticas (Iriondo, 2010).

El “Lujanense Rojo” representa un ciclo fluvial completo. Comienza con un conglomerado de matriz verdosa y rojiza conteniendo restos óseos y dientes de mamíferos extinguidos. Siguen hacia arriba limos y arenas finas rojizas de relleno de canal, que gradan hacia arriba a limos amarillentos. Se trata de un loess re-depositado. Su edad corresponde al Estadio Isotópico 2 y se correlaciona con la Formación Tezanos Pinto. Culmina con un nivel edafizado con rizoconcreciones y estructuras prismáticas. El techo de la Formación Luján corresponde al Piso/Edad Platense (Iriondo, 2010).

En cuanto a sus relaciones estratigráficas, el Miembro Guerrero yace en discordancia sobre la Formación Pampeano. El Miembro Río Salado yace en discordancia sobre el Miembro Guerrero o sobre el paleosuelo Puesto Callejón Viejo (la existencia, cuando no ha sido erodado, del Suelo Puesto Callejón Viejo, permite la separación del Miembro Guerrero y el Miembro Río Salado). El Miembro Río Salado es contemporáneo a la Formación Las Escobas (Fajardo *et al.*, 2009).

El Suelo Puesto Callejón Viejo está constituido por una arena limo arcillosa hasta un limo arcillo arenoso, de color preferentemente verde a verde amarillento que suele pasar, hacia la base, a arenas finas y muy finas de color castaño rojizo. El Miembro Río Salado contiene granulometría similar pero de color gris a gris blanquecino, observándose a menudo lentes de ceniza volcánica y yeso (Fajardo *et al.*, 2009).

Resumiendo, la Formación Luján está compuesta por tres miembros.

-El miembro inferior llamado Miembro La Chumbiada es una unidad fluvial y lacustre de arenas. La depositación de éste comenzó antes de 30000 C¹⁴ años AP (Tonni *et al.*, 2003).

-El Miembro Guerrero es una unidad de arenas fluvio-lacustres, en la cual se depositaron limos arcillosos de coloración verde amarillenta, que incluyen con frecuencia yeso en forma de “rosetas”, su deposición comenzó aproximadamente hace 21040 ± 450 años C¹⁴ AP y cesó hace 10290 ± 130 años AP C¹⁴ (Tonni *et al.*, 2003). Un suelo regional bien desarrollado conocido como Suelo Puesto Callejón Viejo está formado en la parte superior del Miembro de Guerrero y la separa de la suprayacente Miembro Río Salado.

-El Miembro Río Salado de la Formación Luján, es una unidad fluvio-lacustre y palustre, conformada por limos arenosos a arcillosos, predominantemente grisáceos

blanquecinos, frecuentemente con buena estratificación en el sector inferior, alternando capas claras con otras de gran proporción de materia orgánica. Las dataciones para río Salado varían entre 10070 ± 140 años AP y 2830 ± 90 años C^{14} AP (Tonni, 2009). Dentro de este miembro se halla otro suelo regional enterrado conocido como Suelo Puesto Berrondo. Su edad de formación se estima entre 5000 y 4000 años C^{14} AP (Zárate *et al.*, 2000), pero puede ser tan joven como 2000 años C^{14} AP (Tonni *et al.*, 2001) y está enterrado por depósitos de inundación.

Tonni *et al.* (2001) han propuesto que los principales eventos pedogenéticos están situados cronológicamente en el Holoceno temprano (10000-7000 años C^{14} AP), definiendo un paleosuelo sin nombre; el Holoceno medio (6500-4000 años C^{14} AP) representado por el Suelo Puesto Callejón Viejo, y en el Holoceno tardío (3000-2000 años C^{14} AP) con el Suelo Puesto Berrondo (véase también Fucks *et al.*, 2007). La edad de estos suelos puede variar según la región (Tonni *et al.*, 2001; Fucks *et al.*, 2007).

-Localidad fosilífera Arroyo del Azul, provincia de Buenos Aires

Las muestras provienen de niveles aflorantes del cauce del Arroyo del Azul, cuando es cortado por la ruta nacional 3 a la altura de la ciudad homónima (Lat. $36^{\circ} 50'S - 59^{\circ} 54'O$) (Figura 16). Los sedimentos son referidos a la Formación Luján, Piso/Edad Lujanense. En esta misma localidad se recolectaron girogonites de *Tolypella intricata*, asociada a los ostrácodos *Cypridopsis vidua* y *Heterocypris* sp., además de gastrópodos (moluscos) en niveles del Holoceno tardío (García, 1996).

-Cascada del Paleolama, río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires

La localidad fosilífera estudiada, denominada informalmente “Cascada del Paleolama” se encuentra sobre ambos márgenes del río Quequén Salado, límite entre los partidos de Coronel Dorrego y Tres Arroyos, unos 11 km. aguas arriba de su desembocadura en el Océano Atlántico (Lat. $38^{\circ} 49' 30''S - 60^{\circ} 32' 06''O$) (Figura 16).

La unidad D (Figura 18) es la portadora de los materiales aquí estudiados, aflora sobre ambos márgenes del río. Se trata de sedimentos de origen fluvio lacustres referidos al Miembro Guerrero de la Formación Luján, Pleistoceno tardío. Esta unidad se caracteriza por la presencia de sedimentos limo-arcillosos masivos, con cuarteamiento superficial moderado, color verde blanquecino a gris verdoso. Varios de

los taxones registrados en esta unidad (e.g., *Graomys griseoflavus*, *Microcavia australis*, *Macrauchenia patachonica*, *Hemiauchenia paradoxa*, *Lama guanicoe*, *Stegomastodon* sp., *Equus (Amerhippus) neogaeus*) se corresponden con aquellos de la Biozona de *Equus (Amerhippus) neogaeus*, base bioestratigráfica del Piso/Edad Lujanense (véase Cione y Tonni 1995a,b; Pardiñas *et al.*, 1996). La fauna recuperada de la unidad D incluye un conjunto de indicadores de condiciones sensiblemente más cálidas que las actuales para la misma área. Esta unidad D se habría depositado durante un evento cálido representado por el último interglacial. Dataciones radiocarbónicas dan una edad entre 15370 años AP para el Miembro Guerrero de la Formación Luján (Bonadonna *et al.*, 1995).

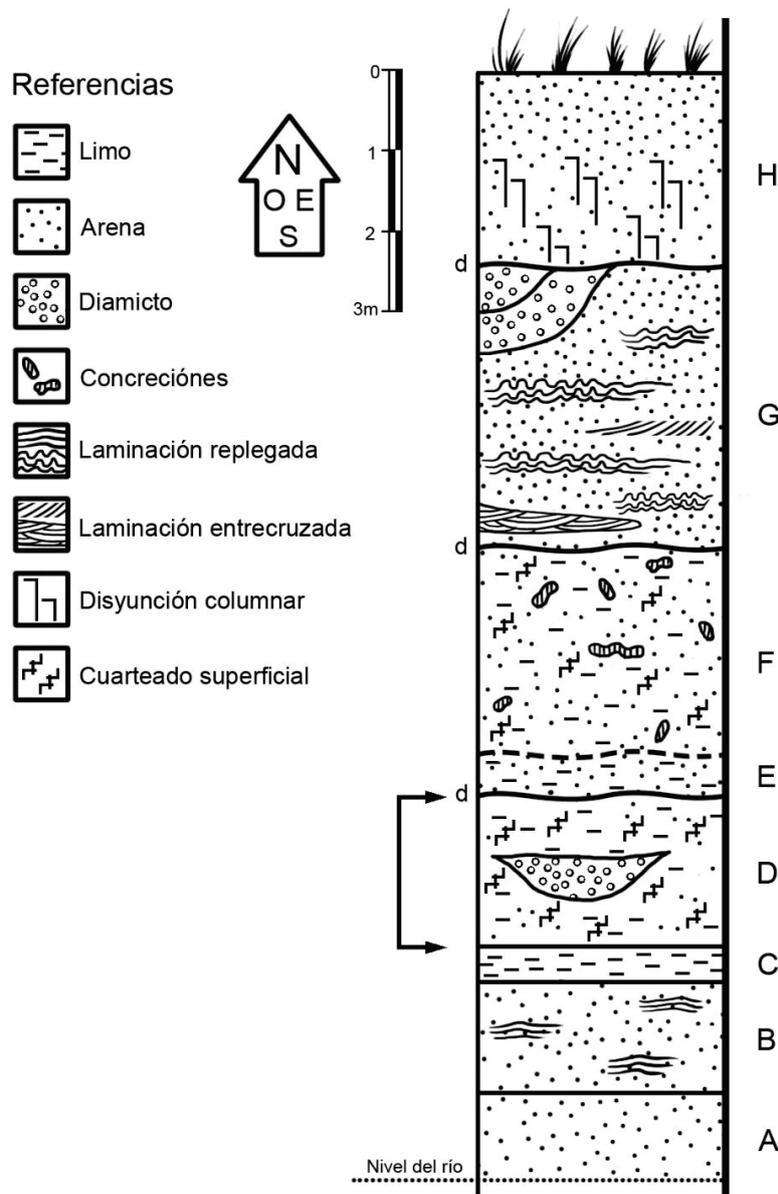


Figura 18. Perfil estratigráfico esquemático de la localidad Cascada del Paleolama, río Quequén Salado (margen izquierda) (modificado de Pardiñas *et al.*, 1996).

Capítulo 5. Los peces continentales actuales de la Argentina

5.1 *Los grupos sudamericanos de peces actuales*

En América del Sur, los peces actualmente dominantes son teleósteos. Dentro de este clado predominan los ostariofisos otofisi correspondientes a los órdenes Siluriformes, Gymnotiformes y Characiformes. Otros órdenes abundantes son los Cyprinodontiformes, Atheriniformes y Perciformes, con las familias Cichlidae, Percichthyidae, Sciaenidae y Perciliidae (véase Malabarba *et al.*, 1998).

La contribución de Ringuet *et al.* (1967) es una de las primeras publicaciones que reunió prácticamente la totalidad de la información disponible sobre las especies de agua continentales de Argentina, con 342 especies registradas en el país. Desde entonces, se han publicado varios cientos de trabajos relacionados con la biogeografía, sistemática y ecología de peces continentales, la mayoría reunidos en los diversos trabajos de recopilación hechos por López y colaboradores (1981, 1982, 1986, 1987, 1989, 1993 y 1994). Una reciente publicación realizada por Liotta (2005) estima que el número de especies en la actualidad es de 525, es decir unas 183 especies más que 38 años atrás.

5.2 *Ictiogeografía del área austral de América del Sur*

La biogeografía de los peces continentales sudamericanos ha sido estudiada por autores como Eigenmann (1909), Darlington (1957), Géry (1969), Ringuet (1975), Arratia (1997); Almirón *et al.* (1997); Casciotta *et al.* (1999), Albert y Reis (2011), entre otros.

Eigenmann (1909) habría propuesto tres regiones: Brasiliana, Andina y Patagónica. Ringuet (1975), en cambio, consideró dos subregiones ictiogeográficas en la región Neotropical: Brasileña y Austral. Se fundamentó en la notable singularidad de los peces patagónicos y chilenos (los cuales tienen pocos caracteres en común con el resto de la ictiofauna sudamericana) y en el reconocimiento de que los peces andinos no son esencialmente distintos a los brasílicos.

La Subregión Austral incluye Patagonia, Cuyo, Sur y centro de Chile (Ringuet, 1975; Arratia, 1997; Dyer, 2000). La ictiofauna austral comprende escasísimas especies,

menos de 25 especies (Almirón *et al.*, 1997; Arratia, 1997; Menni, 2004), sin embargo, presenta un elevadísimo grado de endemismo (Arratia *et al.*, 1983). La subregión Austral se caracteriza por la presencia de algunos bagres de la familia (Diplomystidae, *Hatcheria*, especies de *Trichomycterus*, grupos exclusivos de Chile, como *Bullockia* y *Nematogenys*); los Percichthyidae (*Percichthys*), Galaxiidae (Salmoniformes), algunos aterínidos, algunos escasos caraciformes relictuales como *Cheirodon* y *Gymnocharacinus*. Algunas especies se encuentran relacionadas filogenéticamente con peces de Australia y Nueva Zelanda (Ringuelet, 1975).

La ictiofauna Brasileña está constituida por una extraordinaria variedad de ostariofisos y, en menor medida, por perciformes, osteoglosiformes, ciprinodontiformes y otros grupos de menor importancia. Constituye la ictiofauna de agua dulce más rica y variada del mundo (Lagler *et al.*, 1977; Géry, 1969).

La Argentina es uno de los países con mayor diversidad de biomas del mundo. Su extensión alcanza los 2.791.810 km², excluyendo el territorio antártico. Esta superficie, sumada a su amplio intervalo latitudinal y altitudinal y a la gran diferencia de climas y condiciones fisiográficas, da lugar a gran variación ambiental que permite albergar una ictiofauna diversa. López *et al.* (2003) registraron más de 400 especies sin contar las exóticas. Si comparamos las estimaciones globales dadas para la región Neotropical, a Argentina le correspondería un porcentaje menor al 10% de las especies presentes en dicha área y con gradientes de disminución en el sentido E-O y N-S, como ha sido señalado por algunos autores (Ringuelet, 1961, 1975; Arratia *et al.*, 1983; López *et al.*, 2002; Menni, 2004).

Subregión Brasileña

-Provincia Parano-Platense

En este territorio se encuentra la mayor variedad de ambientes acuáticos de la Argentina: los grandes ríos de la cuenca del Plata (Pilcomayo y Bermejo, ambos de origen andino); los ríos Paraguay, Paraná, Uruguay y Río de la Plata; cuencas endorreicas; la región de esteros; el valle aluvial y la región deltaica del río Paraná; lagunas salinas como Mar Chiquita o Mar de Ansenusa situada en el NE de la provincia de Córdoba; el sistema lagunar bonaerense en relación a la cuenca del Salado y las lagunas altoandinas del noroeste; la zona del Frente Marítimo del Río de la Plata

(Boschi, 1988); humedales naturales (Canevari *et al.*, 1998; Neiff, 2001) y de origen antrópico (Schnack *et al.*, 2000); la albufera Mar Chiquita en la provincia de Buenos Aires (Iribarne, 2001); y gran cantidad de embalses, destacándose los de Yaciretá sobre el Paraná superior y el de Salto Grande sobre el río Uruguay (López, 2001).

Esta provincia ictiogeográfica alberga la mayor cantidad de especies de Argentina, representadas por gran variedad de formas con estrategias adaptativas diversas y gran número de endemismos. Encontramos a los grandes caraciformes (e.g., *Salminus brasiliensis*, *Prochilodus lineatus*) y siluriformes (*Pseudoplatystoma*) migradores, el pez pulmonado *Lepidosiren paradoxa*, los peces anuales (Rivulidae), peces de torrente (Trichomycteridae), pejerreyes (Atherinopsidae), peces aguja (Belonidae), corvinas (Scianidae), lenguados (Achiridae) y rayas de agua dulce (Potamotrygonidae), los anfibióticos de las familias Clupeidae, Engraulidae y Ariidae, representantes de la familia Cichlidae y la anguila criolla de la familia Synbranchidae (véase López y Miquelarena, 2005).

Las características faunísticas más destacables de esta provincia son las siguientes:

-En esta región se distribuyen la mayoría de las 400 especies registradas en nuestro territorio (López *et al.*, 2003).

-Los ríos Paraguay, Paraná y Uruguay actúan como corredores faunísticos, facilitando la entrada de elementos tropicales y subtropicales de la fauna acuática. El Río de la Plata ha permitido el ingreso de fauna de origen marino.

Con respecto a los gradientes de disminución ictiofaunística en sentido este-oeste y norte-sur vemos que:

-En el sentido norte-sur se observa que la ictiofauna del río de la Plata representa sólo el 30% de la totalidad de especies de la provincia Parano-Platense (López *et al.*, 2003).

-La cuenca del Salado de la provincia de Buenos Aires y su sistema lagunar sólo posee el 10% de las especies presentes en la provincia Parano-Platense, constituyéndose en el límite meridional de grupos de amplia distribución (e. g. curimátidos y loricáridos). De acuerdo con Ringuelet (1961), esta región de carácter ecotonal es una zona de transición y de retracción faunística subtropical.

-Aproximadamente entre los 37° y 39° S se mantiene la presencia de elementos

brasílicos representados por las familias Clupeidae, Characidae, Pimelodidae, Callichthyidae, Heptapteridae, Loricariidae, Anablepidae, Cichlidae, Rivulidae y Synbranchidae. Los representantes de estas familias, distribuidos en la cuenca del Salado y sur de esta región, conforman un grupo de especies eurioicas que resisten valores extremos de diversos factores (temperatura, salinidad, pH), lo que sumado a causas históricas explicarían su distribución actual (Menni, 2004).

En síntesis

Existe un endemismo marcado de la ictiofauna sudamericana, incluida la argentina (Menni, 2004). En nuestro país el número total de familias es de 47, 183 géneros, tres de ellos endémicos y 71 especies endémicas, lo que significa un 1,6% y un 16,2% de la totalidad de los géneros y especies sudamericanos, respectivamente (véase López y Miquelarena, 2005).

La inmensa mayoría de la ictiofauna sudamericana en número de especies, géneros y familias se concentra en las cuencas Amazónica y Paranaense. En el caso de Argentina, la mayor cantidad de especies (410), géneros (179) y familias (45) se encuentran en la provincia Parano-Platense (Menni, 2004). Existe una ictiofauna patagónica o patagónico chilena, pobre en número de especies, de notable endemismo y diferente a la Brasílica. La provincia Patagónica posee 15 especies, seis de ellas endémicas (40%).

En cuanto a los peces continentales, vemos que como producto de factores históricos, ecológicos y el dinamismo propio de los límites de los territorios zoogeográficos (Ringuelet 1961), un componente “brasílico” alto se distribuye en mayor grado en la provincia Parano-Platense, con algunos representantes en las provincias Andino-Cuyana y Patagónica. Además, existe un componente “andino-patagónico” conformado por especies endémicas de tricomicteridos, diplomistidos, pejerreyes y percictidos y galaxidos del orden Osmeriformes en el caso del territorio patagónico. En la actualidad hay algunos cursos de agua en los que cohabitan algunos pocos representantes brasílicos con australes (e.g., *Odontesthes bonariensis* en los ríos Colorado y Negro, norte de Patagonia; Almirón *et al.*, 1997).

Capítulo 6. Resultados

En este capítulo se dan a conocer los taxones registrados en el Cuaternario de la Argentina. Se utilizó la clasificación filogenética disponible en www.deepfin.org. Para cada taxón, se presenta una descripción de los restos óseos que lo conforman, indicando el número de colección y detallando la procedencia geográfica y estratigráfica del ejemplar en cuestión. Para aquellos taxones que no han podido ser localizados en las diferentes colecciones, se presenta la información obtenida a partir de la bibliografía (descripciones originales, dibujos, etc.). Luego se presenta las descripciones de los taxones actuales de comparación, con la descripción detallada de las ornamentaciones de los diferentes componentes óseos de la cintura pectoral y aleta dorsal de los Siluriformes. En la última sección se analiza las distribuciones geográficas de los taxones en el pasado y en la actualidad.

6.1 Peces Cuaternarios según localidades fosilíferas

Localidad fosilífera Mansilla, provincia de Formosa

Megaclase Osteichthyes

Superclase Actinopterygii

Clase Actinopteri

Subclase Neopterygii

Infraclase Teleostei

Megacohorte Osteoglossocephalai *sensu* Arratia, 1999

Supercohorte Clupeocephala *sensu* Arratia, 2010

Cohorte Euteleosteomorpha

Subcohorte Neoteleostei

Infracohorte Eurypterygia

Sección Ctenosquamata

Subsección Acanthomorphata

División Euacanthomorphacea *sensu* Johnson & Patterson, 1993

Subdivisión Percomorphaceae

Serie Anabantomorpharia

Orden Synbranchiformes *sensu* Gosline, 1983

Suborden Synbrancoidei

Familia Synbranchidae

Synbranchus marmoratus Bloch, 1795

Material referido. PVE-F 103, vértebras precaudales (Fig. 19).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Localidad de Mansilla, provincia de Formosa, Formación Río Bermejo, Holoceno temprano.

Descripción. El cuerpo vertebral presenta la cara anterior de contorno subcircular, de superficie plana o levemente cóncava, con una pequeña hendidura central (**HC**). La cara posterior del cuerpo vertebral es más amplia que la cara anterior, presenta una profunda cavidad cónica. Los arcos neurales (**AN**) presentan paredes amplias y gruesas, aunque la espina neural (**EN**) se halla fragmentada en la mayoría de los ejemplares. Las parapófisis (**Pa**) se originan muy próximas a la superficie ventral del cuerpo vertebral y se proyectan ventrolateralmente. Las mismas son amplias en toda su extensión, pero gruesas anteriormente y más delgadas posteriormente.

Comentarios. Las características morfológicas compartidas en todas las vértebras de los Synbranchidae son el arco neural (**AN**) alargado, casi de perfil rectangular y que se extiende prácticamente en toda la longitud del centro vertebral, la espina neural (**EN**) es corta y robusta. Las vértebras precaudales presentan una morfología particular, en la cara anterior del cuerpo vertebral es plana (platicélicas), mientras que la cara posterior es mucho más ancha y cóncava. Las parapófisis (**Pa**) de las vértebras precaudales son amplias, y presentan un gran desarrollo posterior de la lámina ósea que se proyecta ventralmente. Estos materiales que fueron asignados tentativamente a *Synbranchus marmoratus* por Bogan *et al.* (2012a), en la presente revisión se confirma la asignación a este taxón debido a que las distribuciones actuales de las restantes especies de este género son restringidas y no estarían vinculadas a las cuencas de Argentina. De esta manera se descarta que sea *Synbranchus lampreia* porque esta especie sólo se conoce para el río Goiapi, un tributario del río Arari en el estado de Pará, Brasil, mientras que *Synbranchus madeirae* se distribuye en la cuenca superior del río Madeira, Brasil (Eschmeyer y Fong, 2014).

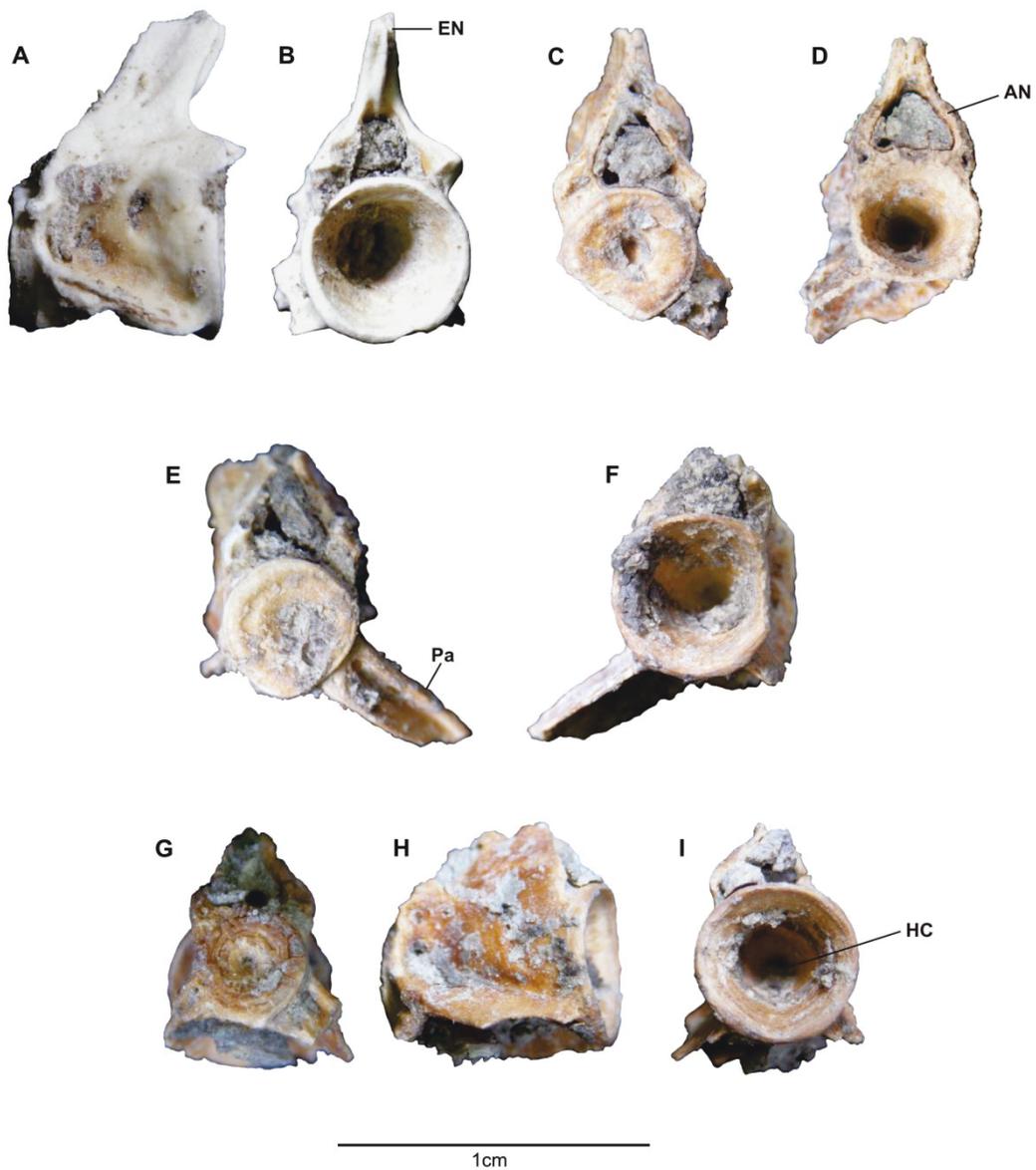


Figura 19. Peces fósiles de la Fm. Río Bermejo, localidad Mansilla, provincia de Formosa. *Synbranchus marmoratus* PVE-F 103, vértebras precaudales, vista lateral (A y H), posterior (B, D, F, I), anterior (C, E, G).

El Veinte, provincia de Santiago del Estero

Cohorte Otomorpha

Subcohorta Ostariophysa

Sección Otophysa

Superorden Characiphysae

Orden Characiformes

Suborden Characoidei

Familia Prochilodontidae

Prochilodus lineatus (Valenciennes, 1837)

Material referido. MLP 79-XI-30-36, opérculo (Fig. 21 G, H); MLP 79-XI-37-40, preopérculo.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Yacimiento arqueológico “El Veinte”, provincia de Santiago del Estero. 1000-1200 años DC.

Descripción. El opérculo es un hueso delgado y plano, mide 35 mm. de altura y 17 mm. de ancho. En el extremo dorso anterior presenta un engrosamiento, con una superficie de articulación cóncava que aloja el cóndilo hiomandibular. El lado externo del opérculo posee surcos paralelos en forma radial que nacen a la altura de la articulación. En el lado interno del opérculo se observan puentes óseos engrosados que nacen de la articulación y se dirigen hacia la parte inferior haciéndose menos notables (Fig. 21 G, H).

Comentarios. Actualmente en Argentina se encuentra una especie de la familia Prochilodontidae, *Prochilodus lineatus*. Es una especie de amplia distribución, habita las cuencas de los ríos Paraná y Paraguay. Cabe destacar que Ringuelet *et al.* (1967) reporta *P. argenteus* en las provincias de Misiones y Chaco. Esta especie es endémica del río San Francisco en Brasil (Castro y Vari, 2003).

Cione *et al.* (1979) reporta este material a *Prochilodus platensis* siguiendo a Ringuelet *et al.* (1967). El ejemplar aquí estudiado concuerda con la asignación a *P. lineatus* por la similitud en la morfología opercular, por ejemplo en el canal sensorial, el patrón de túbulos, la proporción entre las zonas anterior y posterior del canal.

Familia Erythrinidae

Hoplias cf. malabaricus (Bloch, 1794)

Material referido. MLP 79-XI-30-08-13, cuatro dentarios izquierdos (Fig. 21 O-T).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Yacimiento arqueológico “El Veinte”, provincia de Santiago del Estero. 1000-1200 años DC.

Descripción. El dentario más completo tiene la serie dental anterior (**S.D.a**) que llevaría 16 dientes en total, algunos de ellos se encuentran conservados. La misma está compuesta desde la sínfisis hasta la parte posterior de la siguiente manera: un pequeño diente cónico, dos alvéolos pequeños, dos dientes caniniformes de gran tamaño (éstos poseen una base es ancha y sus puntas se dirigen lingualmente, el primero de ellos es más delgado y más pequeño que el segundo diente), un alvéolo, un diente cónico de pequeño tamaño (pero mayor que el primero de la serie dental), otro alvéolo (aparentemente estos tres últimos tendrían el mismo tamaño de dientes), un diente mediano, un alvéolo grande, un diente cónico pequeño, un diente caniniforme de tamaño mediano, dos dientes más pequeños de forma cónica (que disminuyen su altura y dimensión conforme se acerca hacia la parte distal del dentario), un alvéolo de gran tamaño y otro más pequeño.

Seguidamente, en posición lingual (interna), la serie dentaria posterior (**S.D.p**) posee ocho diminutos dientes cónicos. La cara externa del dentario tiene un patrón de ornamentación de rugosidades o pliegues longitudinales en la parte superior y surcos con orificios en la parte inferior. Además se observan dos grandes poros inferiores del canal sensorial mandibular (**PCSM**). La longitud del dentario es de 18 mm. (Fig. 21 O-Q).

En el otro dentario izquierdo la serie dental anterior o labial está conformada por tres alvéolos de pequeña dimensiones, un alvéolo correspondiente al caniniforme que no se preserva en este ejemplar, un diente caniniforme de gran tamaño conservado, tres alvéolos de pequeño tamaño, dos alvéolos que corresponderían a caniniformes de tamaño mediano que no se hallan preservados, un pequeño alvéolo, otro de mayor dimensión y otro alvéolo de tamaño mediano. Así la serie dental anterior (**S.D.a**) estaría compuesta por 13 dientes, de los cuales sólo dos se conservan. Seguidamente, en posición lingual, la serie dentaria posterior (**S.D.p**) estaría formada por ocho piezas dentarias de las cuales sólo se conserva un diente cónico diminuto. En la parte inferior externa del dentario se observan dos poros correspondientes al canal sensorial

mandibular (**PCSM**). La longitud total es de 21 mm. (Fig. 21 R-T).

La sínfisis está conservada en algunos ejemplares donde se observan cuatro repliegues óseos. En vista dorsal los dentarios presentan dos muescas (**Mu**) de posición anterior a los primeros caniniformes premaxilares de gran tamaño. En vista medial los dentarios poseen dos fosas, la fosa anterior (**Fa**) y la fosa posterior (**Fp**) donde se inserta el músculo *abductor mandibulae*. Ambas fosas se encuentran separadas por un puente óseo (**Po**) de aproximadamente un cuarto de anchura de la fosa anterior. Ninguno de los ejemplares estudiados conserva los huesos articular, angular ni coronomeckeliano.

Comentarios. Tres especies de la familia Erythrinidae se encuentran en Argentina: *Hoplias malabaricus*, *Hoplerythrinus unitaeniatus* y *Erythrinus erythrinus* (López *et al.*, 2003; Liotta, 2005; Eschmeyer y Fong, 2014). Además, los restos fósiles se compararon con *Hoplias aimara* y *Hoplias lacerdae*.

Los restos fósiles se asemejan a las especies de *Hoplias* por presentar una amplia y elongada fosa anterior separada de la fosa posterior por un puente óseo delgado, mientras que *Hoplerythrinus unitaeniatus* y *Erythrinus erythrinus* presentan la fosa anterior reducida (véase Gayet *et al.*, 2003).

También es posible diferenciar los géneros por su dentición. Se descarta que sea *Hoplerythrinus* porque posee dientes cónicos y carece de caninos. En cambio *Hoplias* posee dientes caninos más una serie de dientes cónicos, siendo los dientes de *Hoplias* pedicelados. Además, existen diferencias en la serie dental posterior o lingual, en las especies de *Hoplias* la serie dental posterior comienza a nivel del último diente de la serie dental anterior o labial, mientras que en *Erythrinus erythrinus* y *Hoplerythrinus unitaeniatus* la serie dental posterior desaparece.

En cuanto a las muescas que presenta el borde lateral externo y anterior del dentario corresponden a los dos grandes caninos premaxilares, se descarta que sea *Hoplias lacerdae* porque sólo presenta una muesca, y a *Erythrinus erythrinus* y *Hoplerythrinus unitaeniatus* porque carecen de las éstas. Sin embargo, los restos se asemejan a *H. malabaricus* y *H. aimara* porque presentan las dos muescas.

Además se comparó la fórmula dentaria de *H. lacerdae*, *H. aimara* y *H. malabaricus* de acuerdo a Gayet *et al.* (2003), Mattox *et al.* (2006) y Miquelarena (1986).

Según Mattox *et al.* (2006) la serie dental anterior de *Hoplias aimara* está compuesta por cinco dientes menores, dos grandes caninos, siendo el posterior más grande que el anterior, y 12 dientes cónicos. Mientras que la serie posterior estaría

compuesta por 25 pequeños dientes. De acuerdo a Gayet *et al.* (2003) la serie dental anterior de *H. aimara* está compuesta por tres dientes menores, dos caniniformes grandes, cinco dientes menores y seis dientes medianos. Así la serie dental anterior estaría formada por 16 dientes, mientras que la serie dentaria posterior está formada por 15 dientes cónicos (Figura 20 B).

De acuerdo a Miquelarena (1986) *Hoplias malabaricus* posee un dentario con dientes caniniformes de diferentes tamaños, la serie dental anterior está compuesta por tres dientes menores, dos caniniformes grandes, cuatro dientes menores que preceden a un caniniformes mediano, posteriormente a éste le siguen tres dientes pequeños, un cuarto caniniforme de tamaño grande seguido por tres dientes pequeños y un último caniniforme mediano. Así la serie dental anterior estaría compuesta por 18 dientes. Seguidamente, la serie dental posterior o lingual, es interna y está formada por 18 pequeños dientes cónicos. Internamente numerosos dientes de reemplazo alojados en el surco óseo.

De acuerdo a Gayet *et al.* (2003), la serie dental anterior de *H. malabaricus* está formada por cuatro dientes menores, dos grandes caninos, cuatro dientes menores, un caniniforme mediano, posteriormente le sigue un diente pequeño, un caniniforme mediano, dos pequeños dientes, un caniniforme mediano y tres últimos dientes pequeños. Así la serie dental anterior estaría formada por 19 dientes, mientras que la serie dental posterior está formada por 13 pequeños dientes cónicos (Figura 20 A).

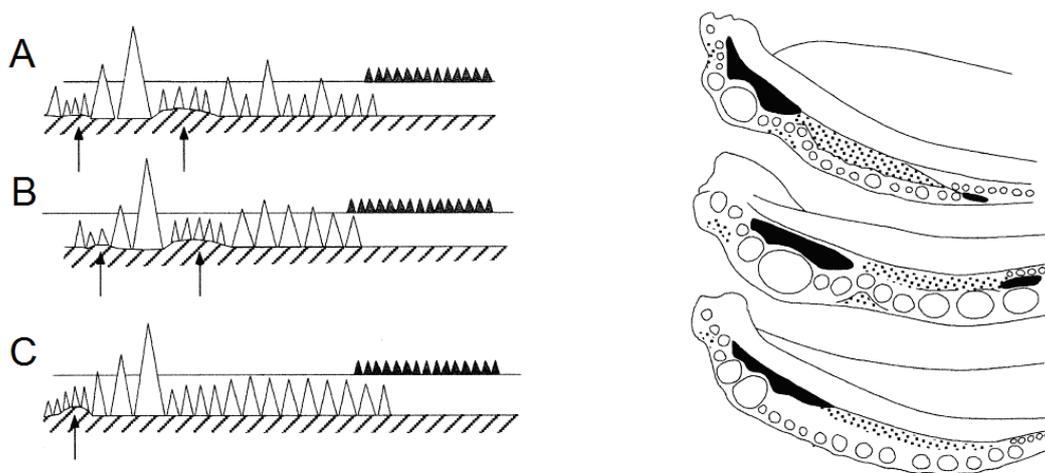


Figura 20. Representación esquemática de dentarios izquierdos de *Hoplias malabaricus* (A), *Hoplias aimara* (B) y *Hoplias lacerdae* (C). Izquierda: vista lingual, Derecha: vista oclusal. Las fechas indican la ubicación de las muescas del lado externo del dentario (modificado de Gayet *et al.*, 2003).

El material aquí revisado fueron reportados por Cione *et al.* (1979) como *Hoplias malabaricus*. Sin embargo, se mantiene tentativamente esta asignación a *H. malabaricus* por la leve variación en la dentición de los dentarios hallados y por el grado de fragmentación de éstos.

Sólo se conocen dientes aislados asignados a la familia Erythrinidae en Fm. El Molino del Cretácico Superior y en la Fm. Santa Lucía del Paleoceno, ambas localidades de Bolivia. Otros dientes asignados a *Hoplias* sp. fueron reportados para el Mioceno de Ecuador y Colombia (véase Roberts, 1975; Lundberg, 1997; Monsch, 1998) y Mio-Plioceno de Brasil (véase Gayet *et al.*, 2003).

Orden Siluriformes

Suborden Loricarioidei

Familia Callichthyidae

Hoplosternum littorale (Hancock, 1828)

Material referido. MLP 79-XI-30-42 a 50, nueve espinas pectorales (Fig. 21 I-L).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Yacimiento arqueológico “El Veinte”, provincia de Santiago del Estero. 1000-1200 años DC.

Descripción. Espina pectoral derecha completa bien osificada, mide 48 mm. de longitud total, carece de denticulaciones en toda su extensión, sus márgenes dorsal, anterior y ventral se encuentran cubiertas por pequeñas protuberancias. El margen medial o posterior posee un surco longitudinal (SL) poco profundo, paralelo al aje mayor de la espina. El extremo distal de la espina se encuentra curvado dorsalmente formando un ángulo de 90° aproximadamente. El cuello (Cu) de la espina es liso. La cavidad articular (c.ar) es alargada. El proceso dorsal (d.pr) de la espina está bien desarrollado y presenta un fino estriado, el proceso anterior (ant.pr) es un poco menor al proceso dorsal y el proceso ventral se halla fragmentado (Fig. 21 I-L).

Comentarios. En Argentina existen dos géneros de calíctidos de mayor tamaño: *Hoplosternum* y *Callichthys*. Los restos fueron dados a conocer por Cione *et al.* (1979) quien lo asignó a cf. *Hoplosternum*. Sin embargo, el presente estudio más detallado de los materiales permitió asignarlo a *Hoplosternum littorale* ya que esta especie en su período reproductivo el extremo de la espina pectoral se curva hacia arriba en los machos (Casciotta *et al.*, 2005, Almirón *et al.*, 2008).

En las tallas inferiores, el hemiradio dorsal (rama dorsal) es dentado en toda su

extensión. Los dientes son cortos, de perfil triangular, con una punta por base y en su mayoría perpendiculares o algo antrorsas (dirigidas hacia la parte proximal de la espina). Cuando la talla es mayor se observa una reducción paulatina en la altura de los dientes. Finalmente, en individuos adultos, el dentado es totalmente reabsorbido sin quedar ningún vestigio de su presencia.

Fósiles de calíctidos asignados tentativamente al género *Hoplosternum* se conocen en las faunas de La Venta y Acre (Lundberg, 1997; Reis, 1998).

Suborden Siluroidei

Familia Pimelodidae

Pimelodus albicans (Valenciennes, 1840)

Material referido. MLP 79-XI-30-30, fragmento de cleitro; MLP 79-XI-30-31, fragmento de espina dorsal; MLP 79-XI-30-32 a 35, cuatro fragmentos de espinas pectorales (Fig. 21 M, N).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Yacimiento arqueológico “El Veinte”, provincia de Santiago del Estero. 1000-1200 años DC.

Descripción. Fragmento de cleitro donde el proceso dorsal se halla fragmentado, mientras que el proceso humero-cubital se encuentra completo. El cleitro está ornamentado en su mitad inferior por pequeñas protuberancias y concavidades redondeadas y algo desordenadas. Distalmente la ornamentación se vuelve más ordenada en forma de surcos y crestas paralelas y con una serie de orificios en el fondo de los surcos. En vista medial el cleitro conserva la ranura medial del cleitro donde articula el proceso dorsal de la espina pectoral. El escápulo-coracoides se extiende anteriormente y presenta una sínfisis interdigitada en su mitad anterior, siendo la posterior recta. Mide 4,5 cm. de longitud.

Fragmento de espina dorsal, posee la cavidad articular pequeña y de forma redonda. Parte de la región articular se encuentra fragmentada, al igual que la región distal. El margen anterior es edéntulo, mientras que el margen posterior de la espina posee pequeñas denticulaciones compuestas por dientes triangulares, de base ancha, con una punta por cada base, y de orientación perpendicular al eje mayor de la espina. A medida que se van acercando a la región proximal las denticulaciones disminuyen de tamaño. Las superficies dorsal y ventral están recorridas por una serie de crestas y

surcos discontinuos y paralelos al eje mayor de la espina. Mide 2,5 cm. de longitud.

Los fragmentos de espina pectorales (Fig. 21 M, N) derecha e izquierda, poseen la cavidad articular (**c.ar**) de forma triangular. Las superficies dorsal y ventral se encuentran recorridas por surcos y crestas continuas y paralelas al eje mayor de la espina desde el cuello al ápice. El margen anterior presenta finas y pequeñas denticulaciones triangulares que se dirigen hacia la parte distal (retrorsas), mientras que las de la región media se vuelven perpendiculares. El margen medial posee denticulaciones triangulares un poco mayores a las del margen contrario. Los dentículos tienen una punta por base y se dirigen hacia la parte proximal (antrorsa). Miden de 2,7 a 3 cm. de longitud total. En la región articular el proceso dorsal (**d.pr**) está ornamentado por finas crestas y surcos paralelas dando un aspecto estriado, en el borde del este proceso se encuentran estas ornamentaciones algo desordenadas. La cara inferior del proceso anterior (**ant.pr**) se encuentra ornamentada por pequeñas protuberancias.

Comentarios. Actualmente se conocen nueve especies de *Pimelodus* en Argentina. *P. absconditus*, *P. argenteus*, *P. brevis*, *P. britskii*, *P. misteriosus*, *P. ornatus*, *P. ortmanni*, *P. albicans* y *P. maculatus*.

Los restos fueron dados a conocer por Cione *et al.* (1979) quien lo asignó a *Pimelodus* cf. *albicans*. Sin embargo, el estudio más detallado de los materiales permitió asignarlo a *Pimelodus albicans* por la similitud en morfología de las denticulaciones de esta especie, diferenciándose claramente de la morfología de las espinas de *P. maculatus*. Actualmente no hay registros de *P. absconditus*, *P. argenteus*, *P. brevis*, *P. misteriosus*, *P. ornatus* y *P. ortmanni* en Santiago del Estero.

Se conocen fósiles atribuidos al género *Pimelodus* desde el Paleógeno y Neógeno (véase Lundberg *et al.*, 2010). Cione (1986) dio a conocer restos de *Pimelodus* sp. para el Mioceno y Pleistoceno de Argentina. Lundberg (1997) reporta restos asignados tentativamente al género *Pimelodus* en el Mioceno de La Venta, Colombia.

Familia Doradidae

Doradidae indet.

Material referido. MLP 79-XI-30-18-21, dos cleitros (Fig. 21 A, B); MLP 79-XI-30-22-26, tres espinas pectorales (Fig. 21 C-F).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Yacimiento arqueológico “El Veinte”, provincia de Santiago del Estero. 1000-1200 años DC.

Descripción. El cleitro derecho está completo y se encuentra articulado con la espina pectoral. En la parte posterior se observan los dos procesos del cleitro. El proceso dorsal es una prolongación ascendente de la región postero-lateral dorsal del hueso y distalmente es bífido. El proceso dorsal anterior (**dpc**) es un poco más grande que el proceso dorsal posterior (**dpc'**). El proceso húmero-cubital (**hcp**) está situado en el margen medio-posterior del cleitro, en vista lateral pueden observarse unas ornamentaciones, como salientes irregulares. En vista medial se observa la ranura medial del cleitro donde articula el proceso dorsal de la espina pectoral (Fig. 21 A, B).

En vista medial la espina pectoral posee un dentado uniforme antrorso que va disminuyendo de tamaño hacia la parte proximal de la espina. En vista lateral el dentado es retrorso (las puntas de los dientes se dirigen hacia el ápice de la espina). En ambos márgenes cada denticulo se encuentra separado entre sí por una distancia uniforme en toda su longitud de la espina. En la zona del cuello de la espina las denticulaciones de ambos márgenes van disminuyendo de tamaño. En las superficies dorsal y ventral de la espina se observan surcos longitudinales paralelos. La cavidad articular (**c.ar**) de la espina es de forma redonda. Las espinas son en general pequeñas, la mayor mide 24 mm de longitud (Fig. 21 C-F).

Comentarios. En Argentina se encuentran los siguientes dorádidos: *Anadoras insculptus*, *Anadoras weddellii*, *Ossancora eigenmanni*, *Oxydoras kneri*, *Platydoras armatulus*, *Platydoras costatus*, *Pterodoras granulatus*, *Rhinodoras dorbignyi*, *Trachydoras paraguayensis*.

Estos materiales fueron reportados por Cione *et al.* (1979) como Doradidae indet. Las espinas son similares a las de la familia Doradidae y difieren de *Pterodoras granulatus* y de *Rhinodoras dorbignyi* por el tipo de ornamentaciones, ambas especies poseen numerosas denticulaciones en ambas márgenes, con los denticulos muy cercanos entre sí, mientras que el ejemplar fósil tiene los denticulos más espaciados. Sin embargo, no puede descartarse que pertenezcan a las otras especies.

Se conocen fósiles del Mioceno de Argentina que fueron identificados por Cione (1986) como dorádidos indeterminados. Además se conocen fósiles de la familia Doradidae para el Mioceno medio de La Venta, Colombia (Lundberg, 1997), Mioceno tardío de río Acre, Brasil (Frailey, 1986) y Fm. Urumaco, Venezuela (Sabaj *et al.*, 2007).

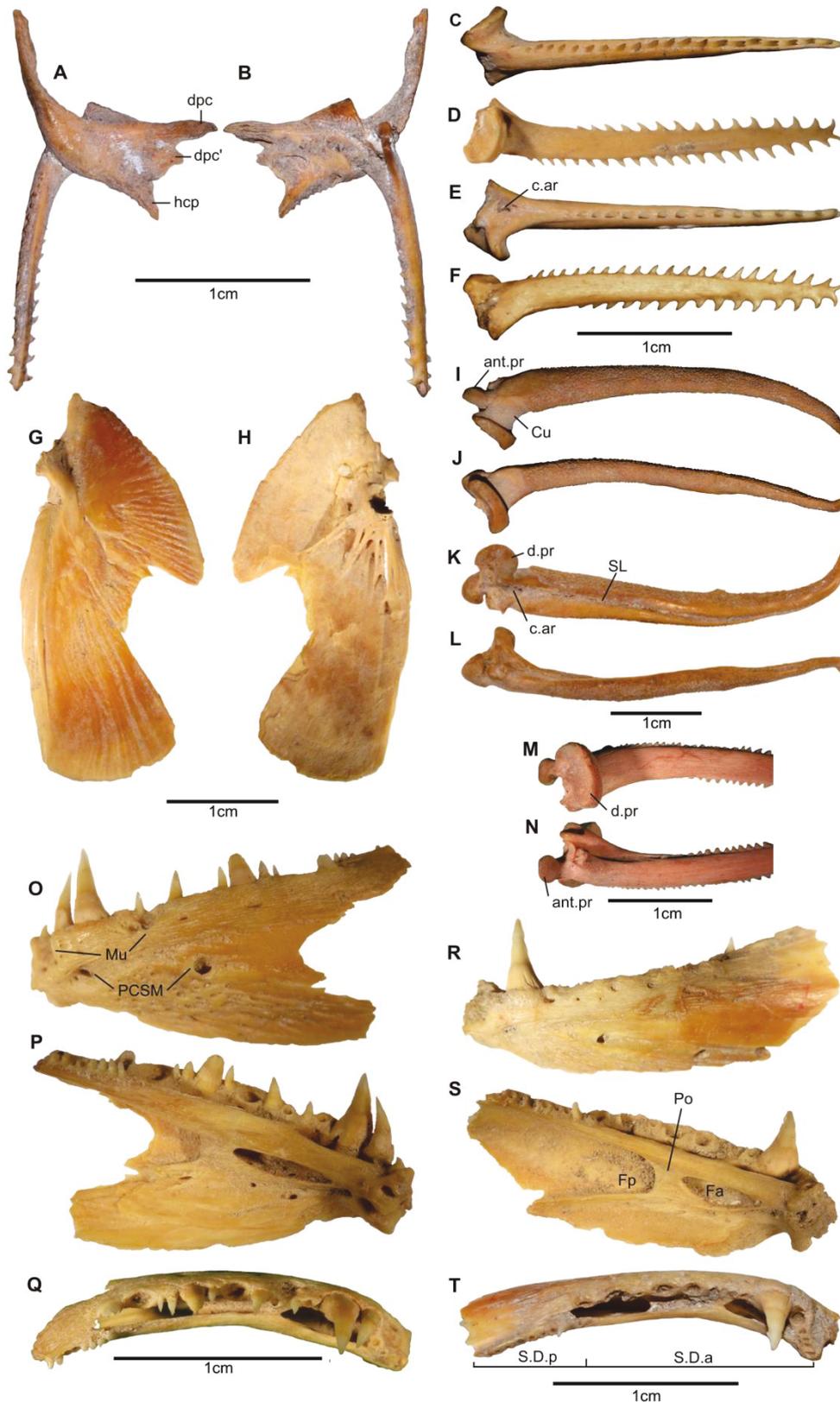


Figura 21. Peces fósiles del yacimiento “El Veinte”, provincia de Santiago del Estero. **Doradidae indet.** MLP 79-XI-30-18-29, cleitro derecho, vista externa (A), vista interna (B); espinas pectorales, vista lateral (C), vista dorsal (D), vista medial (E), vista ventral (F); **Prochilodus lineatus** MLP 79-XI-30-08, opérculo, vista externa (G), vista interna (H); **Hoplosternum littorale** MLP 79-XI-30-42-50, espina pectoral derecha, vista lateral (I), vista dorsal (J), vista medial (K), vista ventral (L); **Pimelodus albicas** MLP 79-XI-30-32, espina pectoral, vista dorsal (M), vista ventral (N); **Hoplias cf. malabaricus** MLP 79-XI-30-08-13, dentarios izquierdos, vista lateral (O, R), vista interna (P, S), vista oclusal (Q, T).

Río Salado, provincia de Santa Fe

Orden Siluriformes

Suborden Siluroidei

Familia Doradidae

Pterodoras granulatus (Valenciennes, 1821)

Material referido. MFA-PV 1543, espina pectoral izquierda; MFA-PV 1544, fragmento de espina pectoral; MFA-PV 1545, posttemporo-supracleitro derecho; MFA-PV 1574, supraoccipital (Fig. 22 A, B); MFA-PV 1568 (Fig. 22 C- F) y MFA-PV 1569, fragmentos proximales de espina pectoral izquierda; MFA-PV 1571, espina dorsal; MFA-PV 1572 y MFA-PV 1573, fragmentos de espina.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salado, provincia de Santa Fe, Pleistoceno Superior.

Descripción. El ejemplar MFA-PV 1574 (Fig. 22 A, B) es un supraoccipital completo ornamentado externamente con distintas ranuras y crestas paralelas en la región central y hacia los laterales estas ornamentaciones se vuelven incompletas formando protuberancias. En la parte media del supraoccipital hay una ranura (**m.pi**) transversal (middle pitline). La porción anterior se extiende en una proyección, donde articula con los frontales. La parte posterior termina en forma recta donde articula con la placa nucal anterior.

El ejemplar MFA-PV 1545 corresponde a un posttemporo-supracleitro derecho. Es un hueso fuerte, bien osificado con tres ramas bien desarrolladas, la dorso-medial, media y postero-ventro-lateral. En la superficie externa presenta una ornamentación notoria compuesta por crestas y surcos bajos, que dan un aspecto granular. La rama postero-ventro-lateral es bifurcada con un miembro más largo y se une a la parte dorsal del cleitro. Mide 32 mm. de longitud.

El ejemplar MFA-PV 1571 es una espina dorsal bien osificada y robusta. En vista lateral la espina es ligeramente curvada posteriormente. Su sección transversal es triangular. La porción proximal de la espina consta de la cara articular de forma triangular debido a dos procesos anteriores bien desarrollados. Las ornamentaciones de la espina consisten en crestas y surcos paralelos presentes en las superficies laterales. La cara anterior de la espina posee denticulaciones retrorsas pequeñas, mientras que el margen posterior posee denticulaciones artorsas más grandes que la del lado contrario.

El foramen articular es de forma circular.

Los ejemplares MFA-PV 1543 y MFA-PV 1568 (Fig. 22 C-F) son espinas pectorales izquierdas. Éstas son levemente curvas, aplanadas, osificadas y robustas. El margen medial de la espina posee denticulaciones antrorsas (dirigidas hacia la parte proximal de la espina) de tamaño mediano. El margen anterior de la espina posee denticulaciones retrorsas más pequeñas. Las denticulaciones son triangulares, aplanadas antero-posteriormente. Las caras dorsal y ventral de la espina se encuentran recorridas longitudinalmente por una serie de crestas y surcos paralelos al eje mayor de la espina. La cavidad articular (**c.ar**) de la espina de forma circular. Los procesos dorsal, anterior y ventral no están ornamentados.

Comentarios. Actualmente existen dos especies de *Pterodoras*, *Pterodoras rivasi* que se distribuye en la cuenca del río Orinoco en Colombia y Venezuela y *Pterodoras granulosus* en la cuenca del río Paraná.

Los restos muestran un patrón de ornamentación granular típico de *Pterodoras granulosus*. El posttemporo-supracleitro que conecta la cintura pectoral con el cráneo, puede presentarse fusionado en algunos dorádidos. La mitad posterior del supraoccipital y la placa nugal anterior están recorridos por un surco medio (carácter 15, véase Pinna, 1998). Las espinas pectorales son dorso-ventralmente aplanadas, levemente curvadas distalmente, y poseen numerosas denticulaciones en los márgenes medial y anterior con los dentículos triangulares, aplanados muy cercanos entre sí.

Familia Doradidae

Doradidae indet.

Material referido. MFA-PV 1546, fragmento de frontal; MFA-PV 1565, cleitro derecho; MFA-PV 1566 y MFA-PV 1570, fragmentos proximales de espina pectoral izquierda; MFA-PV 1567, fragmento proximal de espina pectoral derecha.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salado, provincia de Santa Fe, Pleistoceno Superior.

Descripción. El fragmento del hueso frontal MFA-PV 1546 es comparable con cualquier tipo de Doradidae. El fragmento es de considerable espesor y presenta del lado externo una ornamentación de pequeñas crestas y surcos paralelos típicos de esta familia, aunque se aproxima más al patrón de ornamentación de *Pterodoras granulosus*.

El fragmento mide 39 mm. de longitud.

El ejemplar MFA-PV 1565 es un fragmento de cleitro derecho que presenta en la mitad inferior de su cara externa una ornamentación compuesta de pequeñas crestas y surcos paralelos que son características de la familia Doradidae. En vista medial se observa claramente la ranura medial del cleitro en la cual articula el proceso dorsal de la espina pectoral.

Comentarios. En Argentina se encuentran los siguientes dorádidos: *Anadoras insculptus*, *Anadoras weddellii*, *Ossancora eigenmanni*, *Oxydoras kneri*, *Platydoras armatulus*, *Platydoras costatus*, *Pterodoras granulosus*, *Rhinodoras dorbignyi*, *Trachydoras paraguayensis*. Los restos de espinas fueron asignados a la familia Doradidae basado en el gran tamaño de las espinas, su osificación fuerte y la morfología de sus denticulaciones. El cleitro y las espinas son similares a las de la familia Doradidae y difieren de las espinas de los locáridos por la ausencia de odontodes y de las de los calíctidos y pimelódidos por el tipo de las denticulaciones. Sin embargo no se ha podido realizar una determinación más precisa por el grado de fragmentación de los materiales.

Familia Pimelodidae

Parapimelodus valenciennis (Lütken, 1874)

Material referido. MFA-PV 1552, fragmento distal de espina; MFA-PV 1578, fragmento proximal de espina pectoral derecha (Fig. 22 G).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salado, provincia de Santa Fe, Pleistoceno Superior.

Descripción. El ejemplar MFA-PV 1578 (Fig. 22 G) es un fragmento de espina pectoral derecha. En vista lateral la espina presenta una leve curvatura posterior. Las superficies dorsal y ventral poseen una serie de surcos poco profundos discontinuos. El patrón de dentado es regular tanto en forma como en tamaño de los dentículos en los márgenes anterior y medial. El margen medial posee denticulaciones triangulares antrorsas dispuestas sobre la rama dorsal en la región proximal de la espina. El margen anterior externo posee pequeñas denticulaciones retrorsas. En vista medial, los hemirradios dorsal y ventral se fusionan completamente sin delimitar surco, separándose sólo en el cuarto proximal. En este sector los últimos dientes posteriores recorren la rama dorsal, siendo la ventral edéntula. La cavidad articular de la espina es de forma triangular. En la región

articular el proceso dorsal presenta ornamentaciones compuestas por crestas y surcos paralelos entre sí y bien notorios. El proceso dorsal (**d.pr**) se extiende medialmente hasta contactar el proceso ventral (**v.pr**), dándole forma de un puente óseo.

Comentarios. En la actualidad existen dos especies de *Parapimelodus*: *P. valenciennis* que se distribuye en la cuenca del río Paraná, en Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay, y *P. nigribarbis* se distribuye en la Lagoa dos Patos en Brasil. Los fragmentos de espina se asignan a *Parapimelodus valenciennis* por la similitud en la morfología de sus denticulaciones de esta especie.

Pimelodus cf. maculatus Lacépède, 1803

Material referido. MFA-PV 1553 fragmento distal de espina; MFA-PV 1575, espina pectoral izquierda (Fig. 22 H); MFA-PV 1579, MFA-PV 1580 y MFA-PV 1581, fragmentos proximales de espina pectoral izquierda.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salado, provincia de Santa Fe, Pleistoceno Superior.

Descripción. En vista lateral las espinas son levemente curvas. Las superficies dorsal y ventral están recorridas desde el cuello hasta el ápice por surcos poco profundos paralelos longitudinales al eje mayor de la espina. El ejemplar MFA-PV 1575 (Fig. 22 H) es una espina pectoral izquierda completa, en vista lateral presenta una curva suave posteriormente. La cavidad articular es de forma triangular. El dentado de los márgenes anterior y medial son semejantes sólo en su forma, ya que las denticulaciones anteriores son más pequeñas que las mediales. Los dientes son sólidos, deprimidos y terminados en punta aguzada. Sólo hay una punta por base. El tamaño máximo de las denticulaciones se alcanza hacia la mitad del dentado posterior y decrece hacia los extremos. El dentado del margen anterior es retrorso y nunca se extiende más allá de la mitad de la longitud de la espina, ya que la mitad distal del margen anterior está ocupado por una cresta, de igual altura que las denticulaciones, que se extiende hasta el ápice. El margen medial o interno posee un dentado antrorso (dirigidas hacia la parte proximal de la espina) en casi toda su extensión. La espina mide 35 mm. de longitud.

Comentarios. Se conocen nueve especies de *Pimelodus* en Argentina. *P. absconditus*, *P. albicans*, *P. argenteus*, *P. brevis*, *P. britskii*, *P. misteriosus*, *P. ornatus*, *P. ortmanni* y *P. maculatus* (Liotta, 2005; Eschmeyer y Fong, 2014).

Los restos de espina se asignan tentativamente a *Pimelodus maculatus* por la similitud en la morfología de sus denticulaciones, diferenciándose claramente de la morfología de las espinas de *P. albicans*. Sin embargo, no puede descartarse que los restos puedan pertenecer a *P. argenteus* y a *P. brevis*. Actualmente no hay registros de *P. absconditus*, *P. misteriosus*, *P. ornatus* y *P. ortmanni* en la provincia de Santa Fe.

Pimelodus cf. albicans (Valenciennes, 1840)

Material referido. MFA-PV 1576, espina pectoral derecha (Fig. 22 I-K); MFA-PV 1577, fragmento distal de espina pectoral; MFA-PV 1582, fragmento distal de espina dorsal.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salado, provincia de Santa Fe, Pleistoceno Superior.

Descripción. El ejemplar MFA-PV 1576 (Fig. 22 I-K) es una espina pectoral derecha completa. En vista lateral es levemente curva posteriormente. Las superficies dorsal y ventral están recorridas por una serie de surcos superficiales paralelos al eje mayor de la espina. La cavidad articular (**c.ar**) de la espina es de forma triangular. El patrón de ornamentación consiste en un dentado regular en forma tanto en el margen anterior externo como en el margen medial interno. Las denticulaciones del margen medial son un poco mayor a las del margen contrario. El margen anterior posee pequeñas denticulaciones retrorsas (dirigidas hacia el ápice de la espina), pero en la mitad de su longitud se vuelven perpendiculares al eje mayor de la espina. Las denticulaciones sólo ocupan los $\frac{3}{4}$ proximales de la longitud de la espina, mientras que la porción distal está ocupada por una cresta de igual altura que las denticulaciones, que alcanza el ápice de la espina. El margen medial de la espina tiene denticulaciones antrorsas (dirigidas hacia la parte proximal de la espina) de igual altura en toda su longitud. La espina mide 45 mm. de longitud.

Comentarios. Las espinas se asignan tentativamente a *Pimelodus albicans* por la similitud en la morfología de sus denticulaciones, diferenciándose claramente de la morfología de las espinas de *P. maculatus*. Sin embargo, no puede descartarse que los restos puedan pertenecer a *P. argenteus* y a *P. brevis*.

Pimelodidae indet.

Material referido. MFA-PV 1547, MFA-PV 1548, MFA-PV1549 y MFA-PV 1550, fragmentos proximales de espina pectoral izquierda; MFA-PV 1551, fragmento de espina.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salado, provincia de Santa Fe, Pleistoceno Superior.

Descripción. Fragmentos de espinas pectorales que miden entre 12 mm. y 36 mm. de longitud. Todas son levemente curvadas posteriormente. Las caras dorsal y ventral están recorridas por surcos poco profundos. Su cavidad articular es de forma triangular.

El ejemplar MFA-PV 1552, es un fragmento distal de espina, levemente curva. Las superficies dorsal y ventral están recorridas por surcos paralelos poco profundos. El margen medial de la espina posee un pequeño dentado antrorso en su ápice y denticulaciones artrorsas medianas en el resto de su longitud. El margen anterior posee un pequeño dentado retrorso.

Comentarios. La familia Pimelodidae se destaca por tener espinas delgadas con pequeños dentados. El margen medial de la espina tiene pequeñas denticulaciones antrorsas, mientras que el margen anterior posee denticulaciones inferiores retrorsas. En vista lateral, las espinas se curvan ligeramente posteriormente. Una asignación específica no pudo ser posible debido al estado de fragmentación de los restos aquí estudiados. Las espinas difieren de las espinas de los locáridos por la ausencia de odontodes y de las de los calíctidos y dorádidos por el tipo de las denticulaciones.

Suborden Loricarioidei

Familia Loricariidae

Hypostomus sp. Lacépède, 1803

Material referido. MFA-PV 1541, fragmento proximal de espina pectoral derecha; MFA-PV 1542, fragmento proximal de espina dorsal (Fig. 22 O-R); MFA-PV 1561, fragmento proximal de espina pectoral derecha; MFA-PV 1562, fragmento proximal de espina pectoral derecha (Fig. 22 S-U); MFA-PV 1563, fragmento proximal de espina pectoral derecha; MFA-PV 1564, fragmento proximal de espina pectoral.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salado, provincia de Santa Fe, Pleistoceno

Superior.

Descripción. Los ejemplares MFA-PV 1541, MFA-PV 1561, MFA-PV 1562 (Fig. 22 S-U) y MFA-PV1563, espinas pectorales levemente curvas, de sección transversal triangular, bien osificada y robusta. La región articular posee un proceso dorsal (**d.pr**) bien desarrollado, curvo y con estrías paralelas en su superficie. El proceso anterior está conservado en todos los ejemplares. El proceso ventral se encuentra bien preservado sólo en MFA-PV 1563. El cuello es liso. Cavidades articulares (**c.ar**) de forma triangular, bien delimitadas por las ramas dorsales y ventrales. El margen medial esta recorrido por un surco longitudinal (**SL**) medio paralelo al eje mayor de la espina. El margen anterior al igual que la superficie ventral está cubierto de bases de odontodes muy notorios por presentar un relieve positivo. La superficie dorsal está recorrida por numerosas crestas oblicuas que delimitan surcos paralelos, en el fondo de los cuales hay hileras de pequeños anillos bajos que no sobresalen del surco. Todas las espinas pectorales se encuentran fragmentadas en su porción distal.

El ejemplar MFA-PV 1542 (Fig. 22 O-R) es una espina dorsal levemente curva, casi recta, de sección transversal circular, bien osificada y robusta. La superficie anterior del cuerpo de la espina tiene una gran densidad de bases de odontodes (anillos adyacentes poco profundos). La superficie medial esta recorrida longitudinalmente por una ligera depresión media paralela al eje mayor de la espina. Las superficies laterales derechas e izquierda poseen crestas longitudinales que delimitan surcos paralelos entre sí y al eje mayor de la espina. La cabeza articular de la espina es triangular, con los dos procesos anteriores (**ant.pr**) bien desarrollados. La superficie articular de estos procesos anteriores presenta ornamentaciones de tipo laberinto (convoluted surface). El proceso medial (**md.pr**) tiene una superficie áspera. El foramen articular (**art.f**) es pequeño y de forma circular. En el borde superior del foramen articular se observan dos depresiones semicirculares adyacentes, una a cada lado del eje mayor de la espina. La porción distal se encuentra fragmentada.

Comentarios. El género *Hypostomus* se encuentra representado en Argentina por 24 especies. Los restos aquí estudiados pertenecerían a *Hypostomus* sp. por el grado de similitud morfológica que comparten con las especies actuales de dicho género. El mismo es uno de los grupos más diversos y complejos de los loricáridos de agua dulce de América del Sur.

A pesar de la gran diversidad mostrada por las formas existentes, los registros de loricáridos fósiles son extremadamente raros. Por ejemplo, fósiles de *Hypostomus* se

conocen del Mioceno y Pleistoceno de Argentina (véase Cione, 1986). También se reportan fósiles de loricáridos de la Fm. Tremembé (Oligoceno-Mioceno) de Brasil (véase Malabarba, 1988; Malabarba y Lundberg, 2007). Restos de cf. *Acanthicus* y cf. *Hypostomus* sp. han sido identificados en sedimentos miocenos del grupo La Venta en Colombia (Lundberg, 1997). Cione *et al.* (2005b) reportan Loricariidae indeterminados en la Fm. Puerto Madryn de Patagonia Argentina.

Siluriformes indet.

Material referido. MFA-PV 1554, MFA-PV 1555, MFA-PV 1556 y MFA-PV 1557 vértebras; MFA-PV 1558, fragmento de cleitro; MFA-PV 1559, basioccipital; MFA-PV 1583, MFA-PV 1584 y MFA-PV 1585, fragmentos proximales espinas pectorales izquierdas; MFA-PV 1589, fragmento proximal de espina; MFA-PV 1590, fragmento distal de espina; MFA-PV 1591, fragmento de espina.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salado, provincia de Santa Fe, Pleistoceno Superior.

Comentarios. Los restos carecen de odontodes, descartándose que pertenezcan a la familia Loricariidae, y se asemejan más a los pimelódidos. Sin embargo no fue posible asignar con mayor precisión taxonómica los materiales analizados debido a su estado de fragmentación.

Orden Characiformes

Suborden Characoidei

Familia Bryconidae

Salminus brasiliensis (Cuvier, 1816)

Material referido. MFA-PV 1560, dentario derecho (Fig. 22 L-N).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salado, provincia de Santa Fe, Pleistoceno Superior.

Descripción. El ejemplar MFA-PV 1560 (Fig. 22 L-N) es un dentario largo y robusto. La cara labial es convexa y la lingual cóncava. Posee dos series dentales, sin embargo no se conservaron los dientes. En la serie interna hay numerosos alveolos, en los cuales se implantarían dientes cónicos cortos. En la serie externa del dentario los alvéolos son

de mayor tamaño, donde se implantarían dientes ligeramente tricúspides, que tampoco se conservan en dicho fósil. La sínfisis se encuentra fragmentada. En vista externa, el dentario posee numerosos poros pequeños correspondientes al canal del sistema sensorial. El ejemplar mide 2,43 mm. de alto, 9,58 mm. de longitud y 1,17 mm. de ancho labio-lingual.

Comentarios. Actualmente existen cuatro especies de *Salminus*: *S. affinis* que se distribuye en la cuenca de los ríos Magdalena y Santiago en Ecuador y Colombia; *S. franciscanus* habita la cuenca del río Sao Francisco en Brasil; *S. hilarii* se distribuye en la cuenca de los ríos Paraná superior, Sao Francisco, Tocantins, Amazonas superior y Orinoco; y *S. brasiliensis* presenta una amplia distribución en la cuenca de los ríos Paraná, Paraguay, Uruguay, en la laguna dos Patos en Brasil, y en los ríos Chaparé y Mamoré en Bolivia.

Lima (2006) realizó el primer análisis morfológico y filogenético general para las especies de *Salminus*. Propuso varias autapomorfias para el género y sugirió otras probables sinapomorfias para el mismo, además la serie dental interna del dentario completa (estado 2 de carácter 13) y la forma peculiar del diente (dientes pedunculados, rectangular, labio-lingualmente elongado, con cuatro caras bien delimitadas, la cara labial es convexa y la cara lingual es cóncava).

El resto fue asignado a la especie *Salminus brasiliensis* por el grado de similitud con la especie actual, entre las características anatómicas más importantes se encuentra el dentario que posee dos hileras de dientes, los de la hilera externa son de mayor tamaño que los de la hilera interna. Existen 22 alvéolos externos y 35 alvéolos pequeños en la serie interna. Detrás de los dientes funcionales existe un surco superficial en los cuales se alojan los dientes de reemplazo. La sínfisis mandibular posee tres pliegues.



Figura 22. Peces fósiles de la localidad fosilífera río Salado, provincia de Santa Fe. *Pterodoras granulatus* MFA-PV 1574, supraoccipital, vista externa (A), vista interna (B). MFA-PV 1568, espina pectoral izquierda, vista lateral externa (C), vista dorsal (D), vista medial (E), vista ventral (F); *Parapimelodus valenciennis* MFA-PV 1578, fragmento de espina pectoral derecha, vista ventral (G); *Pimelodus cf. maculatus* MFA-PV 1575, espina pectoral izquierda, vista dorsal (H); *Pimelodus cf. albicans* MFA-PV 1576, espina pectoral derecha, vista dorsal (I), vista medial (J), vista ventral (K); *Salminus brasiliensis* MFA-PV 1560, dentario derecho, vista lateral externa (L), vista oclusal (M), vista medial (N); *Hypostomus* sp. MFA-PV 1542, fragmento proximal de espina dorsal, vista anterior (O), vista posterior o medial (P), vista lateral izquierda (Q), vista posterior en detalle del área articular (R); MFA-PV 1562, fragmento proximal de espina pectoral derecha, vista dorsal (S), vista ventral (T), vista medial (U).

Localidad Salto, provincia de Buenos Aires

Orden Siluriformes

Suborden Loricarioidei

Familia Loricariidae

***Hypostomus* sp.** Lacépède 1803

Material referido. MMCIPAS 3311, espina pectoral derecha (Fig. 23 A-C); MMCIPAS 3714, espina pectoral derecha (Fig. 23 D, E); MMCIPAS 1506, espina pectoral izquierda (Fig. 23 F, G); MMCIPAS 1253, supraoccipital (Fig. 23 I).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salto, en la localidad de Salto, provincia de Buenos Aires, Argentina. Piso/Edad Lujanense, Pleistoceno Superior.

Descripción. Los restos de tres espinas pectorales son fragmentarios, edéntulas, curvados, de sección transversal triangular. La superficie anterior, dorsal y ventral, se encuentran cubiertas por notorias bases de odontodes, presentando la superficie ventral mayor cantidad de odontodes que la superficie contraria. A su vez, la superficie dorsal está recorrida por una serie de crestas y surcos paralelos al eje mayor de la espina y acompañadas de bases de odontodes. El margen medial está recorrida por un surco longitudinal paralelo al eje mayor de la espina. La cavidad articular (**c.ar**) de forma triangular y se encuentra bien delimitada por las ramas dorsal y ventral. Miden de 53 a 55 mm. de longitud. En la región articular el proceso dorsal (**d.pr**) está bien desarrollado y presenta un notable estriado compuesto por surcos y crestas paralelas (Figura 23 A-G).

Bogan *et al.* (2008: 207-208) comenta: El supraoccipital MMCIPAS 1253 la superficie dorsal se encuentra cubierta por anillos que actúan como puntos de anclaje para odontodes. El proceso posterior es corto, ancho y de forma triangular, con la porción distal carece de bases de odontodes. En vista ventral, hacia la parte posterior y en sentido longitudinal, se aprecia la lámina ventral del supraoccipital. Mide 332 mm. de longitud, considerada desde el punto distal del proceso posterior hasta la punta central de la sección proximal (ver Figura 23 I).

Comentarios. Los restos aquí estudiados fueron reportados anteriormente por Bogan *et al.* (2008) como *Hypostomus* sp., en la presente revisión se confirma la asignación a este taxón por el grado de similitud morfológica que comparten con las especies actuales de dicho género.

Por su parte, el supraoccipital presenta la morfología típica de la mayoría de los loricáridos. Dicha estructura resulta indistinguible de la observada en ejemplares actuales del género *Hypostomus*. Bogan *et al.* (2008) advierten cierto grado de similitud con supraoccipitales del género *Pterygoplichthys*, pero éstos pueden distinguirse por presentar el proceso posterior largo, delgado y bastante aguzado, a diferencia de lo observado en el ejemplar fósil que es ancho y corto, condición que comparte con los ejemplares actuales del género *Hypostomus*.

Loricariidae indet.

Material referido. MMCIPAS 3299, MMCIPAS 2658 (Fig. 23 L), MMCIPAS 3709 (Fig. 23 K) y MMCIPAS 3710, placas laterales (Fig. 23 J); MMCIPAS 3711 (Fig. 23 M, N) y MMCIPAS 3712, fragmentos de neurocráneo; MMCIPAS 3713, radio ramificado (Fig. 23 O).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salto, en la localidad de Salto, provincia de Buenos Aires, Argentina. Piso/Edad Lujanense, Pleistoceno Superior.

Descripción. Cuatro placas laterales grandes caracterizadas por poseer la superficie externa ornamentada por bases de odontodes, el margen anterior fuertemente aquillado y el posterior de forma triangular, formando una punta más o menos en el centro de la placa. Miden de 226 a 327 mm. de longitud.

Bogan *et al.* (2008: 210) comenta: "...los ejemplares MMCIPAS 3711 y 3712 son fragmentos del techo craneal cuya única característica destacable es que presentan la superficie de la cara dorsal totalmente cubiertas por las bases de los odontodes. El fragmento MMCIPAS 3713 es parte de un gran radio ramificado que cuenta con la presencia de numerosas bases de odontodes dispuestas a lo largo del éste. Dicho elemento cuenta con una longitud máxima de 20 mm..."

Comentarios. De acuerdo a Bogan *et al.* (2008) las placas laterales proximales de los flancos sólo son afines a las de *Hypostomus* y *Pterygoplichthys* con las que coinciden tanto en forma y tamaño. Los fragmentos de neurocráneo, así como el radio ramificado, son comparables prácticamente con cualquier especie de Loricariidae debido al gran espesor de los fragmentos, al considerable tamaño de las bases de odontodes que presentan los primeros y al gran tamaño que exhibe el radio ramificado, incluso tratándose de un elemento incompleto. Todas estas estructuras fueron identificadas únicamente a nivel de familia, por tratarse de unidades anatómicas de bajo valor

diagnóstico o debido al grado de fragmentación que presentan.

Suborden Siluroidei

Familia Pimelodidae

Pimelodus cf. albicans Valenciennes, 1840

Material referido. MMCIPAS 1263, fragmento de cleitro derecho.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salto, en la localidad de Salto, provincia de Buenos Aires, Argentina. Piso/Edad Lujanense, Pleistoceno Superior.

Descripción. El cleitro es un hueso fuerte y robusto, con tres procesos bien desarrollados en su parte distal. El proceso humeral es ancho y su parte distal se encuentra fragmentada. En vista dorsal presenta ornamentaciones compuestas por crestas y ranuras que lo recorren más o menos paralelamente a su eje mayor. En vista medial se halla la cavidad articular del cleitro donde articula el proceso dorsal de la espina pectoral.

Comentarios. Los restos fueron dados a conocer por Bogan *et al.* (2010) referidos a *cf. Pimelodus albicans*. El presente estudio se asigna a *Pimelodus cf. albicans*, debido a que el ejemplar es afín a los Pimelodidae principalmente por la presencia y morfología de los tres procesos cleitrales y en especial por el gran desarrollo y tipo de ornamentación registrada en el proceso humeral. La condición observada en este material respecto de la disposición y morfología del proceso medio, así como su relación con el proceso humeral, permiten relacionarlo directamente con *Pimelodus albicans*. En contraposición, numerosos géneros y especies del “Grupo *Pimelodus*” (*sensu* Lundberg *et al.*, 1991) presentan la base del proceso medio del cleitro con distintos grados de solapamiento con el proceso humeral (véase Bogan *et al.*, 2010).

Familia Heptapteridae

Rhamdia quelen (Quoy & Gaimard, 1824)

Material referido. MMCIPAS 3886, frontal derecho (Fig. 23 P, Q).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salto, en la localidad de Salto, provincia de Buenos Aires, Argentina. Piso/Edad Lujanense, Pleistoceno Superior.

Descripción. El hueso frontal derecho presenta una ornamentación en su superficie dorsal peculiar, compuesta por surcos y crestas que forman estrías y que irradian desde

la región central del hueso. Además, el canal sensorial supraorbitario presenta unas cuatro ramificaciones que culminan en poros que salen al exterior. La apertura de la rama epifisaria del canal sensorial supraorbitario es relativamente pequeña y está ubicada medialmente en el frontal. En este hueso, el margen orbitario es corto y levemente cóncavo (Fig. 23 P, Q).

Comentarios. El resto fue asignado por Bogan *et al.* (2010) como *Rhamdia* sp. En el presente estudio se asigna fehacientemente a *Rhamdia quelen*, debido a una serie de caracteres que comparte con dicha especie, como la apertura de la rama epifisaria del canal sensorial supraorbitario que es relativamente pequeña, además el margen orbitario es corto y levemente cóncavo a semejanza de *Rhamdia*, mientras que en muchos otros heptaptéridos, como *Pimelodella* y *Rhamdella*, este margen es extenso y muy profundo (Bockmann y Miquelarena, 2008). Asimismo, el patrón de ornamentación del frontal hallado coincide con *R. quelen*. Asimismo, es la única especie del género que se distribuye en Argentina.

Suborden Loricarioidei
Familia Callichthyidae
***Corydoras* sp.**

Material referido. MMCIPAS 4340, espina dorsal (Fig. 23 H).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Salto, en la localidad de Salto, provincia de Buenos Aires, Argentina. Piso/Edad Lujanense, Pleistoceno Superior.

Descripción. Espina dorsal completa, robusta y de ápice punzante. La cabeza articular se encuentra bien desarrollada, de forma triangular y está constituida por los dos procesos anteriores (**ant.pr**) y el proceso medial (**md.pr**). El foramen articular (**art.f**) es pequeño y de forma circular. La superficie anterior de la espina dorsal presenta una cresta continua y dos surcos laterales, uno a cada lado de la cresta. En vista medial la espina presenta un surco longitudinal bien notorio (Fig. 23 H).

Comentarios. El género *Corydoras* se encuentra representado en Argentina por 12 especies: *C. aeneus*, *C. aurofrenatus*, *C. carlae*, *C. ellisae*, *C. gladysae*, *C. hastatus*, *C. longipinnis*, *C. micracanthus*, *C. paleatus*, *C. petracinni*, *C. polystictus* y *C. undulatus*. En la provincia de Buenos Aires sólo se encuentran dos especies *C. aeneus* y *C. paleatus*. Los restos fueron dados a conocer por Bogan *et al.* (2010) referidos a cf. *Corydoras* sp. En la presente revisión se confirma la asignación a este taxón por el

grado de similitud morfológica de la espina dorsal con dicha especie, por la presencia de pequeños poros para los odontodes sin rebordes salientes que distingue a los corydoradinos de los calictinos. Sin embargo, no puede descartarse que pertenezcan a *C. aeneus*. Restos fósiles de *Corydoras* se conocen desde el Paleoceno tardío de Salta, Argentina. Los registros de *Corydoras* son relativamente frecuentes en sedimentitas pleistocénicas de la región pampeana bonaerense.

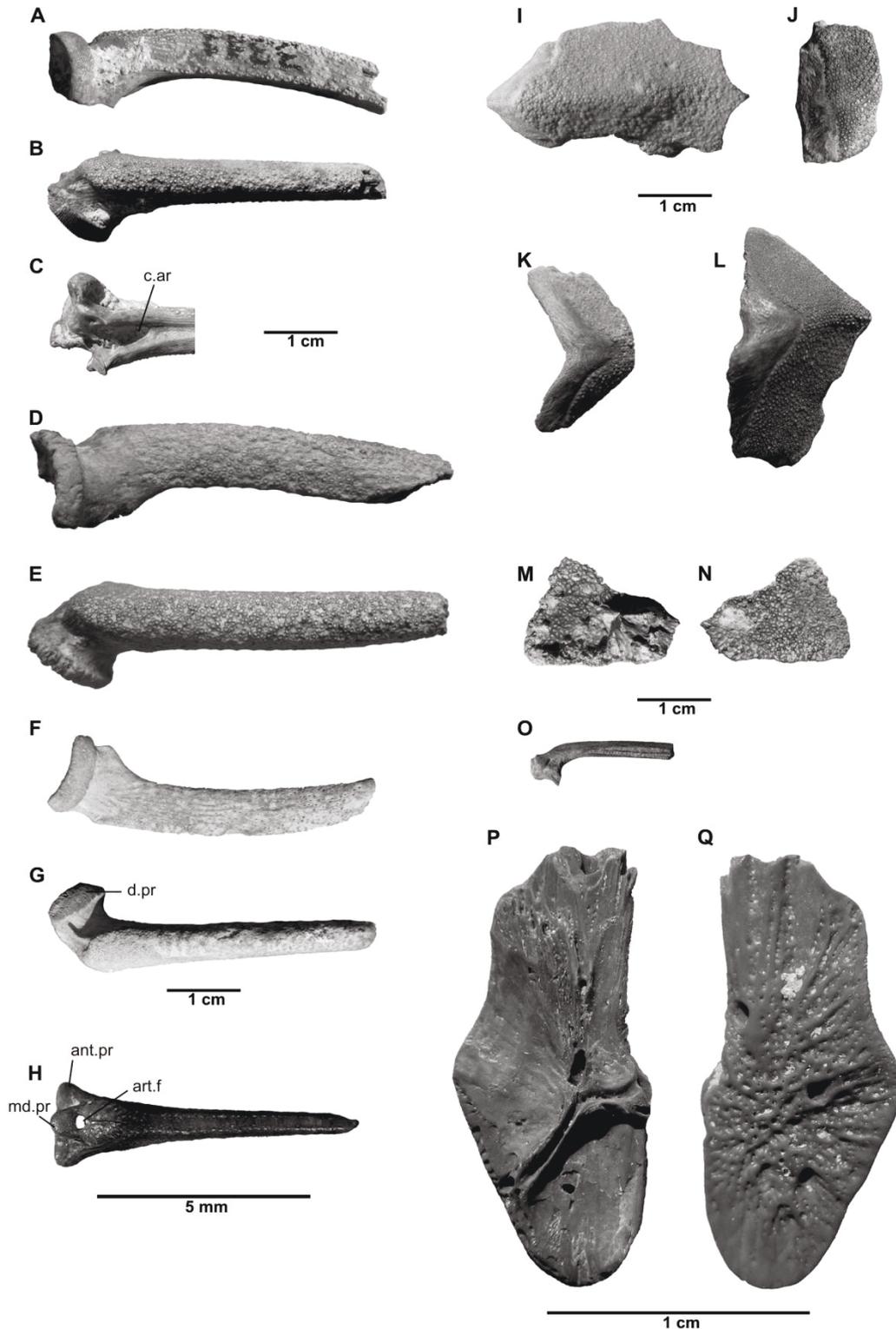


Figura 23. Peces fósiles de la localidad fosilífera Salto, río Salto, provincia de Buenos Aires. *Hypostomus* sp. MMCIPAS 3311, espina pectoral derecha, vista dorsal (A), vista anterior (B), región articular en vista medial (C); MMCIPAS 3714, espina pectoral derecha vista dorsal (D) y vista anterior (E); MMCIPAS 1506, espina pectoral izquierda vista dorsal (F), vista anterior (G); MMCIPAS 1253, supraoccipital vista dorsal (I). *Corydoros* sp. MMS 4340, espina dorsal, vista anterior (H). **Loricariidae indet.**, MMCIPAS 3710 placa lateral, vista externa (J), MMCIPAS 3709, placa lateral, vista externa (K) y MMCIPAS 2658, placa lateral, vista externa (L); MMCIPAS 3711, fragmento de neurocráneo vista ventral (M), vista dorsal (N); MMCIPAS 3713 radio ramificado (O). *Rhamdia quelen* MMCIPAS 3886, frontal derecho, vista ventral (P), vista dorsal (Q) (Modificado de Bogan *et al.*, 2008, 2010).

Río Luján, Suelo Puesto Callejón Viejo, provincia de Buenos Aires

Orden Siluriformes

Suborden Loricarioidei

Familia Callichthyidae

Corydoras cf. paleatus (Jenyns, 1842)

Material referido. MLP 95-III-22-1, espinas pectorales (Fig. 24 R-U).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Luján, margen derecha, 500 metros aguas abajo del puente San Jacinto, próximo de M. J. García, provincia de Buenos Aires. Suelo Puesto Callejón Viejo, Holoceno temprano.

Descripción. Las espinas pectorales son levemente curvas, de ápice punzante. La sección transversal es redondeada en el tercio proximal y va deprimiéndose hacia el tercio distal. Las superficies dorsal y ventral son lisas. En la región anterior de la superficie dorsal existe una depresión alargada que se inicia en el cuarto basal y se extiende hasta la región distal, allí se abre un surco longitudinal (**SL**) que presenta grandes orificios en el fondo del mismo. En vista medial sólo la rama dorsal es dentada. Los dientes son pequeños y de base ancha y a cada base le corresponde una única punta y la orientación de los dientes es vertical. El orificio distal es subterminal y posterior. La cavidad articular (**c.ar**) es de forma triangular. El proceso dorsal (**d.pr**) de la espina es grueso y presenta ornamentaciones conformadas surcos y crestas paralelas que le dan un aspecto estriado. Las espinas miden entre 8 a 11 mm. de longitud (Fig. 24 R-U).

Comentarios. Los restos fueron dados a conocer por Lezcano *et al.* (1993) como *Corydoras cf. paleatus*. En la presente revisión se confirma la asignación a este taxón por el grado de similitud morfológica de las espinas pectorales con dicha especie. Sin embargo, no puede descartarse que pertenezcan a *C. aeneus*.

Callichthyidae indet.

Material referido. MLP 95-III-25-1, mesetmoides (Fig. 24 A, B), espina dorsal (Fig. 24 C-F), espinas pectorales (Fig. 24 G-I), cleitro (Fig. 24 N-O), supraoccipital (Fig. 24 P-Q).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Luján, margen derecha, 500 metros aguas abajo del puente San Jacinto, próximo de M. J. García, provincia de Buenos Aires.

Suelo Puesto Callejón Viejo, Holoceno temprano.

Descripción. El mesetmoides es un hueso robusto en vista dorsal es de forma cuadrangular y ancho con el proceso anterior elongado, formando una punta menor al 50% de la longitud total del hueso (Fig. 24 A, B). Posteriormente contactaría con los huesos frontales, lateralmente con los etmoides laterales y ventralmente con el autopalatino.

El supraoccipital es un hueso robusto de forma triangular, con su margen posterior cóncavo que contacta con la placa nugal (Fig. 24 P, Q).

Las espinas dorsales están fragmentadas en su parte distal. La cabeza articular se encuentra bien desarrollada, de forma triangular y está constituida por los dos procesos anteriores y el proceso medial. La superficie ventral de los procesos anteriores y la superficie anterior del proceso medial (**md.pr**) presentan una ornamentación compuesta por crestas y surcos poco profundos en forma algo desordenada. El foramen articular (**art.f**) es pequeño y de forma circular. La superficie anterior de la espina dorsal presenta una cresta continua y dos surcos laterales, uno a cada lado de la cresta. En vista medial la espina presenta un surco longitudinal (**SL**) bien notorio y dentro de éste se encuentran pequeñas denticulaciones triangulares retrorsas en su porción más distal (Fig. 24 C-F).

Numerosos fragmentos proximales de espinas pectorales. Las superficies dorsal y ventral son lisas. En el margen anterior se observa un surco longitudinal. En el margen medial se observa un surco medio bien notorio. La cavidad articular es de forma triangular. El proceso dorsal de la espina es grueso y presenta ornamentaciones conformadas por surcos y crestas paralelas que le dan un aspecto estriado (Fig. 24 G-I).

El cleitro se encuentra fragmentado en su porción anterior, sin embargo es un hueso robusto, bien osificado. En vista medial puede observarse la ranura medial del cleitro en el cual articula el proceso dorsal de la espina pectoral. La superficie externa es lisa, no presenta ornamentaciones (Fig. 24 N-O).

Comentarios. La familia Callichthyidae está representada en Argentina por los géneros *Corydoras* (12 especies), *Hoplosternum* (1 especie), *Lepthoplosternum* (1 especie) y *Callichthys* (1 especie). Los restos fueron asignados previamente por Lezcano *et al.* (1993) como Callichthyidae indet. En la presente revisión se confirma la asignación debido a la ausencia de sinapomorfías en estas unidades esqueléticas aisladas y el estado fragmentario de los ejemplares no permite una determinación más precisa. Restos fósiles asignados a la familia Callichthyidae se conocen del terciario de la

Formación Solimões/Pebas (Monsch, 1998).

Suborden Siluroidei

Familia Heptapteridae

Pimelodella cf. laticeps Eigenmann, 1917

Material referido. MLP 95-III-24-1, espinas pectorales (Fig. 24 J-M).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Luján, margen derecha, 500 metros aguas abajo del puente San Jacinto, próximo de M. J. García, provincia de Buenos Aires. Suelo Puesto Callejón Viejo, Holoceno temprano.

Descripción. Tres fragmentos proximales de espina pectoral (Fig. 24 J-M). Las superficies dorsal y ventral de la espina están recorridos por surcos paralelos pocos profundos y dispuestos paralelamente al eje mayor de la espina. Los márgenes anterior y medial son dentados. Existen marcadas diferencias entre ambos dentados. El dentado anterior es pequeño, perpendicular al eje mayor de la espina y comienza en el cuello de la espina. Los dientes tienen base ancha y son bajos en altura. El dentado medial o interno está constituido por dientes de gran tamaño ligeramente antrorsos (con sus puntas dirigidas hacia la parte proximal de la espina), donde los últimos dientes recorren sólo la rama dorsal de la espina. La cavidad articular (**c.ar**) es de forma triangular. El proceso dorsal (**d.pr**) es bien desarrollado y presenta ornamentaciones compuestas de surcos y crestas paralelas formando un estriado notorio.

Comentarios. El género *Pimelodella* está representado en Argentina por seis especies: *P. cristata*, *P. gracilis*, *P. griffini*, *P. howesi*, *P. laticeps* y *P. taenioptera*. En la provincia de Buenos Aires sólo se encuentran dos especies *P. gracilis* y *P. laticeps*. Los restos fueron dados a conocer por Lezcano *et al.* (1993) como *Pimelodella* sp. Sin embargo, un mayor estudio aquí realizado permite asignarlo tentativamente a *P. laticeps* por presentar una morfología y tamaño similar a dicha especie, aunque no se descarta que pueden pertenecer a *P. gracilis*.

Orden Characiformes

Suborden Characoidei

Familia Erythrinidae

Hoplias cf. malabaricus (Bloch, 1794)

Material referido. MLP 95-III-26-1, un dentario (Fig. 24 V-X), un diente aislado (Fig. 24 Y, Z).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Río Luján, margen derecha, 500 metros aguas abajo del puente San Jacinto, próximo de M. J. García, provincia de Buenos Aires. Suelo Puesto Callejón Viejo, Holoceno temprano.

Descripción. Un fragmento de dentario bien robusto y levemente curvado, sólo se conserva un diente caniniforme, el cual es precedido por dos alvéolos pequeños y un alvéolo mayor, posteriormente al canino se observan cinco alvéolos de moderado tamaño. Del lado externo del dentario se hallan poros del canal sensorial. El resto mide 1 cm. de longitud.

Un diente canino, aproximadamente simétrico, de base ancha y punta aguzada, la corona presenta dos constricciones bien notorias (señaladas con flechas en la Figura 24). Mide 6 mm. de altura.

Comentarios. Los restos fueron asignados previamente por Lezcano *et al.* (1993) como *cf. Hoplias*. Sin embargo, en la presente revisión se lo asigna tentativamente a *Hoplias malabaricus*, ya que es el único eritrínido con la distribución más austral abarcando la provincia de Buenos Aires, y además, porque *Hoplias* posee dientes caninos y cónicos, mientras que *Hoplerythrinus* y *Erythrinus* poseen únicamente dientes cónicos. Por lo tanto, se descarta que sea *Erythrinus erythrinus* y *Hoplerythrinus unitaeniatus* por su dentición y sus distribuciones geográficas en el norte del país.



Figura 24. Peces fósiles de la localidad fosilífera río Luján, provincia de Buenos Aires. **Callichthyidae indet.** MLP 95-III-25-1, mesetmoides, vista dorsal(A), vista ventral (B); espina dorsal, vista externa(C), vista medial (E), vista lateral (D, F); espinas pectorales, vista dorsal (G), vista medial (H), vista ventral (I); cleitro, vista externa (N), vista interna (O); supraoccipital, vista externa (P), vista interna (Q); **Pimelodella cf. laticeps** MLP 95-III-24-1, espina pectoral izquierda, vista dorsal (J), vista medial (K), vista ventral (L), vista lateral (M); **Corydoras cf. paleatus** MLP 95-III-22, espina pectoral, vista anterior (R), vista dorsal (S), vista ventral (T), vista medial (U); **Hoplias cf. malabaricus** MLP 95-III-26, dentario, vista externa (V), vista interna (W), vista oclusal (X); diente caniniforme, vista lateral (Y, Z).

Localidad fosilífera Ensenada, provincia de Buenos Aires

Orden Characiformes

Suborden Characoidei

Familia Anostomidae

Leporinus cf. obtusidens (Valenciennes, 1837)

Material referido. MLP 83-XI-10-206 y 207, tres dientes superiores (Fig. 25).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Ensenada, Formación Las Escobas (Holoceno medio).

Descripción. Un diente que correspondería al tercer y último diente superior del premaxilar. Su superficie lingual es suavemente cóncava, mientras que del lado labial es levemente convexa. En este ejemplar no se halla conservada la raíz.

El segundo diente estudiado se trata del primer diente superior derecho del premaxilar (Fig. 25 C, G). Aparentemente se trata de un diente multicuspidado, en este caso presenta dos superficies ocluseras, una externa diagonal y una saliente pequeña más interna. La superficie lingual es cóncava y del lado labial es recta. La raíz se encuentra fragmentada.

El tercer ejemplar estudiado se trata un diente superior del premaxilar que presenta su superficie lingual suavemente cóncava mientras que del lado labial es recta. La raíz no se halla conservada.

Comentarios. Actualmente existen diez especies de *Leporinus* en Argentina: *L. acutidens*, *L. amae*, *L. elongatus*, *L. lacustris*, *L. macrocephalus*, *L. obtusidens*, *L. octofasciatus*, *L. platycephalus*, *L. striatus* y *L. trifasciatus*.

Los restos fueron reportados por Tonni y Cione (1984) como *Leporinus* sp. En el presente estudio los restos se asignan tentativamente a *Leporinus cf. obtusidens* debido a la gran similitud de la morfología de los dientes con dicha especie. *Leporinus obtusidens* posee dientes lobulados, con la corona expandida y los bordes irregulares. La superficie lingual de los dientes posee un biselado cóncavo. Además, poseen cuello y raíz larga. Sin embargo, no se puede descartar que pertenezcan a alguna de las restantes especies.

Dientes fósiles atribuidos al género *Leporinus* se encuentran ampliamente en el Neógeno de la Amazonia y en las regiones adyacentes, incluyendo depósitos terciarios de La Cuenca en el sur de Ecuador (Roberts, 1975), en La Venta, Colombia (Lundberg,

1997) y Formación Solimões/Pebas (Monsch, 1998).

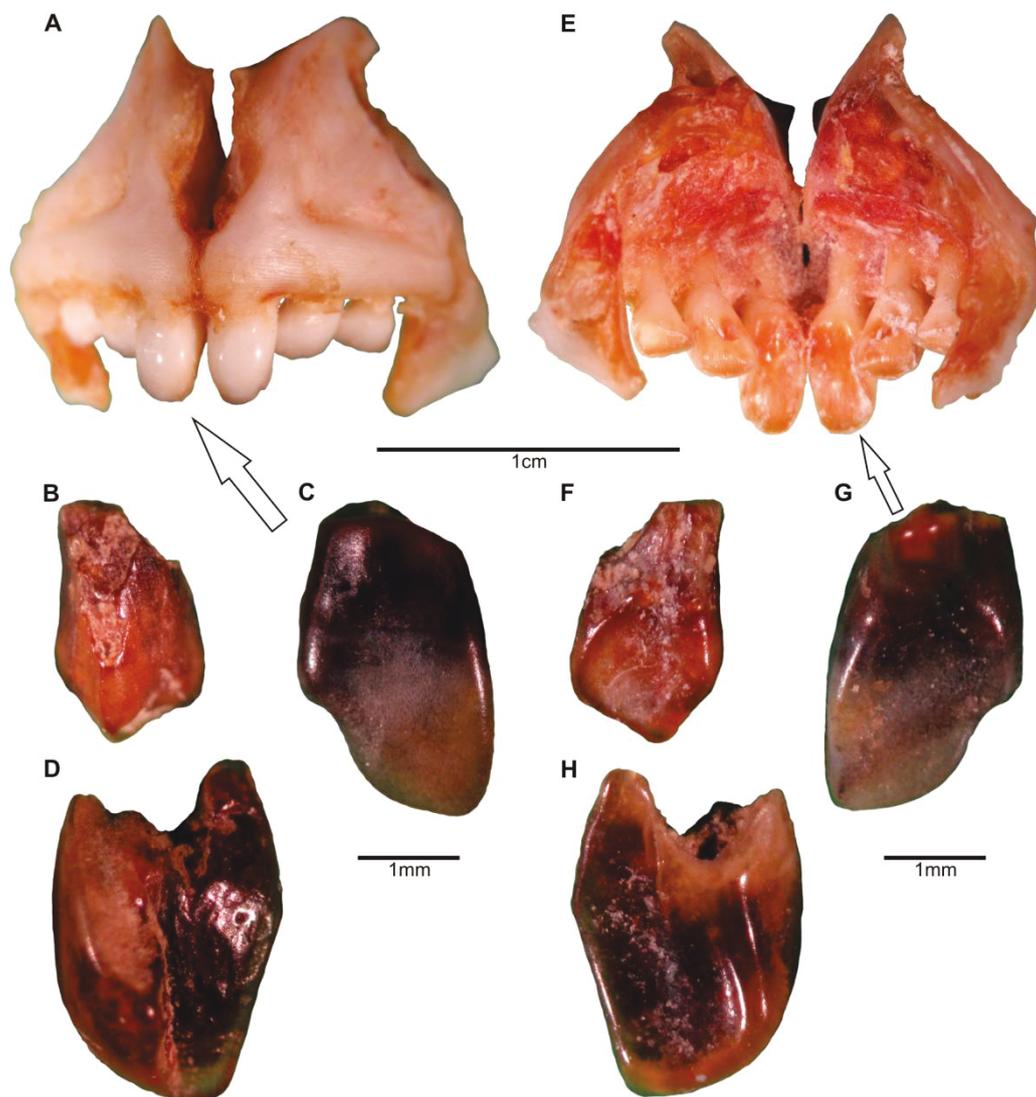


Figura 25. Peces fósiles de la Formación Las Escobas, Ensenada, provincia de Buenos Aires. *Leporinus cf. obtusidens*, MLP 83-XI-10-206 y 207, dientes premaxilares, vista labial (B, C, D), vista lingual (F, G, H); *Leporinus obtusidens* comparación, quijada superior, vista labial o externa (A), vista lingual o interna (E).

Paso Otero, río Quequén Grande y Arroyo del Azul, provincia de Buenos Aires

Orden Siluriformes

Suborden Siluroidei

Familia Heptapteridae

Rhamdia quelen (Quoy & Gaimard, 1824)

Material referido. MLP 95-IV-8 1, un supraoccipital (Fig. 26 A, B).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Paso Otero, río Quequén Grande (margen izquierda), provincia de Buenos Aires, Formación Luján.

Descripción. El supraoccipital tiene una forma general cuadrangular, con una proyección posterior alargada, formando una punta. Mide 36 mm. de longitud y 25 mm. de ancho. El patrón de ornamentación de la superficie exterior del hueso está conformado por crestas y surcos paralelos muy notorios dispuestos de forma radiada. Se pueden observar algunos orificios en los surcos acompañando el patrón estriado. La depresión que se halla en la parte superior es relativamente corta y pequeña y poco notoria, ésta corresponde al centro de osificación de dicho hueso (Fig. 26 A, B).

Comentarios. El resto fue asignado por Cione (1982) como *Rhamdia* cf. *quelen*. En el presente estudio se asigna fehacientemente a *Rhamdia quelen*, debido a que el patrón de ornamentación del supraoccipital hallado coincide con tal especie. Cabe destacar además, que es la única especie del género que se encuentra actualmente en Argentina.

Pimelodella cf. *laticeps* Eigenmann, 1917

Material referido. MLP 95-IV-1-13, tres fragmentos proximales de espina pectoral (Fig. 26 I-M).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Arroyo del Azul. Estancia “La Moderna”, provincia de Buenos Aires, Formación Luján, Piso/Edad Lujanense.

Descripción. Los fragmentos proximales de espina pectoral (Fig. 26 I-M), poseen en sus superficies dorsal y ventral numerosos surcos paralelos pocos profundos y diagonales al eje mayor de la espina. Los márgenes anterior y medial son dentados. Existen marcadas diferencias entre ambos dentados. El anterior comienza en el cuello de la espina y las denticulaciones perpendiculares que van disminuyendo a medida que se acercan a la mitad de la espina. Los dientes tienen base ancha y son bajos en altura.

El dentado medial o interno está constituido por dientes de gran tamaño perpendiculares o ligeramente antrorsos (dirigidas hacia la parte proximal de la espina). La cavidad articular (**c.ar**) es de forma triangular. El proceso dorsal (**d.pr**) es bien desarrollado y presenta ornamentaciones compuestas de surcos y crestas paralelas formando un estriado notorio. Los procesos ventral y anterior se hallan fragmentados. Mide 5 mm. de longitud.

Comentarios. Los restos fueron asignados a *Pimelodella cf. laticeps* por Cione (1982). En el presente estudio se concuerda con tal asignación por presentar los restos una morfología y tamaño similar a dicha especie, aunque no se descarta que puedan pertenecer a *P. gracilis*.

Suborden Loricarioidei

Familia Callichthyidae

Subfamilia Corydoradinae

Corydoras cf. paleatus (Jenyns, 1842)

Material referido. MLP 95-IV-1-13, un fragmento proximal de espina dorsal (Fig. 26 C-H).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Arroyo del Azul. Estancia “La Moderna”, provincia de Buenos Aires, Formación Luján, Piso/Edad Lujanense.

Descripción. El fragmento proximal de espina dorsal fragmentada en su parte distal (Fig. 26 C-H) es totalmente edéntula, la cabeza articular es de forma triangular y está constituida por los procesos anteriores (**ant.pr**) y el proceso medial (**md.pr**). Las superficies articulares de los procesos anteriores presentan una ornamentación compuesta por crestas y surcos poco profundos en forma de laberinto (convoluted surface). El proceso medial (**md.pr**) posee una superficie articular áspera. El foramen articular (**art.f**) es de forma circular. La superficie anterior posee una cresta central y paralelamente a cada lado de la cresta se observan una hilera de bases de odontodes. La superficie ventral posee un surco longitudinal bien notorio paralelo al eje mayor de la espina, en el interior del surco se observa una hilera de forámenes. Mide 7 mm. de longitud (Fig. 26 C-H).

Comentarios. Los restos fueron reportados por Cione (1982) como *Corydoras cf. paleatus*. Aquí se corrobora tal asignación, por el grado de similitud morfológica de las espinas dorsales con dicha especie. Sin embargo, no puede descartarse que pertenezcan a *C. aeneus*.

Siluriformes indet.

Material referido. MLP 95-IV-8 2-13, dos fragmentos proximales de espinas pectorales (Fig. 26 N, O), un fragmento proximal de espina dorsal, un fragmento distal de espina.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Paso Otero, río Quequén Grande, provincia de Buenos Aires, Formación Luján, margen izquierda.

Descripción. Dos fragmentos proximales de espinas pectorales en los cuales no se observan denticulaciones por el grado de fragmentación del resto. En vista medial presentan un surco característico de dichas espinas. La cavidad articular es de forma ovalada.

Comentarios. No fue posible determinar con precisión los materiales analizados debido a su estado de fragmentación.

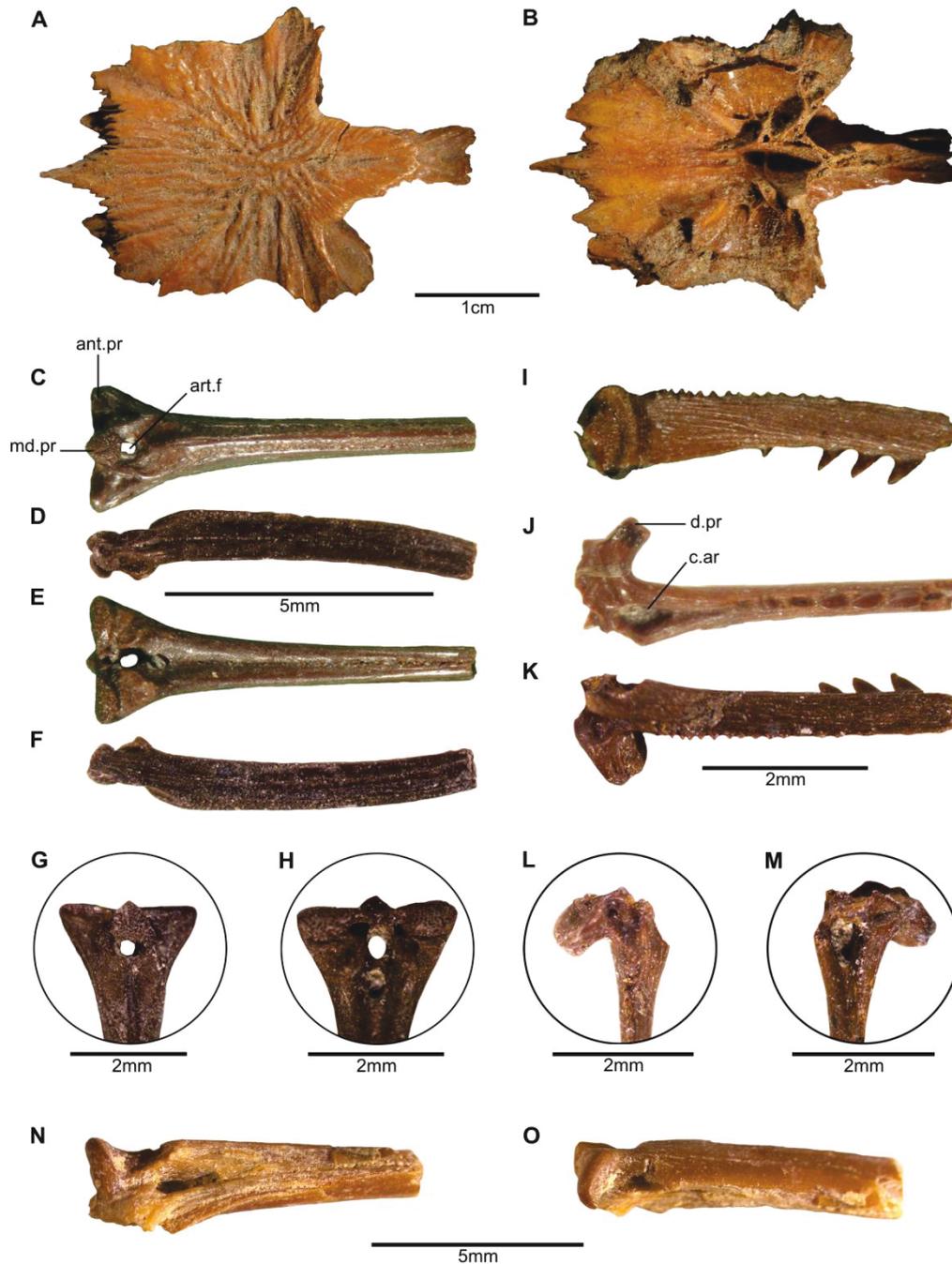


Figura 26. Peces fósiles de la localidad Paso Otero y de Arroyo del Azul, provincia de Buenos Aires. *Rhamdia quelen* MLP 95-IV-8 1, supraoccipital, vista externa (A), vista interna (B). *Pimelodella cf. laticeps* MLP 95-IV-1-13, fragmento proximal de espina pectoral, vista dorsal (I), vista medial (J), vista ventral (K), vista externa detalle cara articular (L), vista interna detalle cara articular (M); *Corydoras cf. paleatus* MLP 95-IV-1-13, fragmento proximal de espina dorsal, vista anterior (C), vista lateral (D, F), vista medial (E), vista externa detalle cara articular (G), vista interna detalle cara articular (H); *Siluriformes indet.* MLP 95-IV-8 2-13, fragmento proximal de espina pectoral, vista medial (N), vista ventral (O).

Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires

Cohorte Euteleostomorpha
Subcohorte Neoteleostei
Infracohorte Eurypterygia
Sección Ctenosquamata
Subsección Acanthomorphata
División Euacanthomorphacea *sensu* Johnson & Patterson (1993)
Subdivisión Percomorphaceae *sensu* Miya *et al.* (2003, 2005)
Sección Ovalentaria *sensu* Smith & Near en Wainwright *et al.* (2012)
Superorden Atherinomorphae
Orden Atheriniformes
Familia Atherinopsidae
Subfamilia Atherinopsinae Fowler, 1903
Género *Odontesthes* Evermann & Kendall, 1906
***Odontesthes* sp.**

Material referido. MLP 04-V-2-222, hiomandibular derecho (Fig. 27 A, B); MLP 04-V-2-224, opérculo izquierdo (Fig. 27 C, D); MLP 04-V-2-223, premaxilar izquierdo (Fig. 27 E, F).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires, Piso/Edad Bonaerense, Pleistoceno Medio.

Descripción. El hiomandibular presenta en su región dorsal dos apófisis. La apófisis superior o auricular está provista de dos cóndilos articulares: anterodorsal (**C.AD**) y posterodorsal, que se unirían a los huesos esfenótico y pterótico del neurocráneo; mientras que la apófisis opercular, está dirigida hacia atrás y provista del cóndilo posterior. También consta de una expansión anterior (**E.a**) que exhibe una forma aproximadamente rectangular y de borde irregular, y de una cresta que se inicia en la base de la apófisis opercular y que se extiende posteriormente y hacia el extremo inferior del eje vertical (**E.v**). En la cara ventral se encuentra parte del foramen superior cubierto por concreciones y en el proceso inferior de la cara dorsal se observa el foramen de la ramificación mandibular próximo al sector de unión del hiomandibular con el simpléctico. La parte izquierda del proceso inferior se halla rota sobre y paralelamente al canal de la ramificación hioidea del nervio hiomandibular, permitiendo

observar parte del recorrido de dicho nervio e incluso el tabique en el cual se divide en dos ramas. Esto último nos permite verificar que la ramificación del nervio se produce en el interior del hueso (Fig. 27 A, B).

El opérculo es un hueso laminar con un proceso dorsal. El borde posterior es convexo. En el ángulo antero-dorsal de la cara interna del opérculo se encuentran dos engrosamientos que convergen en el cóndilo hiomandibular. En este ángulo se halla una fenestra visible desde la cara externa del opérculo (Fig. 27 C, D).

El premaxilar es un elemento con gran curvatura que posee con un proceso ascendente y un proceso posterior o distal. El proceso ascendente (**Pr.a**) presenta la base estrecha y su porción distal está fragmentada. El proceso posterior de la rama del premaxilar exhibe un progresivo ensanchamiento hacia la porción distal, aunque se encuentra incompleto. En la región oclusal del premaxilar se hallan tres hileras de alvéolos donde se implantarían dientes cónicos pequeños distribuidos de forma desordenada y que se ubican en los $\frac{2}{3}$ proximales (Fig. 27 E, F).

Comentarios. Actualmente en Argentina se conocen 11 especies del género *Odontesthes*: *O. argentinensis*, *O. bonariensis*, *O. hatcheri*, *O. humensis*, *O. incisa*, *O. nigricans*, *O. orientalis*, *O. perugiae*, *O. platensis*, *O. retropinnis* y *O. smitti*.

Los restos fueron dados a conocer por Bogan *et al.* (2009a) como *Odontesthes* sp. constituyendo los primeros ejemplares fósiles de pejerreyes procedentes de la región pampeana.

En el presente estudio se confirma tal asignación, debido a que los fósiles presentan caracteres típicos del género *Odontesthes* como la presencia del nervio hiomandibular, en el hiomandibular, que penetra por el foramen superior de la cara interna del hueso hiomandibular, dividiéndose en el interior de este hueso y emergiendo ramificado por la cara dorsal con una rama mandibular y una rama hioidea, con excepción de *O. hatcheri* (Dyer, 1997; Bemvenuti, 2005). En cuanto al opérculo, la presencia de fenestras en el ángulo antero-dorsal es considerada una sinapomorfia del género *Odontesthes* y está presente en todas las especies con excepción de *O. incisa* y *O. perugiae* (White, 1985; Dyer, 1997; Bemvenuti, 2005). Además, la presencia de un borde postero-dorsal convexo es considerada por Dyer (1997) como una condición derivada típica de las especies del género *Odontesthes*. En cuanto al premaxilar, el proceso ascendente con base estrecha es un carácter común para las especies del género *Odontesthes* (Dyer, 1997; Bemvenuti, 2005) y permite distinguirlo de las especies del género hermano *Basilichthys*.

El registro más antiguo de pejerreyes sudamericanos se restringe a tres localidades de edad miocena: Puerto Galván en Argentina (Bocchino, 1971) y Cerro La Mina y El Tallón en Chile (Rubilar, 1994).

Subfamilia Atherinopsinae Fowler, 1903

Tribu Sorgentinini Pianta de Risso & Risso, 1953

Sorgentinini indet.

Material referido. MLP 04-V-2-226; MLP 04-V-2-227; MLP 04-V-2-231; MLP 04-V-2-232, vértebras caudales.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires. Piso/Edad Bonaerense, Pleistoceno medio.

Descripción. La vértebra caudal más completa conserva el arco neural y el arco hemal se presenta fracturado. Sin embargo se observa la presencia de expansión de los arcos hemales y un notable ensanchamiento de las paredes de los mismos.

Comentarios. Los restos fueron dados a conocer por Bogan *et al.* (2009a) como Sorgentinini indeterminados, coincidiendo aquí con tal asignación, ya que el ensanchamiento de las paredes de los arcos hemales en las vértebras caudales es un carácter exclusivo de los pejerreyes sudamericanos Sorgentinini (White, 1985, Dyer 1997).

Atheriniformes indet.

Material referido. MLP 04-V-2-228, MLP 04-V-2-229 y MLP 04-V-2-230, vértebras caudales; MLP 04-V-2-233, MLP 04-V-2-234, MLP 04-V-2-235, MLP 04-V-2-236, MLP 04-V-2-237 y MLP 04-V-2-238, vértebras dorsales; MLP 04-V-2-239, fragmento de cleitro; MLP 04-V-2-240, epihial derecho; MLP 04-V-2-241, fragmento de frontal derecho; MLP 04-V-2-243, fragmento de frontal izquierdo; MLP 04-V-2-244, fragmentos de hiomandibular derecho.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires. Piso/Edad Bonaerense, Pleistoceno medio.

Comentarios. Bogan *et al.* (2009a) asignó estos materiales a Atheriniformes indeterminados y fueron comparados con especies actuales del género *Odontesthes*, corroborándose una gran afinidad en las características morfológicas de ambos. Sin

embargo, no fue posible confirmar la especie dado que los materiales analizados carecen de caracteres sinapomórficos, ya sea debido a su estado de fragmentación o al escaso interés que los estudios sistemáticos prestaron a los elementos anatómicos aquí considerados.

Orden Cyprinodontiformes

Suborden Cyprinodontoidei

Familia Anablepidae

Subfamilia Anablepinae Garman, 1866

Jenynsia multidentata (Jenyns, 1842)

Material referido. MLP 04-V-2-225, premaxilar izquierdo (Fig. 27 H, I).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Centinela del Mar, Partido de General Alvarado, provincia de Buenos Aires, Argentina. Litofacies I, Piso/Edad Bonaerense, Pleistoceno medio-tardío.

Descripción. El premaxilar es un hueso robusto y sinuoso, que mide 10 mm. de longitud. Este hueso presenta una expansión anterior notoria y una fuerte muesca posterior en la rama alveolar. El proceso ascendente (**Pr.a**) es corto y de forma triangular, ensanchado en la base y con un progresivo aguzamiento distal. En vista medial, dicho proceso presenta una superficie general recta, excepto en el extremo proximal donde adquiere perfil convexo. El premaxilar posee 3 hileras de alvéolos circulares en los cuales se implantarían los dientes. La hilera labial, o la más externa, presentar alvéolos de gran tamaño, mientras que las restantes son diminutas. La región distal de la rama alveolar carece de bases para la implantación de dientes (Fig. 27 H, I).

Comentarios. En la actualidad se conocen seis especies válidas del género *Jenynsia* en Argentina: *J. alternimaculata*, *J. luxata*, *J. maculata*, *J. multidentata*, *J. obscura*, y *J. tucumana*. La única especie con distribución más austral y que se encuentra en la provincia de Buenos Aires es *J. multidentata*.

Los restos fueron dados a conocer por Bogan *et al.* (2009b) como *Jenynsia* sp. constituyendo el primer registro fósil para el género y uno de los escasos antecedentes para la familia Anablepidae. Sin embargo, el presente estudio permitió referirlo fehacientemente a *Jenynsia multidentata* por la serie de caracteres exhibidos y por ser la única especie que habita la zona donde fue hallado el resto fósil.

El ejemplar posee una serie de caracteres, tales como la presencia de una

expansión anterior diferenciada en la rama alveolar, además de una muesca o concavidad posterior en la rama alveolar (confiriéndole una característica forma de “S”; (Parenti, 1981). Un proceso ascendente (**Pr.a**) corto y ensanchado siendo esta una característica compartida de la mayoría de los miembros de las familias Anablepidae y Poeciliidae (Costa, 1998). Asimismo, el proceso ascendente de base amplia pero posteriormente aguzado es típico de las especies del género *Jenynsia* (Costa, 1998), distinguiéndolo de los demás géneros que conforman la familia Anablepidae (*Anableps* y *Oxyzygonectes*).

Fósiles de ciprinodontiformes se conocen del Cretácico Superior de Bolivia (Gayet, 1991), del Mioceno de Ecuador (véase Costa, 1998). En Argentina los registros de ciprinodontiformes fósiles se restringen a formaciones de edades eocenas (Fm. Lumbreira) y miocenas (Fm. San José y Río Salí) de Catamarca, Salta y Tucumán (Arratia y Cione, 1996).

Cohorte Otomorpha

Subcohorta Ostariophysi

Sección Otophysa

Superorden Characiphysae

Orden Characiformes

Suborden Characoidei

Familia Characidae

Género *Oligosarcus* Günther, 1864

Oligosarcus cf. jenynsii (Günther, 1864)

Material referido. MLP 04-V-2-319, dentario derecho (Fig.27 K-M); MLP 04-V-2-318, dentario izquierdo (Fig. 27 N-P); MLP 04-V-2-230-342, fragmentos de huesos dentarios.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Centinela del Mar, Partido de General Alvarado, provincia de Buenos Aires, Argentina. Litofacies I, Piso/Edad Bonaerense, Pleistoceno medio- tardío.

Descripción. El ejemplar MLP CD 04-V-2-319 (Fig. 27 K-M) es un dentario completo donde no se encuentran preservadas las piezas dentales, se trata de un hueso robusto y elongado, mide 31 mm. de longitud. La sínfisis mandibular tiene cuatro pliegues interdentarios. Los alvéolos están dispuestos en una única hilera, donde pueden

distinguirse una serie dentaria anterior y otra posterior. La serie dental anterior (**S.D.a**) está compuesta por cuatro alvéolos, el primero, ubicado próximo a la sínfisis es el de mayor diámetro y se correspondería a un diente caniniforme; luego le sigue el segundo alvéolo que es de menor tamaño que se encuentra muy próximo al primer alvéolo; el tercer alvéolo es de tamaño moderado y el cuarto alvéolo es un poco mayor al alvéolo anterior. Los tres últimos alvéolos de la serie anterior corresponderían a dientes cónicos. Cada uno de los cuatro alvéolos de la serie anterior presenta en posición posterior, cavidades de contorno circular en las que se observan los dientes de reemplazo (**D.r**). La serie dentaria posterior (**S.D.p**) está conformada por 21 alvéolos pequeños dispuestos en una sola hilera, y que se corresponderían a dientes ligeramente tricúspides. En vista externa la superficie del dentario presenta rugosidades y una serie de notorios poros del canal sensorial lateral.

El ejemplar MLP 04-V-239 (Fig. 27 N-P) presenta una morfología similar al descrito anteriormente, pero es de menor tamaño y la serie dental posterior se halla incompleta.

Los huesos articular, angular y coronomeckeliano no se han conservado en dichos restos.

Comentarios. El género *Oligosarcus* se encuentra representado en Argentina por nueve especies: *O. bolivianus*, *O. brevioris*, *O. hepsetus*, *O. itau*, *O. jenynsii*, *O. longirostris*, *O. menezesi*, *O. oligolepis* y *O. paranensis*. En la provincia de Buenos Aires sólo se encuentran *O. jenynsii* y *O. oligolepis*.

Los restos fueron dados a conocer por Bogan y de los Reyes (2009) como *Oligosarcus* sp. constituyendo el primer registro fósil del género. Un mayor estudio realizado en la presente tesis permite asignarlo tentativamente a *Oligosarcus jenynsii* por la similitud en la morfología dentaria. De acuerdo a Miquelarena (1986), el dentario de *O. jenynsii* lleva cuatro dientes constituidos por un gran canino fuerte al frente seguido por tres dientes cónicos y luego de 11 a 20 dientes más pequeños, ligeramente tricúspides.

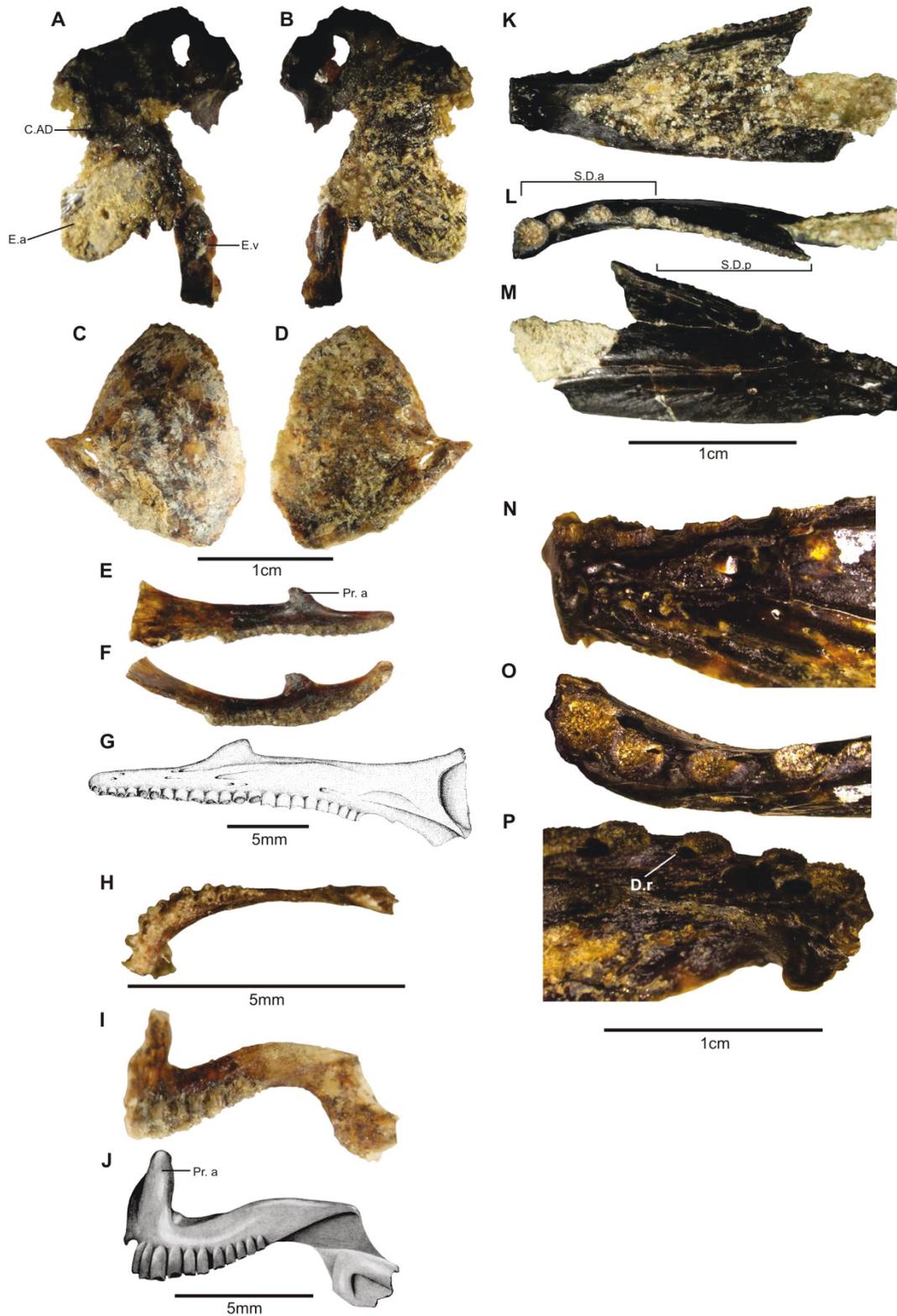


Figura 27. *Odontesthes* sp. MLP 04-V-2-222, hiomandibular derecho, vista lateral externa (A), vista lateral interna (B); MLP 04-V-2-224, opérculo izquierdo, vista lateral externa (C), vista lateral interna (D); MLP 04-V-2-223, premaxilar, vista lateral interna (E) vista oclusal (F), esquema vista lateral externa (G). *Jenynsia multidentata*. MLP 04-V-2-225, premaxilar izquierdo, vista oclusal (H), vista lateral externa (I), esquema en vista lateral (J). *Oligosarcus cf. jenynsii* MLP 04-V-2-319, dentario derecho, vista interna (K), vista oclusal (L), vista externa (M); MLP 04-V-2-318, dentario izquierdo, vista lateral externa (N), vista oclusal (O), vista interna (P). (G modificado de Bogan *et al.*, 2009, J modificado de Bogan *et al.*, 2009b).

Cascada del Paleolama, río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires

Orden Siluriformes

Suborden Loricarioidei

Familia Callichthyidae

Subfamilia Corydoradinae

Corydoras cf. paleatus (Jenyns, 1842)

Material referido. MLP 94-II-1-84 opérculo completo (Fig. 28 M, N); MLP 94-II-1-90, dos opérculos (Fig. 28 O, P), espina dorsal (Fig. 28 Q, R, S), dos espinas pectorales (Fig. 28 T, U).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Cascada del Paleolama, río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires, Pleistoceno Superior.

Descripción. Los huesos operculares son completos, miden entre 6 mm. y 9 mm. de altura. Se trata de un hueso laminar, el ángulo antero-dorsal de la cara interna se encuentra engrosado donde se halla la cavidad articular que recibe el cóndilo hiomandibular (Fig. 28 M-P).

Espina dorsal completa recta de ápice punzante, mide 12 mm. de longitud. En vista medial o posterior presenta un surco longitudinal (**SL**) paralelo al eje mayor de la espina, en dicha vista no se observan denticulaciones. La superficie anterior presenta una cresta (**Cr**) continua y dos surcos laterales, uno a cada lado de la cresta, que se extienden desde la cabeza articular hasta el ápice. El foramen articular (**art.f**) es pequeño y de forma circular. La cabeza articular es de forma triangular y está constituida por los dos procesos anteriores (**ant.pr**) y el proceso medial (Fig. 28 Q, R, S).

Las espinas pectorales son poco curvas, de ápice punzante, miden 8 mm. y 9 mm. de longitud. Las superficies dorsal y ventral presentan numerosas ranuras longitudinales paralelas al eje mayor de la espina, acompañadas de bases de odontodes. En el margen anterior se pueden observar una hilera con bases de odontodes que corren longitudinalmente desde el cuello hasta el ápice. En la parte medial se observa un surco longitudinal (**SL**) notorio, que se extiende hasta el ápice y cuyas denticulaciones son muy pequeñas de orientación casi perpendicular al eje mayor de la espina y que ocupan sólo los $\frac{2}{3}$ distales sobre la rama dorsal de la espina. El proceso dorsal (**d.pr**) de la espina que articula con el cleitro presenta marcadas estriaciones compuestas por ranuras

y crestas paralelas (Fig. 28 T, U).

Comentarios. Los restos fueron dados a conocer por Pardiñas *et al.* (1996) como Callichthyidae indet. Sin embargo, el presente estudio permitió dar más definición a la asignación, por lo tanto los restos se asignan a *Corydoras* cf. *paleatus*, por el grado de similitud morfológica y tamaño de los restos con dicha especie. Sin embargo, no puede descartarse que pertenezcan a *C. aeneus*.

Subfamilia Callichthyinae

Callichthyinae indet.

Material referido. MLP 94-II-1-87, espina pectoral izquierda.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Cascada del Paleolama, río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires, Pleistoceno Superior.

Descripción. Espina pectoral izquierda completa bien osificada poco curva, de ápice punzante y de gran tamaño, mide 25 mm. de longitud. Las superficies dorsal y ventral están recorridas longitudinalmente por numerosos surcos paralelos. En vista medial, la rama dorsal es dentada sólo en sus $\frac{2}{3}$, mientras que la rama ventral es edéntula. El dentado es uniforme, muy pequeño y las denticulaciones son de inclinación perpendicular. El surco medial es bien notorio y llega hasta el ápice. En el margen anterior de la espina hay bases de odontodes dispuestas en una línea continua desde el cuello hasta el ápice de la espina. El cuello es liso. La cavidad articular que se encuentra en la cara posterior del cuello es de forma ovalada. En la región articular el proceso dorsal es bien desarrollado y presenta ornamentaciones compuestas por surcos y ranuras paralelas.

Comentarios. La subfamilia Callichthyinae está representada en Argentina por los géneros *Hoplosternum* (1 especie), *Leptoplosternum* (1 especie) y *Callichthys* (1 especie). Los restos fueron dados a conocer por Pardiñas *et al.* (1996) como Callichthyidae indet. En el presente estudio la espina pectoral fósil se asigna a la subfamilia Callichthyinae ya que el diámetro de la misma supera los 2,5 mm. (Monsch, 1998).

Callichthyidae indet.

Material referido. MLP 94-II-1-84, supraoccipital (Fig 28 A, B); opérculo derecho (Fig. 28 C, D); cuatro cleitros (Fig. 28 E, F, K, L); 10 espinas pectorales (Fig. 28 V, W); tres espinas dorsales y un fragmento distal de espina.

Procedencia geográfica/estratigráfica. Cascada del Paleolama, río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires, Pleistoceno Superior.

Descripción. El supraoccipital de gran tamaño. Mide 17 mm. de longitud. El proceso posterior es alargado y ancho. Este hueso presenta base de odontodes en su superficie externa (Fig 28 A, B).

El opérculo es un hueso laminar con bases de odontodes en su superficie externa. El margen distal es convexo y el margen anterior es recto. Mide 12 mm. de altura. En la parte antero-superior presenta la cavidad articular que conecta con el cóndilo hiomandibular (Fig. 28 C, D).

Los cleitros son huesos robustos, bien osificados y de gran tamaño, el mayor mide 16 mm. de longitud. En vista medial puede observarse la ranura medial del cleitro (**o-cl-mg**) en la que articula el proceso dorsal de la espina pectoral. La superficie externa presenta bases de odontodes (Fig. 28 E, F, K, L).

Espinass pectorales de gran tamaño, bien osificadas, levemente curvadas posteriormente y de ápice punzante, miden entre 14 mm. y 23 mm. de longitud. Las superficies dorsal y ventral presentan numerosas ranuras longitudinales paralelas al eje mayor de la espina, acompañadas de bases de odontodes. En el margen anterior hay una línea continua de bases de odontodes que recorre desde el cuello hasta el ápice. El cuello (**Cu**) de la espina es liso. En vista medial presenta un surco longitudinal (**SL**) notorio que se inicia en el cuarto basal y se extiende hasta la región apical. El dentado ocupa el $\frac{2}{3}$ distales de la rama dorsal. Las denticulaciones son bajas y de orientación perpendicular al eje mayor de la espina. La rama ventral es edéntula. La cavidad articular (**c.ar**) es de forma ovoide a triangular. El proceso dorsal (**d.pr**) de la espina posee estriaciones compuestas por surcos y ranuras paralelas (Fig. 28 V, W).

Las espinas dorsales grandes, de ápice punzante, que miden entre 15 mm. y 19 mm. de longitud. Las superficies laterales se encuentran recorridas por surcos longitudinales. La superficie anterior presenta una cresta continua y dos surcos laterales que poseen numerosas bases de odontodes, ubicados uno a cada lado de la cresta, y que

se extienden desde la cabeza articular hasta el ápice. En vista medial presenta un surco longitudinal que llega al ápice. Además hay denticulaciones en el $\frac{2}{3}$ distales de la espina. Las denticulaciones son retrorsas (se dirigen al ápice) y se encuentran hundidas en el surco medial. El foramen articular es pequeño y de forma circular. La región articular es de forma triangular constituida por los dos procesos anteriores y el proceso medial. La superficie anterior de los procesos anteriores está ornamentada por una serie de crestas y ranuras de distribución laberintiforme.

Comentarios. Los restos fueron dados a conocer por Pardiñas *et al.* (1996). Los fósiles presentan morfologías y ornamentaciones muy similares a aquellas de *Corydoras paleatus*, pero éstos son notablemente de mayor tamaño, por lo cual se prefiere asignarlos como Callichthyidae indeterminados.

Suborden Siluroidei

Familia Heptapteridae

Rhamdia quelen (Quoy & Gaimard, 1824)

Material referido. MLP 94-II-1-86 1, supraoccipital (Fig. 28 G, H); MLP 94-II-1-82, cuatro supraoccipitales; un fragmento proximal de espina pectoral (Fig. 28 I, J).

Procedencia geográfica/estratigráfica. Cascada del Paleolama, río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires, Pleistoceno Superior.

Descripción. Los supraoccipitales miden entre 15 mm. y 29 mm. de ancho y entre 18 mm. y 32 mm. de longitud. El supraoccipital tiene una forma general cuadrangular con la parte posterior alargada formando una punta. Este hueso presenta un patrón de ornamentación en su superficie exterior compuesto por crestas y surcos paralelos muy notorios dispuestos en forma radiada. Se pueden observar algunos orificios en los surcos acompañando el patrón estriado. La depresión que se halla en la parte superior es relativamente corta y pequeña y poco notoria, ésta corresponde al centro de osificación de dicho hueso (Fig. 28 G, H).

El fragmento proximal de espina pectoral posee los márgenes anterior y medial dentados. Las superficies dorsal y ventral de la espina están recorridas por numerosos surcos poco profundos, en el fondo de los cuales se abren pequeños orificios alineados. En vista lateral el dentado proximal se va redondeando hasta alcanzar la forma de pequeñas protuberancias. El cuarto proximal es edéntulo. En vista medial el dentado

está representado por una hilera de dientes aguzados, deprimidos de inclinación perpendicular a antrorsa homogénea que se extiende hasta la porción subterminal, en este último sector se observan dos hileras de denticulaciones. El cuello (**Cu**) de la espina es liso. La cavidad articular (**c.ar**) es grande y redondeada. La región articular de la espina está formada por tres procesos articulares bien desarrollados. El proceso dorsal (**d.pr**) está ornamentado con protuberancias desordenadas y estrías paralelas. En vista anterior, estas puntas aparecen en el centro del proceso dorsal y las estrías en sus bordes. El proceso anterior (**ant.pr**) es más pequeño que el proceso dorsal. El proceso ventral se halla fragmentado. Mide 24 mm. de longitud (Fig. 28 I, J).

Comentarios. Los restos fueron dados a conocer por Pardiñas *et al.* (1996) como *Rhamdia* cf. *quelen*. En el presente estudio se los asigna indudablemente a *Rhamdia quelen*, debido a que el patrón de ornamentación del supraoccipital hallado coincide con el de dicha especie, al igual que la morfología de su espinas pectoral.

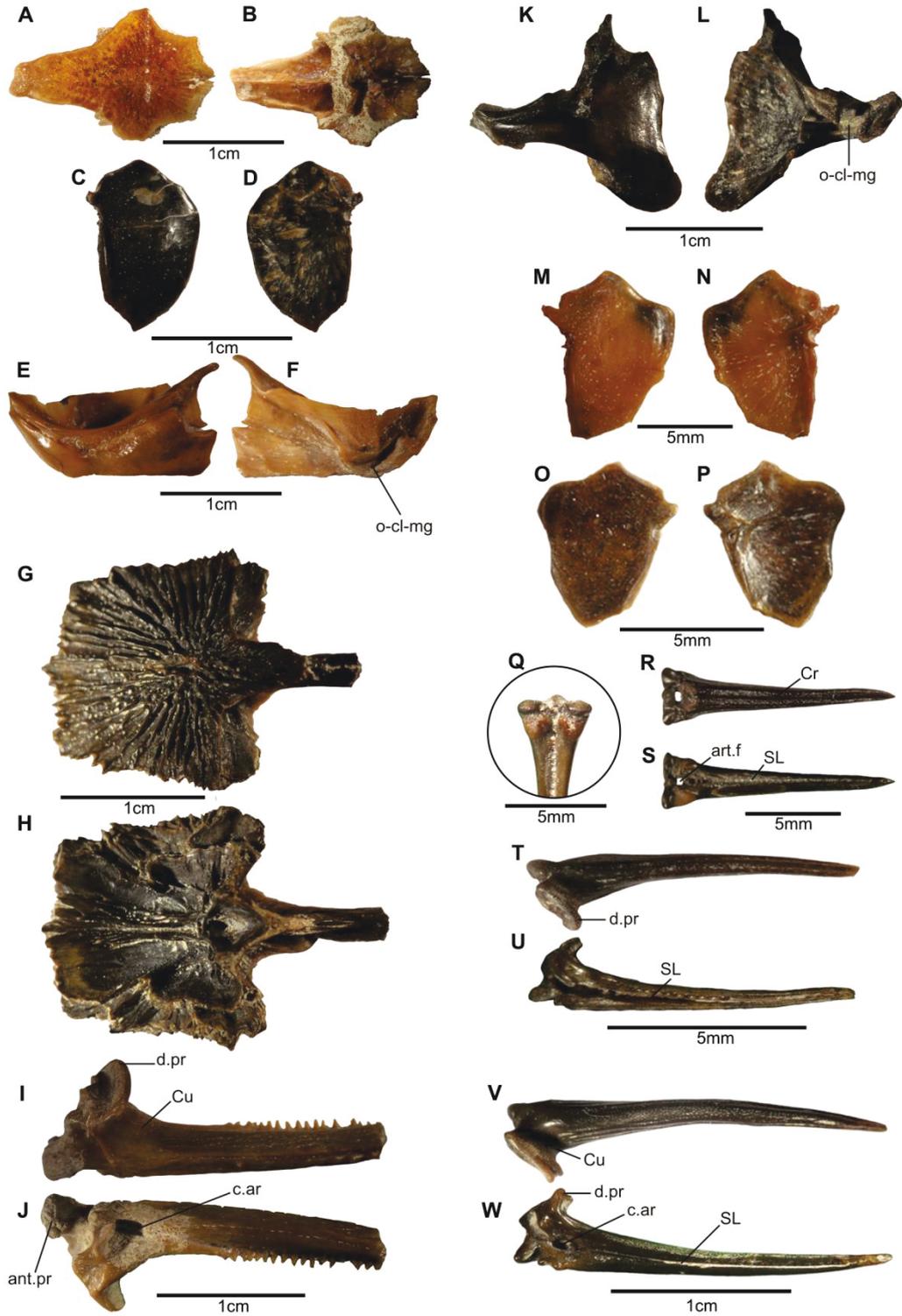


Figura 28. Peces fósiles de la localidad fosilífera Cascada del Paleolama, río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires. *Callichthyidae indet.* MLP 94-II-1-84, supraoccipital, vista externa (A), vista interna (B); opérculo derecho, vista externa (C), vista interna (D); cleitro izquierdo vista externa (E), vista interna (F); cleitro, vista externa (K), vista interna (L); espina pectoral, vista lateral (V), vista medial (W). *Rhamdia quelen* MLP 94-II-1-86-1, supraoccipital, vista externa (G), vista interna (H); MLP 94-II-1-82, fragmento proximal de espina pectoral, vista lateral (I), vista medial (J). *Corydorax cf. paleatus* MLP 94-II-1-84 opérculo, vista externa (M), vista interna (N); MLP 94-II-1-90, opérculo, vista externa (O), vista interna (P); espina dorsal, detalle cara articular (Q), vista anterior (R), vista medial (S); espina pectoral, vista lateral (T), vista medial (U).

6.2 *Descripción detallada de la ornamentación de los elementos óseos de la cintura pectoral y espina dorsal en algunos peces actuales*

En esta sección se describen en detalle los resultados sobre el estudio de la morfología de determinadas estructuras óseas de la cintura pectoral y aleta dorsal en algunos Siluriformes actuales, utilizados para la comparación de los fósiles estudiados. Para esto se efectuaron disecciones y descripciones e ilustraciones detalladas de la ornamentación de estos elementos óseos.

Familia DORADIDAE

Pterodoras granulatus

(MLP-V-P 22, 68)

Fig. 29

La cintura pectoral está totalmente expuesta ventralmente (cubierta sólo por una fina capa de epitelio), con la porción ventral de coracoides expandido, restringiendo cavidad para el músculo *arrector ventralis inferior* a un canal tubular en el borde anterior del coracoides. El cleitro es lateralmente expandido y visible en vista dorsal, la parte expuesta está ornamentada con surcos superficiales hasta la base del proceso postcleitral. Proceso postcleitral lanceolado, estrecho, alargado con una fila de espinas a lo largo de toda su longitud y su punta alcanza o supera el origen de la espina dorsal. El proceso coracoideo se extiende posteriormente un poco más allá del último radio ramificado de la aleta pectoral, más corto que el proceso postcleitral.

Espina pectoral fuerte, dorso-ventralmente aplanada, levemente curvada posteriormente. El margen anterior de la espina pectoral posee fuertes denticulaciones que se vuelven un poco más grandes y retrorsas distalmente. El margen medial posee fuertes denticulaciones antrorsas (dirigidas hacia la parte proximal de la espina) un poco más grandes que las del margen contrario. Las superficies dorsal y ventral se encuentran recorridas por numerosas series de crestas y surcos paralelos entre sí y al eje mayor de la espina. La cavidad articular es de contorno redondo. Los procesos dorsal, anterior y ventral no poseen ornamentaciones.

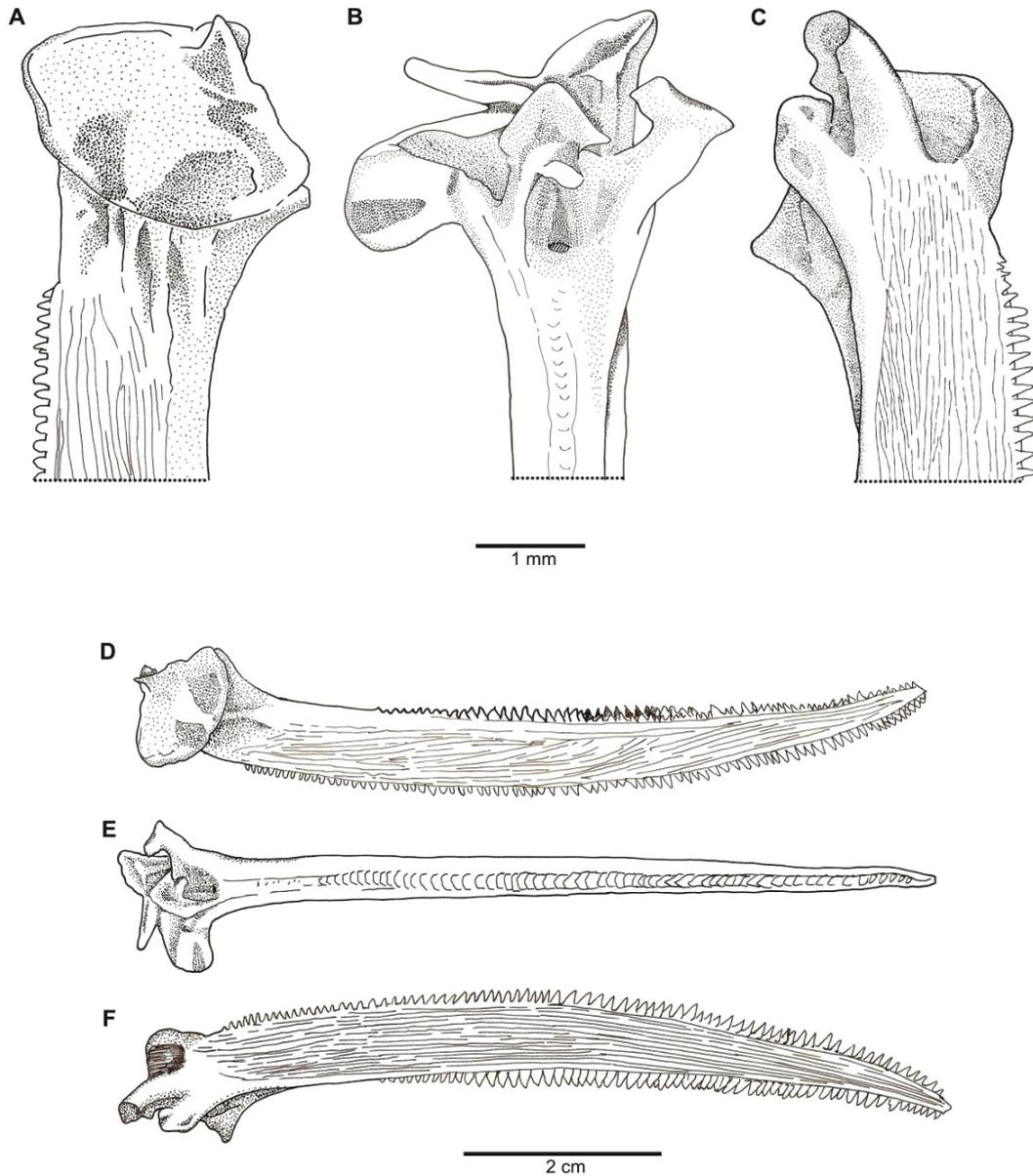


Figura 29. Espina pectoral de *Pterodoras granulosis* (MLP-V-P 22, 68), vista dorsal (A, D), vista medial (B, E), vista ventral (C, F).

Familia PIMELODIDAE

Parapimelodus valenciennis

(CICyTTP-V-P 05; KU 21804; MLP-V-P 65)

Fig. 30

La cintura pectoral está formada por el cleitro y el escápulo-coracoides. La superficie dorsal del cleitro está ornamentada por una serie de crestas y surcos paralelos, dispuestos horizontalmente, y en la mitad inferior de su superficie externa por pequeñas protuberancias. El proceso dorsal del cleitro está bifurcado en la mitad. El proceso

dorsal anterior (**dpc**) es corto y se dirige posteriormente. El proceso humero-cubital (**hcp**) está poco desarrollado. En vista medial, se observa la cavidad articular del cleitro de forma semilunar. El escápulo-coracoides se extiende anteriormente y presenta una sínfisis interdigitada, formando grandes puntas.

La espina pectoral es levemente curvada, bien osificada, fuertemente deprimida y de ápice punzante. Las superficies dorsal y ventral están recorridas por numerosos surcos longitudinales, discontinuos y poco profundos. En el fondo de estos surcos se encuentran escasos orificios pequeños. El dentado tanto del margen anterior como medial están conformados por dientes sólidos, deprimidos y terminados en punta aguzada. El tamaño máximo de los dientes se alcanza a la mitad de la longitud de la espina y decrece hacia los extremos. El patrón de dentado es muy regular, siendo el anterior y el medial muy semejantes en forma y tamaño. El margen anterior posee de 17 a 23 pequeñas denticulaciones retrorsas uniformes (dirigidas hacia el ápice de la espina), que ocupan sólo $\frac{2}{3}$ proximales de la espina, ya que su parte distal está ocupado por una cresta continua que se extiende hasta el ápice, y es de igual altura que las denticulaciones. El margen medial de la espina tiene entre 14 a 20 denticulaciones triangulares de base ancha y antrorsas en toda su extensión (dirigidas hacia la parte proximal de la espina). En vista medial, las ramas dorsal y ventral se fusionan completamente sin delimitar surco, separándose sólo en el cuarto proximal. En este sector los últimos dientes posteriores recorren la rama dorsal, siendo la ventral edéntula. La cavidad articular es de forma triangular. En la región articular el proceso dorsal presenta ornamentaciones compuestas por crestas y surcos notorios y paralelos entre sí en su cara posterior, y en borde de este proceso las ornamentaciones están formadas por pequeñas protuberancias y surcos algo desordenados. El proceso ventral está ornamentado sólo en su cara anterior. El proceso dorsal se extiende medialmente hasta contactar el proceso ventral, dándole forma de un puente óseo.

La espina dorsal es recta de ápice punzante. Las superficies laterales están recorridas por una serie surcos paralelos continuos y poco profundos. El margen posterior posee de 10 a 15 pequeñas denticulaciones triangulares, de base ancha y con sus puntas dirigidas hacia la parte proximal de la espina (antrorsas). El margen anterior es edéntulo. La cavidad articular de la espina es de forma redonda y de pequeño tamaño. Los procesos anteriores son poco desarrollados y le dan un aspecto de cabeza triangular a la región articular de la espina. El proceso medial está ornamentado por crestas y surcos en forma de laberintiforme o panal de abejas (convoluted surface).

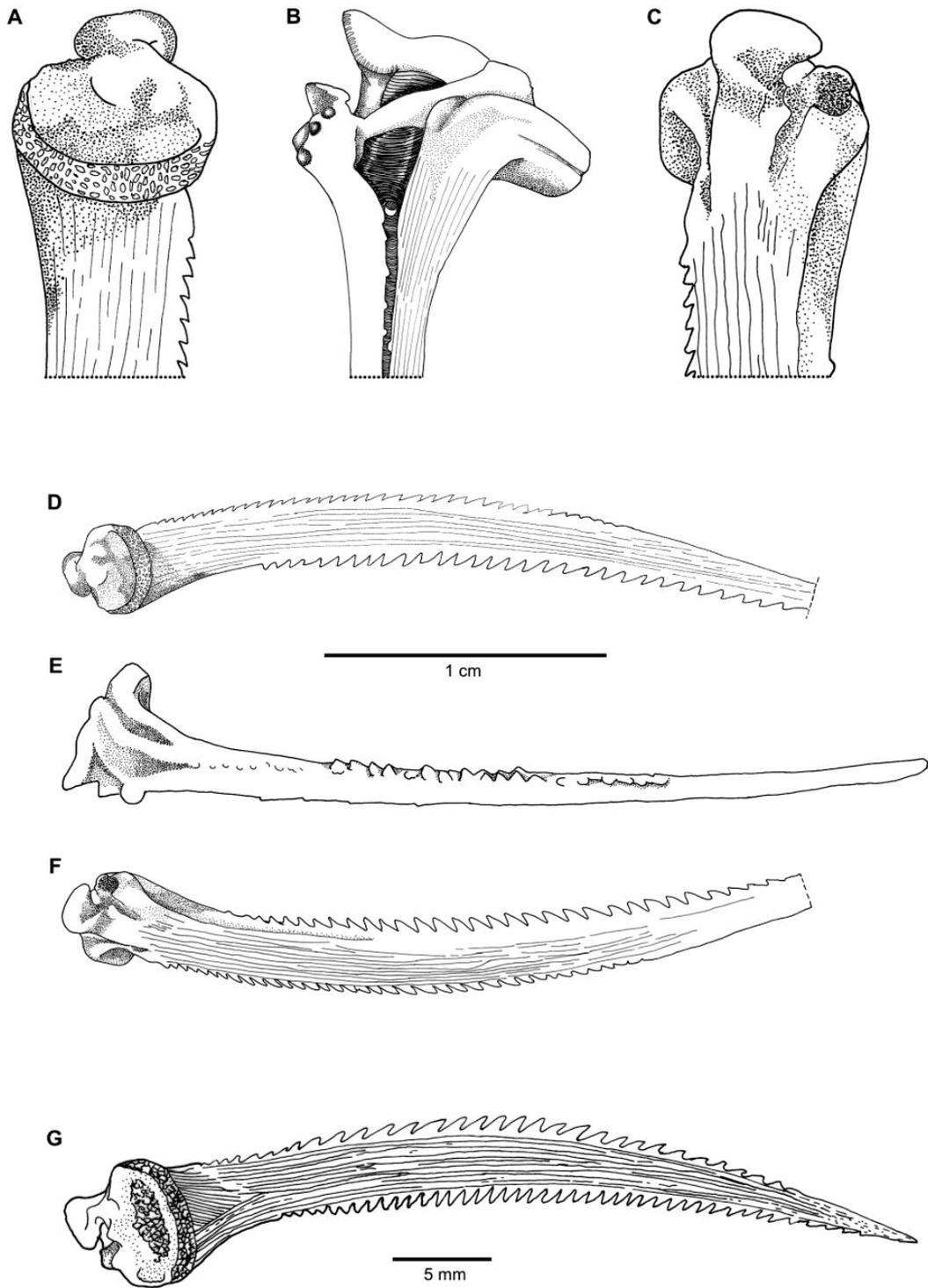


Figura 30. Espina pectoral de *Parapimelodus valenciennis* (KU 21804), vista dorsal (A, D, G), vista medial (B, E), vista ventral (C, F) (G modificado de Bisbal y Gómez, 1986).

Pimelodus sp.

(KU 21805)

Espina pectoral levemente curva, de ápice punzante. Las superficies dorsal y ventral presentan una serie de crestas y ranuras paralelas entre sí y al eje mayor de la espina. La espina presenta denticulaciones en sus márgenes anterior y medial, siendo las denticulaciones del margen medial más grandes que las del margen contrario. El margen anterior posee de 9 a 14 denticulaciones triangulares, muy pequeñas, de base ancha y con una punta por base de orientación retrorsa y ocupan sólo la parte proximal de la espina. El tamaño máximo de las denticulaciones se alcanza en la mitad y decrece hacia los costados. El margen medial posee 12 o más denticulaciones triangulares, de base ancha y con una punta por base, de orientación antrorsa, y se encuentran dispuestas sobre la rama dorsal de la espina en toda su extensión. La altura máxima de las denticulaciones se alcanza hacia la mitad y decrece hacia ambos lados.

El proceso dorsal es bien desarrollado, es grueso y posee ornamentaciones en su borde dorsal, con crestas y surcos formando estriaciones algo desordenadas.

La espina dorsal es levemente curva, de ápice punzante. Las superficies laterales presentan surcos y crestas paralelas al eje mayor de la espina. El margen posterior posee siete u ocho denticulaciones, éstas son triangulares, pequeñas, de base ancha y con una punta por base y de orientación antrorsa. Las denticulaciones sólo ocupan los dos tercios proximales de la espina.

Pimelodus maculatus

(CICyTTP-V-P 02; MLP-V-P 21, 64)

Fig. 31

La cintura pectoral está formada por el cleitro y el escápulo-coracoides. El cleitro presenta ornamentaciones sólo en la mitad inferior de su superficie externa compuestas por crestas y surcos poco profundos y uniformes. El proceso dorsal del cleitro está bifurcado en la mitad. El proceso dorsal anterior (**dpc**) es corto y se dirige hacia arriba. En vista medial, se observa la cavidad articular del cleitro de forma semilunar. El escápulo-coracoides se extiende anteriormente y presenta una sínfisis interdigitada.

Espina pectoral levemente curva, de ápice punzante. Las superficies dorsal y ventral están recorridas por una serie de crestas y surcos continuos que recorren desde el cuello hasta el ápice de la espina. La cavidad articular es de forma triangular. El dentado de la espina pectoral está presente en los márgenes anterior y medial. Los dientes son sólidos, deprimidos y terminados en punta aguzada. Sólo hay una punta por base. El tamaño máximo de los dientes se alcanza hacia la mitad del dentado medial y decrece hacia los extremos. El dentado anterior y medial son muy semejantes en forma, pero el anterior está constituido por dientes más pequeños que los del margen medial. El dentado anterior posee denticulaciones retrorsas, que se inician al final del cuello y nunca se extienden más allá de la parte media de su longitud. La mitad distal del margen anterior está ocupada por una cresta de igual altura que los dientes y dicha cresta se extiende hasta el final del ápice. El margen medial de la espina tiene 18 pequeñas denticulaciones antrorsas en casi toda su extensión. En la región articular, la cara anterior del proceso ventral posee ornamentaciones compuestas por crestas y surcos formando un fino estriado paralelo. El proceso dorsal posee el mismo tipo de ornamentación pero sólo en su cara posterior, mientras que su cara anterior está formada por pequeñas protuberancias desordenadas. El proceso anterior no está ornamentado.

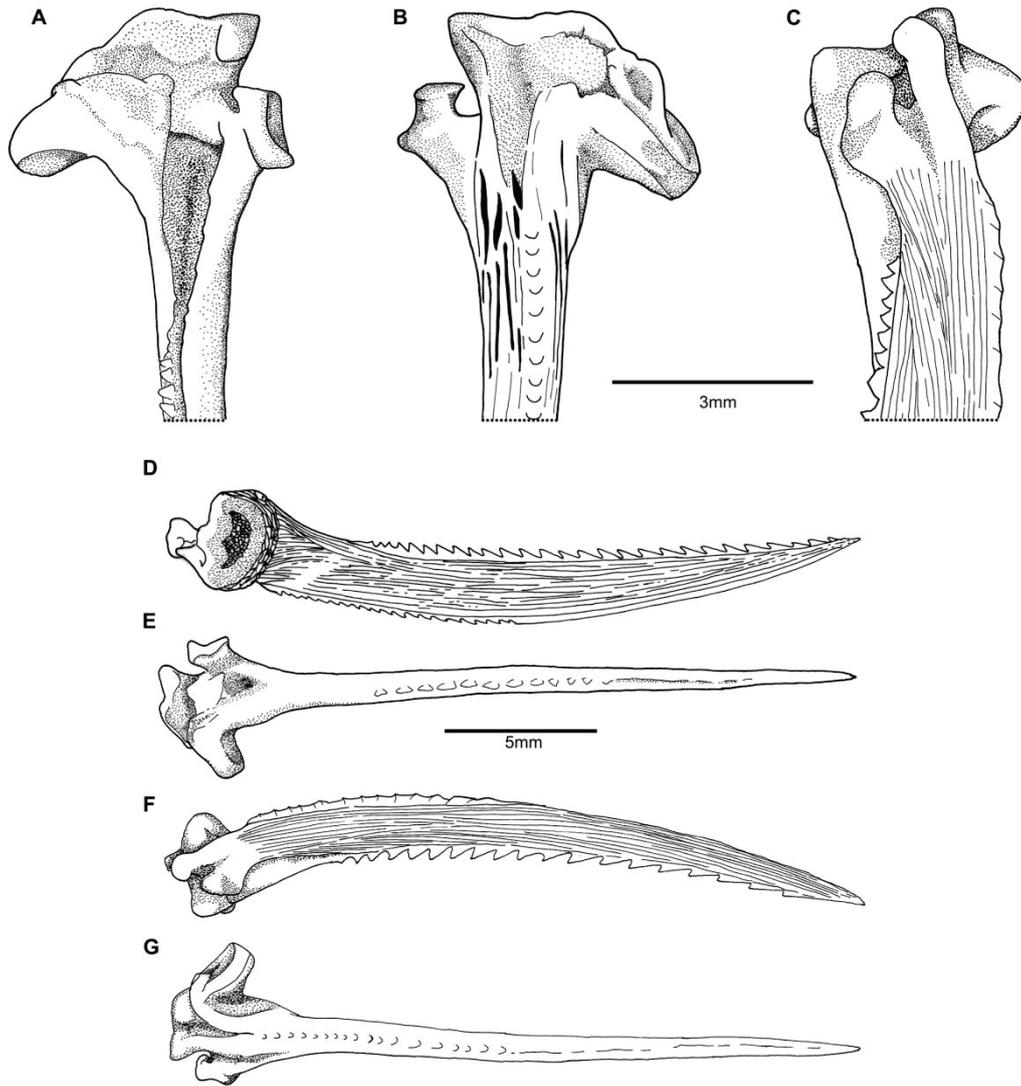


Figura 31. Espina pectoral de *Pimelodus maculatus*, vista medial (A, E), vista anterior (B, G), vista ventral (C, F), vista dorsal (D) (D modificado de Bisbal y Gómez, 1986).

Pimelodus albicans

(MLP-V-P 18)

Fig. 32

La cintura pectoral está formada por el cleitro y el escápulo-coracoides. El cleitro está ornamentado por pequeñas protuberancias desordenadas en la mitad inferior de su superficie externa. El proceso dorsal del cleitro está bifurcado, siendo el proceso dorsal anterior (**dpc**) más grande que el inferior (**dpc'**). El proceso humero-cubital (**hcp**) está ornamentado por el mismo tipo de ornamentaciones que el proceso dorsal. En vista medial, se observa la ranura medial del cleitro de forma semilunar. El escápulo-coracoides se extiende anteriormente y presenta una sínfisis interdigitada en su mitad anterior, siendo la posterior recta.

La espina pectoral es levemente curva posteriormente y de ápice punzante. Las superficies dorsal y ventral se encuentran recorridas por una serie de crestas y surcos paralelos continuos que se extienden desde el cuello al ápice. La cavidad articular es de forma triangular. El margen anterior posee denticulaciones triangulares retrorsas que se vuelven perpendiculares al eje mayor de la espina hacia la mitad de la longitud de ésta. Las denticulaciones nunca se extienden más allá de sus $\frac{3}{4}$ de su longitud, debido a que su porción distal está ocupada por una cresta de igual altura que las denticulaciones. El margen medial o interno posee denticulaciones antrorsas dispuestas sobre la rama dorsal en toda su longitud un poco más grandes que las del margen contrario. En la región articular el proceso dorsal se encuentra ornamentado por crestas y surcos paralelos en su cara posterior, confiriéndole un patrón estriado. La cara inferior del proceso anterior y del proceso ventral se encuentra ornamentada por pequeñas protuberancias que dan un aspecto áspero.

La espina dorsal es recta y de ápice punzante. Las superficies laterales presentan surcos y crestas discontinuas y paralelas al eje mayor de la espina. El margen posterior de la espina posee denticulaciones en su tercio distal. Los denticulos son triangulares, de base ancha y sus puntas se dirigen hacia la región proximal (antrorso). El margen anterior es edéntulo. La cavidad articular es de forma redonda. En la región articular, el proceso medial presenta ornamentaciones en su cara anterior compuesta por pequeñas protuberancias, confiriéndole un aspecto áspero. Los procesos anteriores se encuentran bien desarrollados.

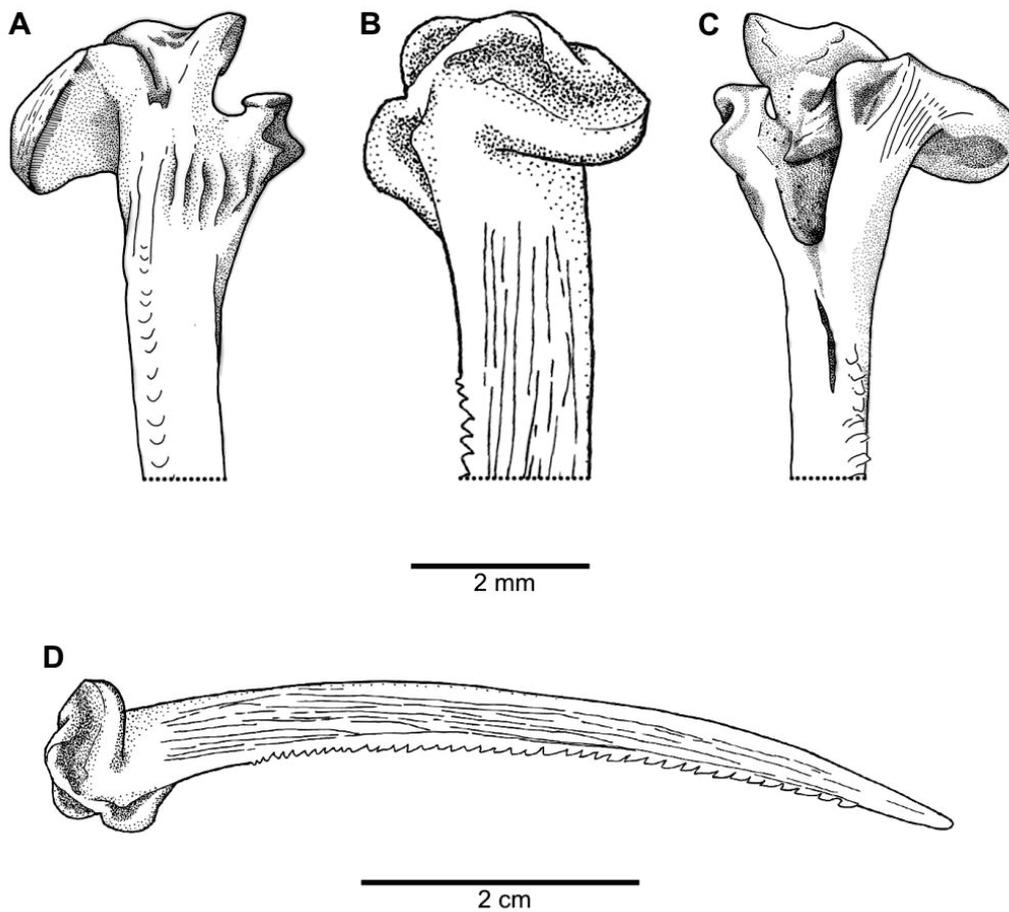


Figura 32. Espina pectoral de *Pimelodus albicans* (MLP-V-P 18), vista anterior (A), vista dorsal (B, D), vista medial (C).

Familia HEPTAPTERIDAE

Pimelodella sp.

(KU 37695)

Fig. 33 A, B

La cintura pectoral está formada por el cleitro y el escápulo-coracoides. El cleitro posee dos procesos bien desarrollados en su parte posterior. Postero-lateralmente se encuentra el **hcp** que es elongado, agudo y largo. El proceso dorsal es bifurcado, distinguiéndose el **dpc** y **dpc'**. El primero se dirige dorsalmente y el segundo es más pequeño que el anterior y tiene una posición dorso-lateral. La superficie externa del cleitro presenta rugosidades en el área de curvatura del borde dorsal del mismo. En vista

medial, el cleitro posee una ranura medial (**o-cl-mg**) rugosa en el cual articula el proceso dorsal de la espina pectoral. El escápulo-coracoides es delgado y alargado, se expande antero-ventralmente, y termina con proyecciones en puntas, donde se une al otro escápulo-coracoides ventralmente. En vista medial, el escápulo-coracoides posee dos forámenes, uno dorsal y otro ventral más pequeño. Además posee dos cóndilos o facetas articulares. La más dorsal articula con el complejo radial y la ventral con la espina pectoral justo en la cavidad articular de ésta (**af.pecsp**).

La espina pectoral es levemente curvada y de ápice punzante. Las superficies dorsal y ventral están recorridas por crestas y surcos poco profundos, paralelos al eje mayor de la espina. El margen anterior posee pequeñas denticulaciones en su $\frac{2}{3}$ proximales. Las denticulaciones son tipo crenuladas, es decir, bajas, de punta roma y de orientación verticales. En el margen medial de la espina hay nueve denticulaciones en los $\frac{2}{3}$ proximales. Las denticulaciones son triangulares, de base ancha, con una sola punta por base y sus puntas se orientan de forma antrorsa. El tamaño de las denticulaciones va decreciendo a medida que se acerca hacia la parte proximal de la espina.

Pimelodella hasemani

(KU 13701)

La espina pectoral es recta, delgada y de ápice punzante. El margen anterior posee pequeñas denticulaciones triangulares, de base ancha, que ocupan el tercio próxima de la espina y se orientan verticalmente. El resto de la espina es ocupada por cinco dientes más grandes, de base ancha y con sus puntas dirigidas hacia la parte proximal de la espina (antrorso). El margen medial tiene de cuatro a seis denticulaciones triangulares, de base ancha y con puntas orientadas verticalmente y que ocupan sólo los dos tercios proximales.

Pimelodella laticeps

(MLP-V-P 61, 71)

Fig. 33 C, D

La espina pectoral es curva, bien osificada, de ápice punzante y de sección transversal deprimida. Las superficies dorsal y ventral están recorridas por surcos poco profundos, diagonales en el tercio distal y longitudinales en el resto del cuerpo. Además se observan hileras de orificios alargados ubicados o no en el fondo de los surcos. Los márgenes anterior y medial son dentados. En el margen medial las ramas dorsal y ventral se fusionan completamente sin delimitar surco entre ellas, sólo se separan en el cuarto proximal. En este sector, los últimos dientes recorren la rama dorsal. Entre las bases adyacentes de los dientes del margen medial se observa un orificio de pequeño tamaño que comunica el lumen con el exterior. El orificio distal se abre en forma de canaleta en la porción subterminal.

Existen marcadas diferencias entre el dentado anterior y medial. El anterior se inicia en el cuello con orientación perpendicular y continua así hasta el ápice. La base de los dientes es ancha y existe una sola punta por base. Los dientes de mayor tamaño se encuentran en la región proximal de la espina. En el cuarto distal, las bases son mucho mayores y el dentado es antrorso. El margen medial está constituido por dientes de gran tamaño, perpendiculares o ligeramente antrorsos. El tamaño máximo de estos dientes se alcanza hacia la mitad de la longitud de la espina.

La espina dorsal es recta, delgada y de ápice punzante. El margen anterior posee cinco denticulaciones, de base ancha, con una punta por base y orientadas hacia la parte proximal de la espina, las denticulaciones ocupan el tercio distal de la espina. El margen posterior carece de denticulaciones. Las superficies laterales tienen crestas y surcos poco profundos y paralelas al eje mayor de la espina.

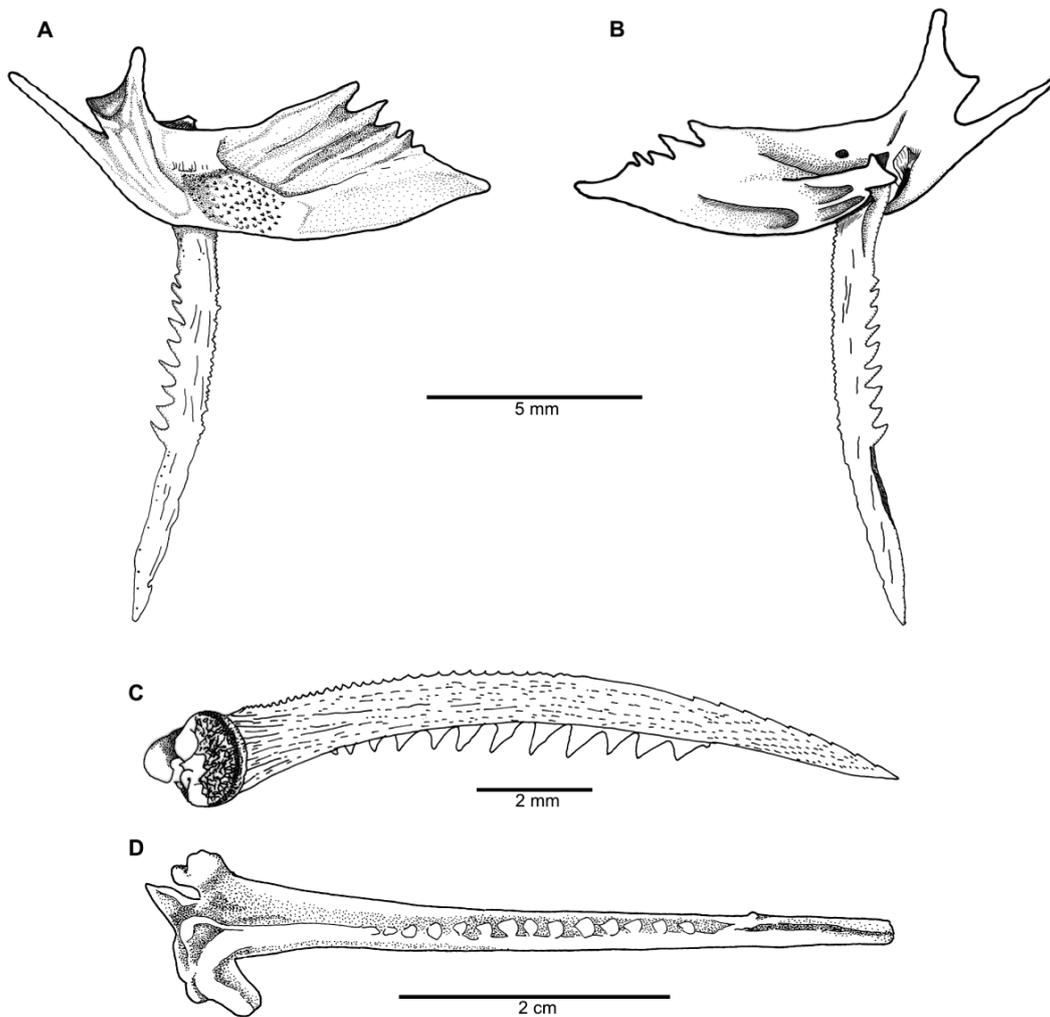


Figura 33. Elementos óseos de la cintura pectoral de *Pimelodella* sp. (KU 13701), vista externa (A), vista interna (B). Espina pectoral derecha de *Pimelodella laticeps* (MLP-V-P 61, 71), vista dorsal (C), vista medial (D) (C modificado de Bisbal y Gómez, 1986).

Rhamdia quelen

(CICyTTP-V-P-15; KU 37601, 21806; MLP-V-P 08, 59, 67, 76, 125)

Fig. 34

La cintura pectoral está compuesta por el cleitro y el escápulo-coracoides. El cleitro posee dos procesos bien desarrollados. El **dpc'** es alargado y está dirigido dorsalmente, mientras que el **dpc** es más corto y se dirige lateralmente y el **hcp** se dirige posteriormente. Este último presenta ornamentaciones conformadas por crestas y ranuras algo irregulares. En vista medial, el cleitro presenta su ranura medial en el cual articula el **d.pr** de la espina pectoral. El escápulo-coracoides es delgado y se extiende anteriormente. En vista medial, el escápulo coracoides presenta un foramen ventro-

lateral y un cóndilo o faceta articular que encaja en la cavidad articular de la espina pectoral.

La espina pectoral es un poco curvada, bien osificada y de ápice punzante. La sección transversal es rectangular en su mitad proximal y se deprime ligeramente tendiendo a ser circular en la mitad distal. Las superficies dorsal y ventral son muy irregulares, están recorridas por numerosos surcos poco profundos, en el fondo de los cuales se abren pequeños orificios alineados. El tercio distal de estos surcos están atravesados por un número variable de repliegues diagonales o transversales. El cuello de la espina es liso. La cavidad articular es de forma triangular. Los márgenes anterior y medial son dentados. El margen anterior presenta entre 6 a 10 denticulaciones antrorsas, ubicadas en el tercio distal. Los dientes distales son más aguzados y se van redondeando hasta alcanzar la forma de pequeñas protuberancias en la región proximal. El tercio proximal es edéntulo.

En individuos pequeños el dentado medial está representado por una hilera de dientes aguzados y deprimidos de inclinación antrorsa homogénea, que se extiende sobre la rama dorsal, desde el cuarto proximal hasta la porción subterminal. En individuos mayores el dentado en la porción distal se dispone en dos hileras contrapuestas: una sobre la rama dorsal y otra sobre la ventral. Las puntas de los dientes de cada rama están en contacto y parcialmente fusionados con las opuestas. Estos dientes se van aproximando hasta fusionarse completamente, de manera que en la mitad proximal se aprecia una única hilera de dientes irregulares y desiguales, siendo común encontrar estructuras fuertemente osificadas que presentan varias puntas y/o protuberancias por base. La orientación de los dientes del margen medial es muy variable siendo perpendicular con una ligera inclinación antrorsa o retrorsa.

La cabeza articular de la espina está formada por tres procesos articulares bien desarrollados. El proceso dorsal está ornamentado con protuberancias desordenadas y estrías paralelas. En vista anterior, estas puntas aparecen en el centro del proceso dorsal y las estrías en sus bordes. El proceso anterior es más pequeño que el proceso dorsal, pero similar en tamaño al proceso ventral. El proceso anterior presenta en su cara ventral una ornamentación de crestas y surcos poco profundos paralelos, formando un patrón estriado. El proceso ventral es algo curvado y forma como un gancho dirigido hacia el interior. Este proceso no presenta ornamentaciones.

La espina dorsal es recta, delgada y carece de denticulaciones. Toda su superficie está recorrida por crestas y ranuras paralelas al eje mayor de la espina.

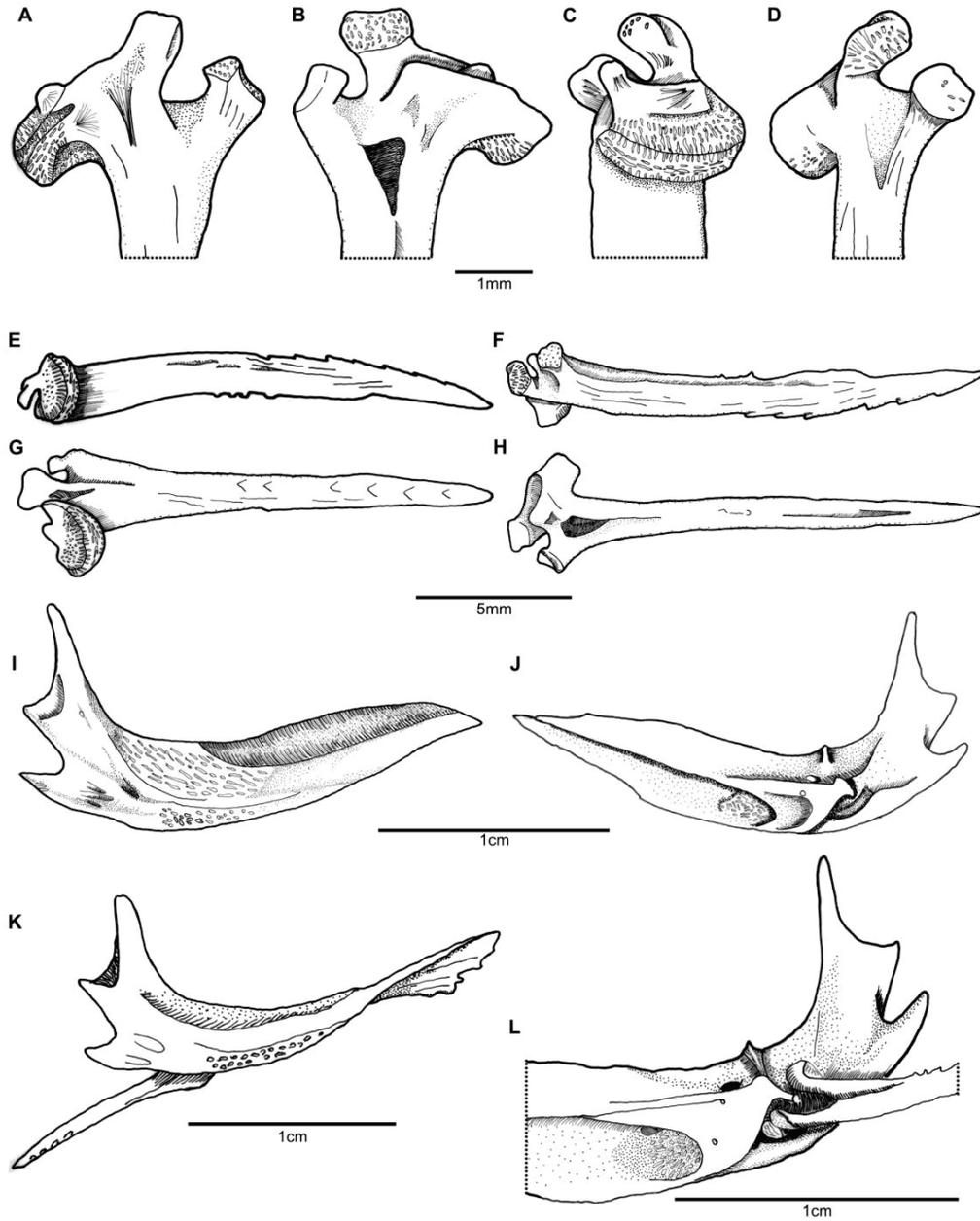


Figura 34. Elementos óseos de la cintura pectoral derecha de *Rhamdia quelen* (KU 37601). Espina pectoral derecha, vista anterior (A, G), vista medial (B, H), vista dorsal (C, E), vista ventral (D, F); cintura pectoral derecha, vista externa (I, K), vista interna (J, L).

Familia LORICARIIDAE

***Hypostomus* sp.**

(KU 41336)

Fig. 35 A, B

La cintura pectoral está formada por el cleitro que es curvado y está ornamentado con odontodes pequeños y medianos en su superficie externa. El cleitro posee un proceso dorsal ascendente, bien desarrollado y de forma triangular y dirigido dorsalmente. El escápulo-coracoides se extiende anteriormente formando una amplia lámina cóncava. El extremo anterior del este hueso forma un canal. En vista medial, el escápulo-coracoides proyecta tres puentes dirigidos en forma posterior.

La espina pectoral es curva y de sección transversal circular, con un orificio en el extremo distal que comunica el lumen con el exterior. La cavidad articular es de forma triangular y delimita las ramas dorsal y ventral. Las superficies dorsal y ventral de la espina poseen una serie de crestas bien notorias paralelas al eje mayor de la espina que delimitan surcos bien pronunciados. El margen anterior está cubierto por cuatro a cinco hileras de odontodes bien desarrollados que ocupan toda la longitud de la espina. Los odontodes proximales son más pequeños que el resto. El margen medial está recorrido por un notorio surco ancho y poco profundo.

La espina dorsal es recta, de punta roma. El margen anterior se encuentra lleno de odontodes bien notorios, siendo los proximales más pequeños que los distales.

Hypostomus commersoni

(MLP-V-P 02)

Fig. 35 C

Espina pectoral fuertemente curva, deprimida, de sección transversal subtriangular, bien osificada, robusta y de ápice punzante. El margen medial se encuentra recorrido por una ligera depresión media en la que se distinguen pequeños orificios que comunican el lumen con el exterior. Esta depresión está limitada por las ramas dorsal y ventral. El margen anterior se encuentra recubierto por anillos muy sobresalientes muy próximos entre sí. Las superficies dorsal y ventral se encuentran recorridas por numerosas crestas que se anastomosan entre sí, delimitando surcos en el fondo de los cuales hay numerosos anillos bajos y pequeños, que no sobresalen de la

depresión. Los anillos van reduciendo su diámetro a medida que se acercan a la parte distal de la espina. Los denticulos son largos y robustos, los proximales ligeramente curvados hacia el ápice de la espina, mientras que los denticulos distales se curvan hacia la parte distal de la espina.

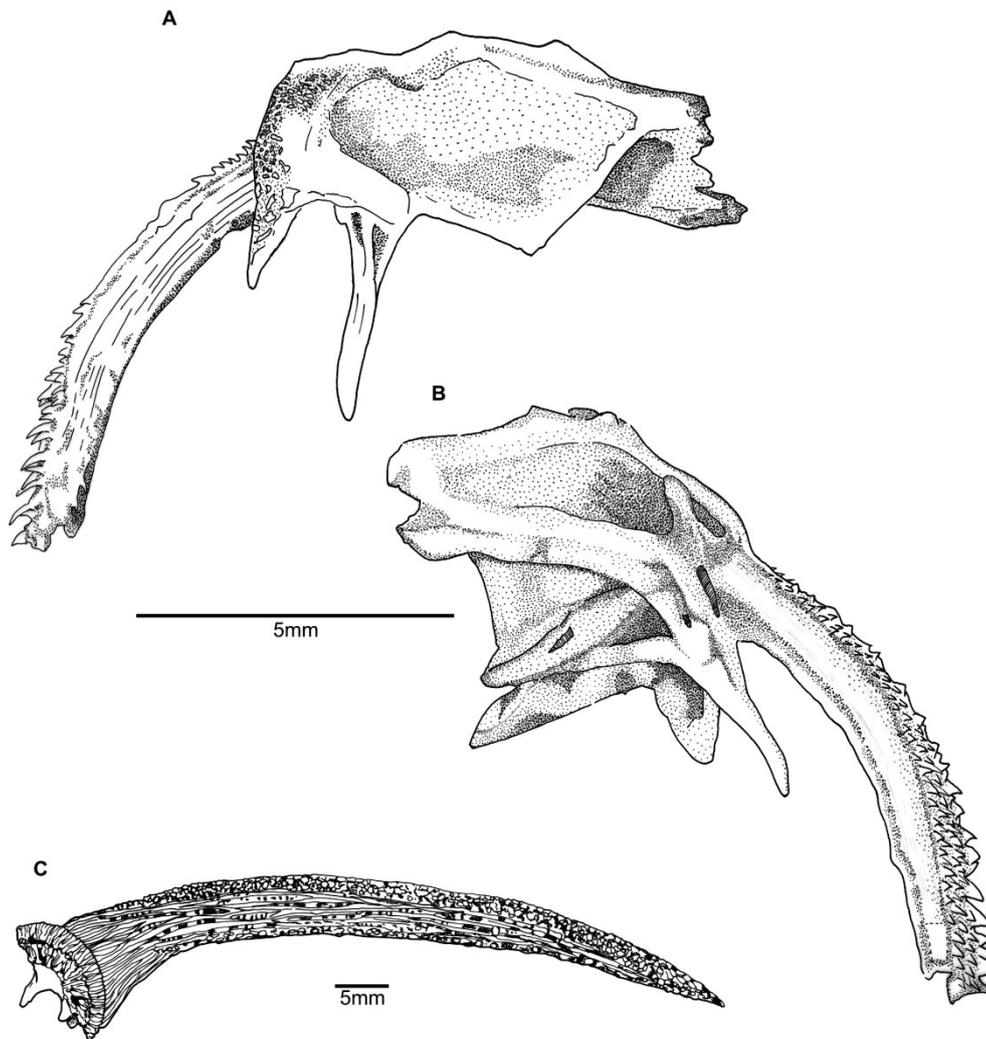


Figura 35. Elementos óseos de la cintura pectoral izquierda de *Hypostomus* sp. (KU 41336), vista dorsal (A), vista interna (B). *Hypostomus commersoni*, espina pectoral derecha, vista dorsal (C) (C modificado de Bisbal y Gómez, 1986).

Familia CALLICHTHYIDAE

Callichthys callichthys

(KU 13715)

Fig. 36

La cintura pectoral está compuesta por el cleitro y el escápulo-coracoides. El cleitro está bien desarrollado, es de forma cónica y está ornamentado con pequeños odontodes. En vista medial, se encuentra la ranura medial del cleitro, que tiene forma arriñonada y en la cual articula el proceso dorsal de la espina pectoral. Además se observa la sutura entre el cleitro y el escápulo-coracoides. La parte más anterior del escápulo-coracoides forma una quilla central bien notoria y un canal. La sínfisis es interdigitada.

La espina pectoral es curva, robusta y de ápice romo. Las superficies ventral y anterior o lateral están cubiertas por odontodes. A medida que transcurre el crecimiento, éstos van cubriendo la superficie dorsal. Los odontodes son largos y robustos, moderadamente curvados hacia el ápice de la espina. Los anillos son grandes, de tamaño homogéneo, muy próximos entre sí. En la superficie medial las ramas dorsal y ventral están separadas por un surco profundo que posee algunos orificios pequeños en el fondo, que comunican el lumen con el exterior. En los individuos de mayor tamaño, este surco se abre en toda su extensión, desde la cavidad articular hasta el ápice, transformándose en una ranura. La cavidad articular de la espina es de forma triangular.

En las tallas inferiores, la rama dorsal es dentada en los $\frac{2}{3}$ distales, pudiéndose encontrar desde 12 a 23 dientes. Estos dientes son deprimidos, de perfil triangular, con una punta por base y en su mayoría perpendiculares. Cuando la talla es mayor se observa una reducción paulatina en la altura de los dientes, que van siendo englobados por los sucesivos depósitos de hueso que cubren la espina, pasando a formar parte del material óseo constituyente. Finalmente, en individuos adultos, el dentado es totalmente reabsorbido sin quedar ningún vestigio de su presencia original. De esta manera, en los ejemplares de mayor tamaño, las ramas dorsal y ventral son completamente lisas.

La cabeza articular de la espina posee tres procesos articulatorios bien desarrollados. El proceso dorsal es el más prominente, posee una serie de crestas y ranuras que constituyen un estriado irregular. El proceso anterior de la espina es un poco más pequeño que el anterior y se proyecta antero-medialmente. Posee ornamentaciones en su superficie ventral también formando un estriado. El proceso

ventral es el más pequeño y también posee el mismo patrón de ornamentación que los otros procesos, pero sólo en su superficie anterior.

La espina dorsal es curva, dirigida posteriormente. El margen anterior y los laterales se hallan cubiertos de pequeños odontodes.

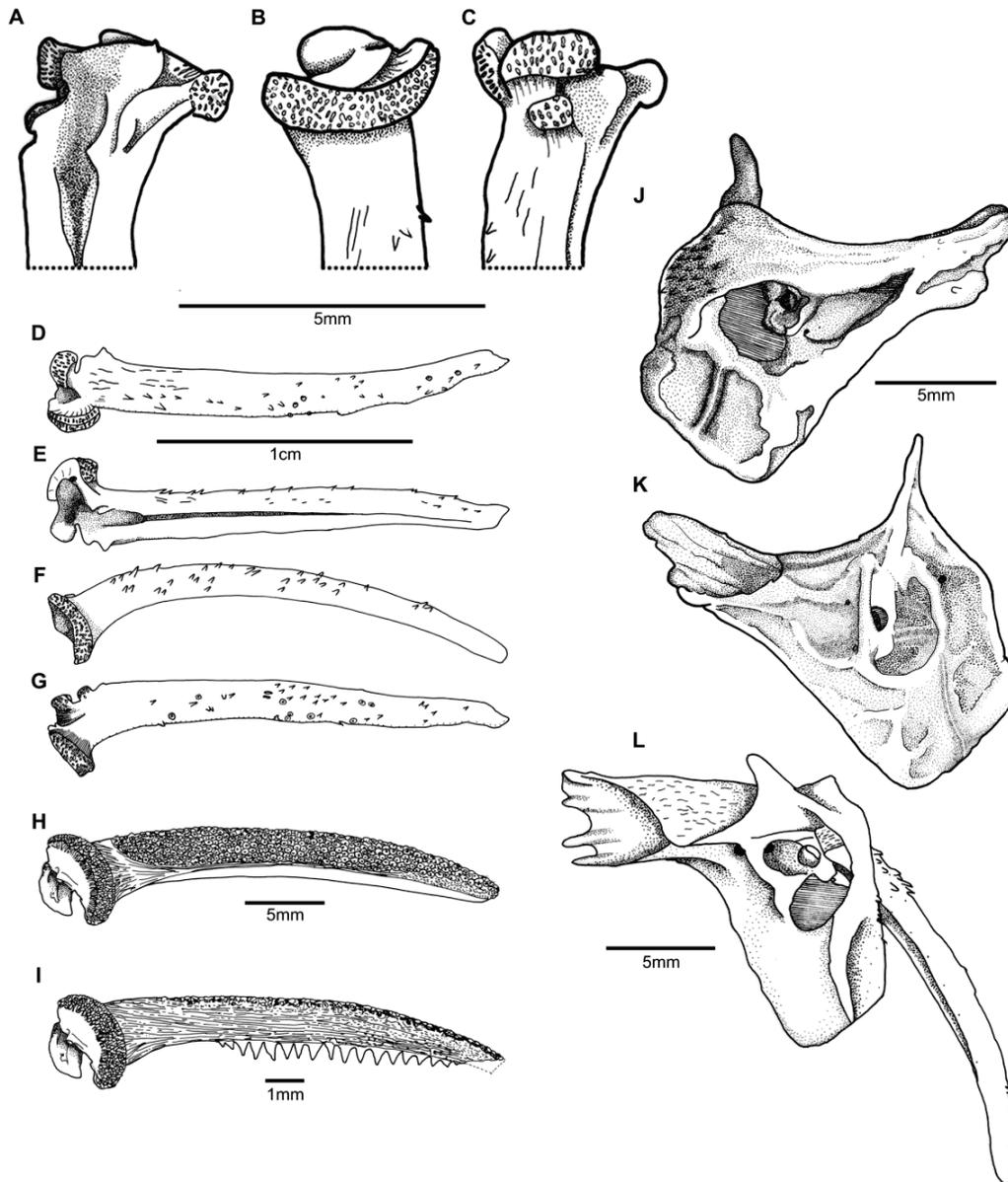


Figura 36. Elementos óseos de la cintura pectoral derecha de *Callichthys callichthys* (KU 13715). Espina pectoral derecha, vista medial (A, E), vista dorsal (B, F), vista ventral (C, D), vista anterior (G); vista dorsal de espina pectoral en peces menores de 105 mm. de longitud estándar (H) y en mayores de 105 mm. de longitud estándar (I); cintura pectoral izquierda, vista externa (J), vista interna (K), vista dorsal (L) (H e I modificado de Bisbal y Gómez, 1986).

Corydoras paleatus

(MLP 52, 62, 79)

Fig. 37

La espina pectoral es un poco curvada, bien osificada y de ápice punzante. La sección transversal es redondeada en el tercio proximal y va deprimiéndose hacia el tercio distal. Las superficies dorsal y ventral son lisas. La cavidad articular es de forma triangular. En la región anterior de la superficie dorsal existe un surco que se inicia en el cuarto basal y se extiende hasta la región distal, allí se abre una depresión alargada y bien marcada que presenta grandes orificios en el fondo a lo largo del mismo. Además se observan hileras de orificios alargados en el fondo de surcos menores, que se inician en el cuello y no sobrepasan la mitad del cuerpo. También se observa un surco diagonal con una hilera continua de orificios alargados en el fondo, que recorren el cuerpo de la espina desde el cuello hasta el fin del dentado.

Por delante del surco anterior, a continuación del cuello, la superficie es ondulada con abundantes depresiones bordeadas, cada una, por un anillo bajo sobre el que apoya un denticulo. Estas estructuras se continúan en el margen anterior, reduciéndose en número hacia el cuarto distal. Ventralmente el área de denticulos está limitada por un surco similar al dorsal. Los denticulos (sierras) son frágiles, rectos y caedizos.

Las superficies dorsal y ventral presentan surcos similares. En vista medial, la rama dorsal es dentada y la ventral edéntula. Entre ambas se observan orificios de gran tamaño situados en un canal de profundidad variable. Estos orificios comunican el lumen con el exterior. El orificio distal es subterminal y posterior.

El dentado es comúnmente retrorso y a veces perpendicular. El dentado sólo aparece en los $\frac{2}{3}$ distales de la rama dorsal del margen medial. Los dientes son cónicos, ligeramente deprimidos. La base de los dientes es ancha y por lo general, a cada base le corresponde una única punta.

En la región articular, el proceso dorsal de la espina es grueso y presenta ornamentaciones conformadas por notorios surcos y crestas paralelos que le dan un aspecto estriado.

La espina dorsal es curva, de ápice punzante. Las superficies derechas e izquierdas son lisas. El borde anterior es liso completamente. El borde posterior es recorrido por un surco en casi toda su longitud y parece algo aserrado en el ápice.

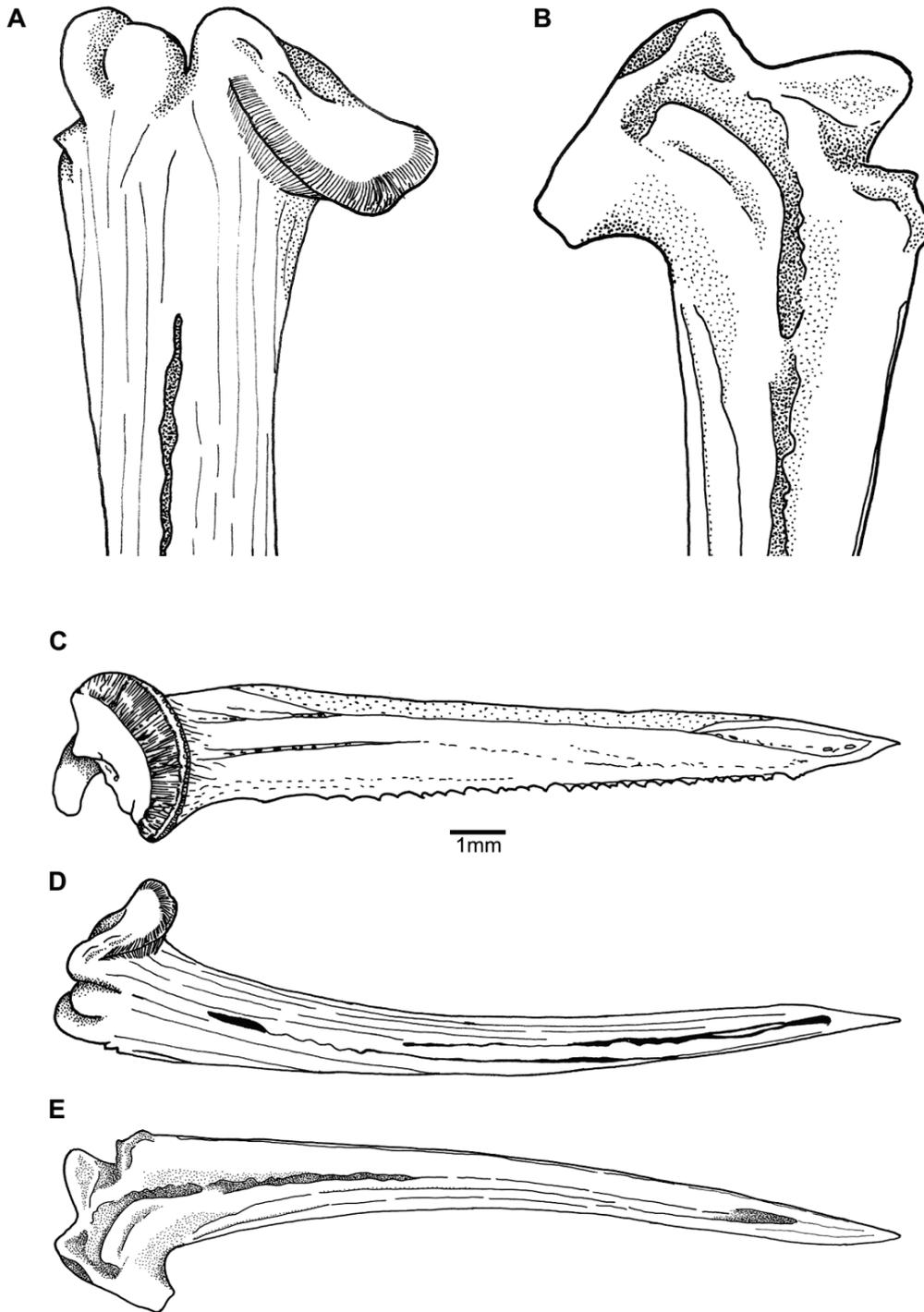


Figura 37. Espina pectoral de *Corydoras paleatus* (MLP 52, 62, 79), vista anterior (A, D), vista medial (B, E), vista ventral (C, F), vista dorsal (C) (C modificado de Bisbal y Gómez, 1986).

Hoplosternum littorale

(KU 41233)

Fig. 38

La cintura pectoral está formada por el cleitro que es el elemento óseo de mayor tamaño. Éste es algo curvado y el punto de su curvatura dorsal se encuentra a la altura de articulación de la espina pectoral. Dorsalmente, el cleitro presenta el **dpc'**, que es corto, delgado y se orienta postero-lateralmente. En vista medial, el cleitro es profundo, adquiriendo una forma triangular. Además se observa la ranura medial del cleitro de forma arriñonada o semicircular, en el cual articula el proceso dorsal de la espina pectoral. Ventralmente se observa la sutura con el escápulo-coracoides. El escápulo coracoides posee ornamentaciones en sus superficies anterior y ventral, compuestas por surcos y crestas. Posteriormente se ensancha y ventralmente forma un canal. La sínfisis es interdigitada.

La espina pectoral es recta y de ápice punzante. Las superficies dorsal y ventral están recorridas por crestas y surcos poco profundos, paralelos al eje mayor de la espina. En el margen anterior se hallan numerosos odontodes, dispuestos en tres o cuatro hileras y cuyas puntas se orientan hacia el ápice de la espina (retorso). Estos odontodes se ubican sólo en los $\frac{2}{3}$ distales de la espina. El margen medial posee denticulaciones también los $\frac{2}{3}$ distales sobre la rama dorsal de la espina. Las denticulaciones son triangulares de base ancha, con una sola punta por base, las cuales tienen orientación antrorsa, sin embargo las denticulaciones más proximales tienen orientación vertical.

La cavidad articular es de forma ovalada. La cabeza articular posee tres procesos articulares bien desarrollados. El proceso dorsal (**d.pr**) es grueso, curvado, de forma semicircular y con ornamentaciones constituidas por crestas y surcos que se disponen en forma concéntrica en su superficie medial y ventral y algo más desordenada en su superficie dorsal. El proceso anterior (**ant.pr**) es grueso, mediano en tamaño y con ornamentaciones formadas por crestas y ranuras en su superficie ventral. El proceso ventral (**v.pr**) es más pequeño que los otros procesos articulares y carece de ornamentaciones.

La espina dorsal es recta, de ápice punzante, los márgenes anterior y lateral están cubiertos por odontodes de pequeño tamaño.

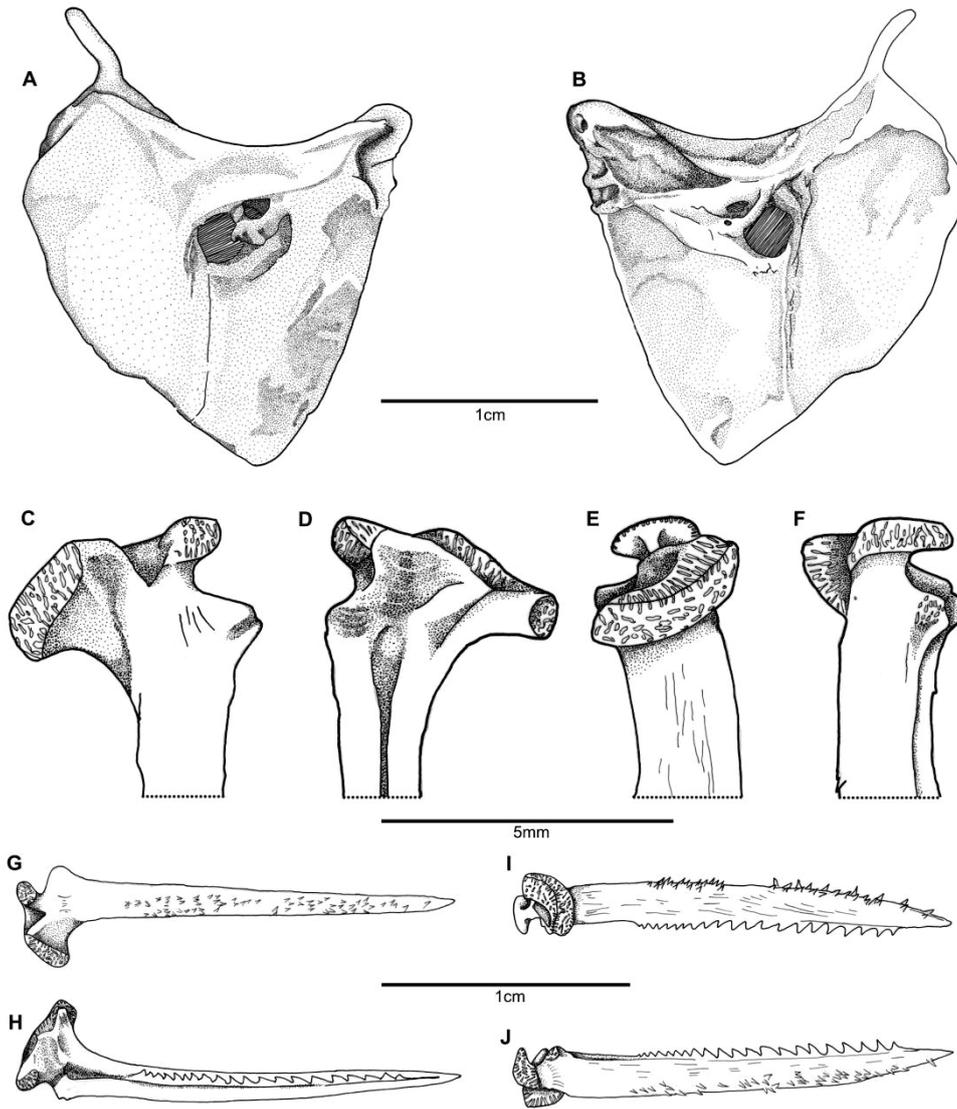


Figura 38. Elementos óseos de la cintura pectoral derecha de *Hoplosternum littorale* (KU 41233), cintura pectoral, vista externa (A), vista interna (B); espina pectoral derecha, vista anterior (C, G), vista medial (D, H), vista dorsal (E, I), vista ventral (F, J).

6.3 *Biogeografía y otras generalidades sistemáticas, biológicas y ecológicas de los peces actuales registrados en el Cuaternario de Argentina*

En los últimos tiempos se han realizado aportes considerables al conocimiento de la filogenia de muchos grupos importantes de peces sudamericanos actuales, aunque numerosos problemas por resolver restan a diferentes niveles (véase por ejemplo Vari y Malabarba, 1998). Patrones repetidos se han hallado en numerosos grupos en el norte y este de América del Sur. Asimismo, varios estudios filogenéticos han utilizado peces fósiles, en algunos casos incluyendo formas de Argentina. Aquí se comentan algunos estudios sistemáticos que tienen trascendencia para la ictiofauna cuaternaria y actual de este país. Además se incluyen las distribuciones actuales de las familias y taxones estudiados y sus datos biológicos y ecológicos. Los datos de distribución de las familias fueron tomados de Berra (2001) y de los taxones estudiados de Liotta (2005).

Synbranchiformes

Este orden incluye 12 géneros y aproximadamente 87 especies distribuidas en las familias Synbranchidae, Chaudhuriidae y Mastacembelidae, la mayoría de ellas habitan las aguas dulces. La familia Chaudhuriidae habita las aguas dulces de Asia. La familia Mastacembelidae es exclusiva de las aguas dulces de África, Siria, Malasia y China. La familia Synbranchidae se distribuye actualmente en gran parte de América del Sur y Central, el oeste de África, el sudeste de Asia y el archipiélago Indo-Australiano (Rosen y Greenwood, 1976; Perdices *et al.*, 2005). Esta familia se compone de unas 15 especies agrupadas en cuatro géneros, dos de esos géneros son neotropicales *Ophisternon* y *Synbranchus*. El género *Synbranchus* es endémico de América Neotropical y se encuentra representado por tres especies vivientes: *Synbranchus marmoratus*, *Synbranchus madeirae* y *Synbranchus lampreia* (véase Favorito *et al.*, 2005). Además, *S. marmoratus* fue sugerido como un grupo no monofilético en la filogenia molecular presentada por Perdices *et al.* (2005).

Rosen (1975) sugirió un origen gondwánico para el grupo. Brito *et al.* (2007) señaló que la presencia de representantes de este clado en Asia, el archipiélago Indo-Australiano y África podría indicar un ancestro marino común. Sin embargo, su amplia distribución y el hecho de que algunas especies toleran el agua salobre, e incluso

algunos de ellos se encuentran en las aguas costeras (Tyler y Feller, 1996), sugiere la necesidad de una revisión biogeográfica de este grupo.

Synbranchus marmoratus se conoce vulgarmente como “anguila criolla”, se caracteriza por tener un cuerpo anguiliforme, carente de escamas y aletas pares y tiene un pliegue tegumentario, sin radios, dorso-caudo-anal muy desarrollado en ejemplares de gran tamaño. Esta especie puede llegar a alcanzar 1 m de longitud total. Presenta hábitos fosoriales y anfibios (Rosen y Rumney, 1972). Habita ambientes lóticos y lénticos con abundante vegetación flotante, donde la concentración de oxígeno disuelto es baja. Se alimenta básicamente de moluscos, insectos y pequeños peces (Casciotta *et al.*, 2005) y presenta una sorprendente adaptación a la sequía. En épocas de bajo régimen pluvial puede mantenerse con vida enterrada bajo el suelo reseco de lagunas y charcas efímeras (Ringuelet, 1975). Esta adaptación junto con la capacidad de respirar aire atmosférico, le permitió en ocasiones colonizar ambientes particulares poco propicias para la vida de otros peces (Ringuelet, 1975; Kullander, 2003). *Synbranchus marmoratus* tiene una distribución amplia desde México hasta Argentina, es la especie más austral del género y la única representante actual en Argentina (López *et al.*, 2003), donde se distribuye desde el norte del país, en las cuencas de los ríos Paraguay, Bermejo, Pilcomayo, Paraná, Uruguay y Río de La Plata, hasta los arroyos de pendiente atlántica del sureste de la provincia Buenos Aires (Figura 39) (Cione y Barla, 1997; Liotta, 2005).

El registro fósil de la familia Synbranchidae es escaso (Perdices *et al.*, 2005), hasta el momento no se conocen registros mesozoicos y paleógenos-neógenos.

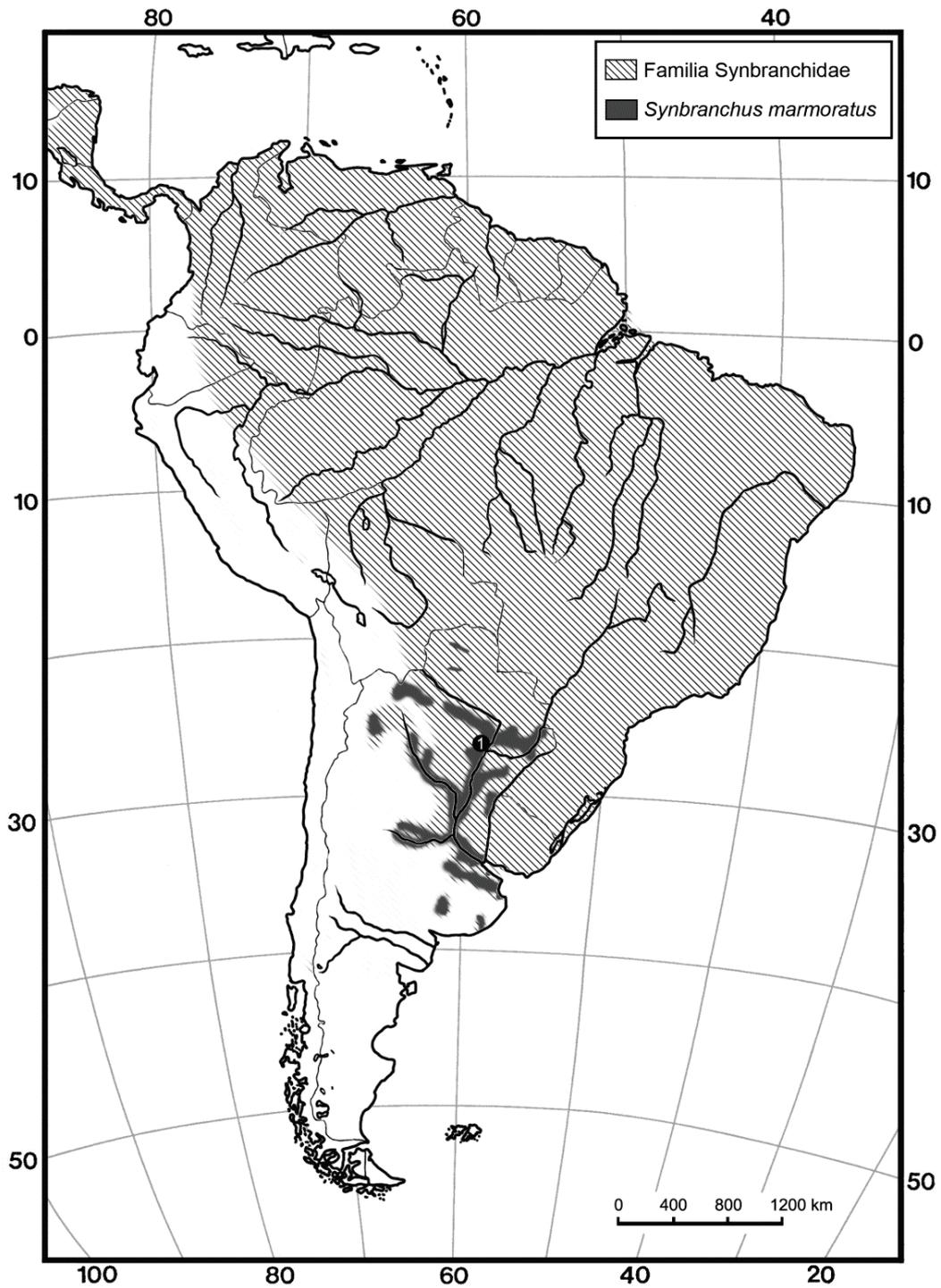


Figura 39. Distribución actual de la familia Synbranchidae y de *Synbranchus marmoratus* en Argentina
 1) Ubicación de la localidad fosilífera Mansilla, provincia de Formosa.

Characiformes

Este orden representa un grupo de Ostariofisos estrictamente dulceacuícolas, que puede ser considerado como uno de los más complejos grupos de teleósteos. Presentan una distribución que engloba la región Neotropical, parte meridional de América del Norte (dispersión post-miocénica) y África, siendo que algunos fósiles fueron descritos para el neógeno de Europa (Gaudent, 1980). Los caraciformes se limitan en su mayoría a los climas tropicales y subtropicales (Vari y Malabarba, 1998). Su diversidad disminuye dramáticamente hacia el sur. Estos peces poseen una enorme diversidad morfológica y presentan un elevado grado de especialización trófica. Su dieta varía entre carnívoros estrictos a herbívoros estrictos. El orden Characiformes se encuentra relacionado filogenéticamente con los órdenes Siluriformes, Gymnotiformes, Cypriniformes y Gonorhynchormes, formando el superorden Ostariophysii. Este último, está definido entre otros caracteres por la presencia de modificaciones de las primeras vértebras que relacionan la vejiga natatoria con el oído interno. Estas modificaciones en los órdenes Characiformes, Siluriformes, Gymnotiformes y Cypriniformes constituyen lo que se denomina el aparato de Weber.

Los caraciformes comprenden 1995 especies agrupadas en 18 familias (Nelson, 2006; Eschmeyer y Fong, 2014) y dos subórdenes: Citharinoidei (dos familias, véase Vari, 1979 y Fink y Fink, 1981) y Characoidei (16 familias). Cuatro familias se encuentran en África, con 208 especies descritas y 14 familias entre América Central y América del Sur. Entre las siete sinapomorfias que diagnostican el orden se encuentran: dientes de reemplazo para la fila exterior del dentario y algunos dientes premaxilares formando en zanjás o criptas y dientes mandibulares multicuspidados.

Hay bastante debate sobre las relaciones de los caraciformes sudamericanos y las formas africanas. Estudios filogenéticos confirman las proximidades entre ciertos linajes de taxones modernos, como los géneros neotropicales *Boulengerella* y *Ctenolucius* (familia Ctenoluciidae) y el género africano *Hepsetus* (familia Hepsetidae) (Buckup, 1998). Una reinterpretación del género Neotropical *Chalceus* como miembro de la familia Alestidae (Zanata y Vari, 2005) muestra la única relación transatlántica a nivel familiar entre los caraciformes. De acuerdo a la opinión de los autores más recientes (véanse distintas filogenias en Gayet *et al.*, 2003), los caraciformes sudamericanos no serían un grupo monofilético. Por su parte, Oliveira *et al.* (2011) confirma la monofilia de la familia Characidae tanto por evidencia molecular como por evidencia morfológica.

El registro fósil de los caraciformes es extremadamente pobre a comparación de la riqueza de especies actuales (Malabarba y Malabarba, 2010). Los primeros caraciformes son conocidos del Cretácico Superior de Bolivia, donde aparecen por primera vez las familias vivientes Characidae y Erythrinidae. Los restos fueron referidos a *Hoplias*, *Triportheus* y *Rhoadsia* (Gayet, 1982 y 1991; Gayet y Meunier, 1998). Otros como *Tiupampichthys intermedius* fueron considerados como familia indet. (Gayet *et al.*, 2003).

La familia Erythrinidae está compuesta por 14 especies incluidas en tres géneros: dos especies en *Erythrinus*, tres especies en *Hoplerythrinus* y nueve especies en *Hoplias*, que se distribuyen ampliamente por las aguas dulces de América del Sur (Oyakawa, 2003). Representantes de *Hoplias* han sido registrados desde el Mioceno de Ecuador (Roberts, 1975), Colombia, Perú y Brasil (Lundberg, 1997, 1998; Monsch, 1998). Otros restos fósiles asignados a la familia Erythrinidae fueron descritos para el Cretácico Superior (tardío) y el Paleoceno temprano de Bolivia, Brasil y Perú (véase Gayet, 1991; Gayet y Brito, 1989; Gayet y Meunier, 1998; Gayet *et al.*, 2003).

Hoplias malabaricus se conoce vulgarmente como “tararira”, esta especie posee un cuerpo alargado, robusto, escamas grandes cicloides y fuertes dientes cónicos y caniniformes. Es una especie ictiófaga aunque puede alimentarse de otros vertebrados (Ringuelet *et al.*, 1967). Alcanza los 80 cm. de longitud total y tolera bien aguas con bajas concentraciones de oxígeno disuelto y bajo pH. Esta especie se distribuye ampliamente en América Central y América del Sur, desde Costa Rica hasta Argentina. En Argentina, habita las cuencas de los ríos Primero, Segundo y Cuarto de la provincia de Córdoba, además de las cuencas de los ríos Salí, Dulce, Salado, Paraná, Paraguay, Uruguay y Río de La Plata. El límite sur de distribución corresponde al Canal 7 que desemboca en la albufera Mar Chiquita en la provincia de Buenos Aires (Figura 40) (Ringuelet y Oresanz, 1969).

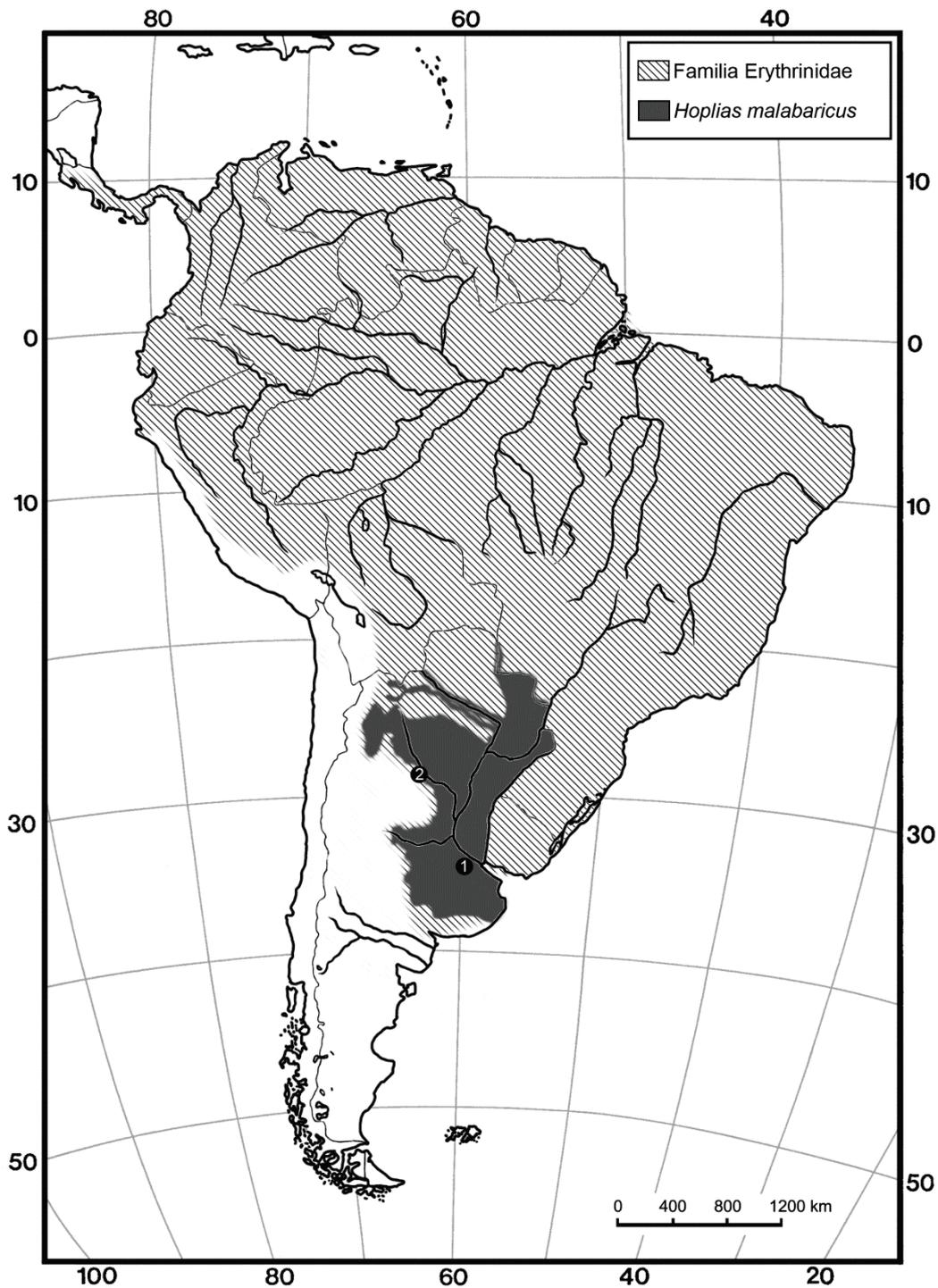


Figura 40. Distribución actual de la familia Erythrinidae y de *Hoplias malabaricus* en Argentina. Ubicación de las localidades fosilíferas donde fue hallado: 1) río Luján, provincia de Buenos Aires, 2) El Veinte, provincia de Santiago del Estero.

Prochilodus lineatus, conocido vulgarmente como “sábalo”, pertenece a la familia Prochilodontidae. Esta especie posee dientes diminutos ubicados sobre los labios y no en las quijadas. Puede alcanzar los 67 cm. de longitud estándar (Sverlij *et al.*, 1993). Se alimenta de detritos orgánicos depositados en el fondo de lagunas y

remansos de ríos o sobre plantas acuáticas (Casciotta *et al.*, 2005). Es una especie abundante en las aguas continentales de Argentina. En este país habita las cuencas de los ríos Paraná, Paraguay, Uruguay, Bermejo, Pilcomayo, Juramento, Dulce, Salí y Río de La Plata (Figura 41). Además habita la cuenca alta del río Paraná en Brasil.

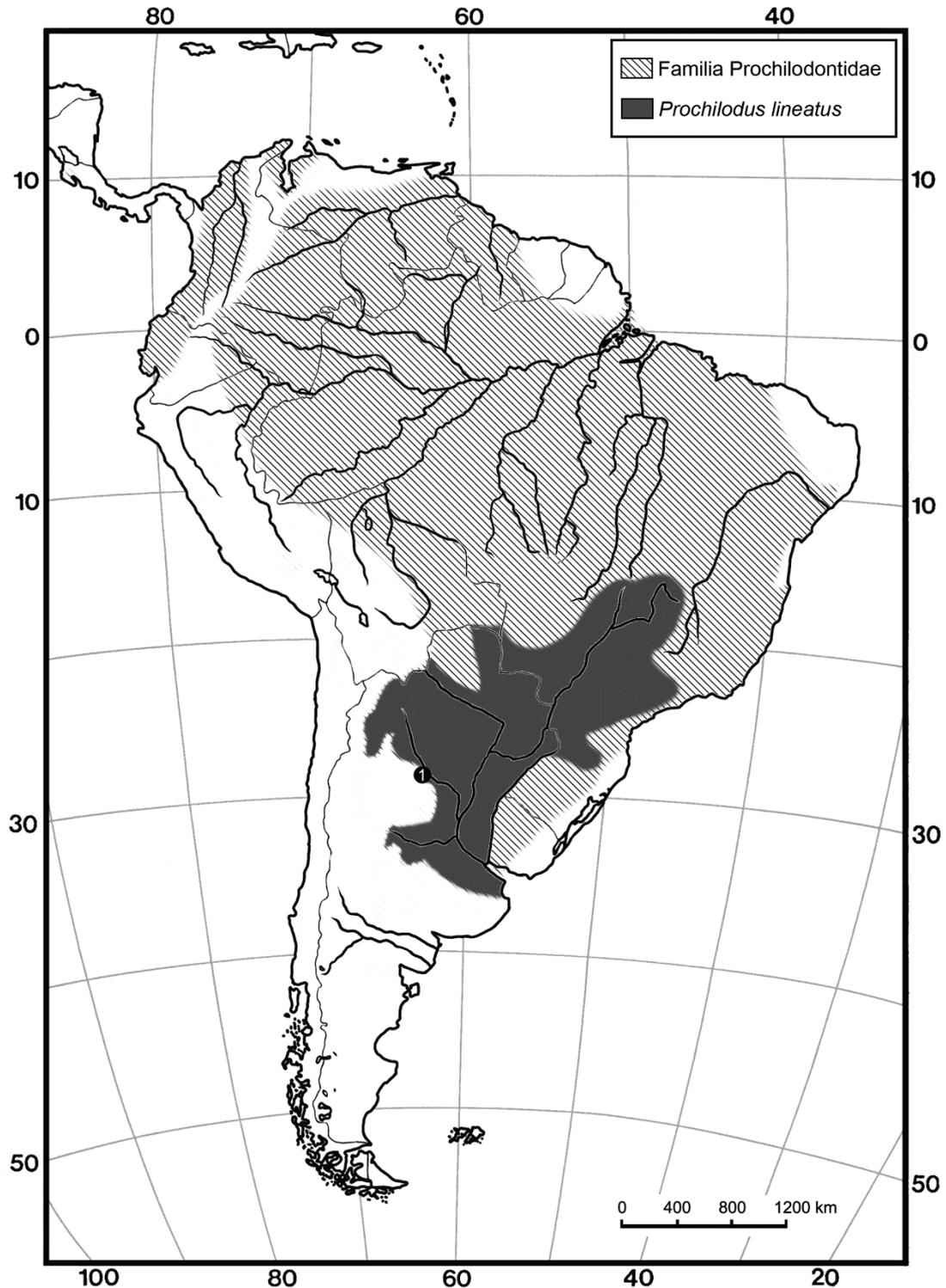


Figura 41. Distribución actual de la familia Prochilodontidae y de *Prochilodus lineatus*. 1) Ubicación de la localidad fosilífera “El Veinte”, provincia de Santiago del Estero.

La familia Characidae es una de las más diversificadas familias del orden, con más de 138 géneros y 1100 especies (Berra, 2001; Mirande, 2010; Oliveira *et al.*, 2011). Entre las características distintivas de esta familia, se destacan la forma del cuerpo, que va de moderado a muy comprimido y los dientes ordenados en una, dos o tres series, de diferentes tipos y formas (caniniforme, incisiformes, molariformes, unicúspides, bicúspides y multicúspides), ausencia de hueso supraorbital, entre otras (Ringuelet *et al.*, 1967; Oliveira *et al.*, 2011).

El género *Oligosarcus* está representado actualmente por 17 especies (Menezes, 1987; Miquelarena y Protogino, 1996; Ribeiro *et al.*, 2007) distribuidos a lo largo de la mayor parte de las cuencas fluviales de América del Sur por debajo de los 14° de latitud (Menezes, 1988). Este amplio rango de distribución incluye el altiplano boliviano y este de los Andes, el escudo cristalino de Brasil, las zonas bajas de los ríos Paraná-Paraguay y ríos costeros del sureste y sur de América del Sur, desde el estado brasileño de Bahía hasta Uruguay.

Oligosarcus jenynsii es una especie conocida como “dientudo” y se caracteriza por presentar escamas cicloides medianas y por poseer dientes cónicos y caniniformes en ambas quijadas. Puede alcanzar hasta 220 mm. de longitud estándar. Es una especie zoófaga con tendencia piscívora, se alimenta de camarones de agua dulce, insectos, larvas, zoo y fitoplancton, micro crustáceos, peces y restos vegetales (Ruiz Díaz, 2005). Esta especie tolera un vasto rango de pH y es muy común encontrarla en ambientes lénticos de la provincia de Buenos Aires. Además habita las cuencas de los ríos Salí, Desaguadero, Colorado, Paraná, Uruguay y Río de la Plata. El límite meridional de distribución corresponde a los arroyos del sudeste de la provincia de Buenos Aires (Figura 42) (Casciotta *et al.*, 1999).

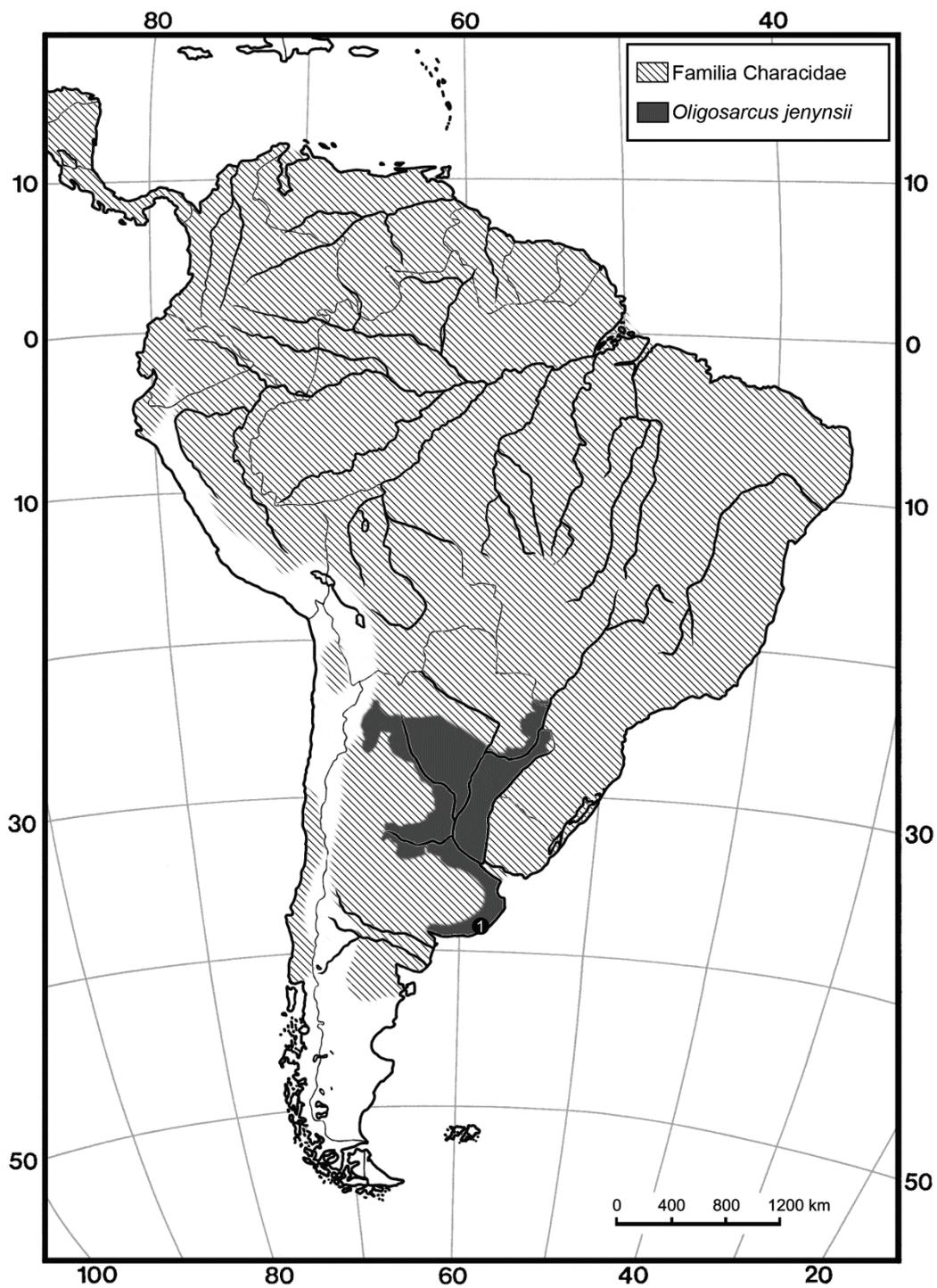


Figura 42. Distribución actual de la familia Characidae y de *Oligosarcus jenynsii* en Argentina 1) Ubicación de la localidad fosilífera Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires.

El género *Salminus* se presenta en la mayor parte de la zona donde se distribuyen los caraciformes, pero está ausente en la parte sur del continente y en el lado occidental de los Andes del sur de Ecuador. El rango más austral del género es el estuario Río de la Plata (*S. brasiliensis*; Ringuélet, 1975). El género *Salminus* está integrado por cuatro especies: *S. affinis* que se distribuye en la cuenca de los ríos Magdalena y Santiago en Ecuador y Colombia; *S. franciscanus* habita la cuenca del río São Francisco en Brasil; *S. hilarii* se distribuye en la cuenca de los ríos Paraná superior, São Francisco, Tocantins, Amazonas superior y Orinoco; y *S. brasiliensis* presenta una amplia distribución en la cuenca de los ríos Paraná, Paraguay, Uruguay, en la laguna dos Patos en Brasil, y en los ríos Chaparé y Mamoré en Bolivia.

Salminus brasiliensis es conocido con el nombre de “dorado”, pertenece a la familia Bryconidae. Esta especie que puede alcanzar los 120 cm. de longitud, posee un cuerpo robusto, escamas cicloides medianas y los dientes son cónicos o levemente tricúspides. Se alimenta de insectos, camarones y peces (Bechara *et al.*, 2005). Es una especie migradora de grandes distancias dentro de los ríos. En Argentina habita las cuencas de los ríos Paraná, Paraguay, Uruguay, Bermejo, Pilcomayo, Dulce, Salí y Río de La Plata (Figura 43). Las relaciones filogenéticas del género *Salminus* aún no están claras. El género se considera generalmente, por razones morfológicas, un carácido basal (e.g., Géry, 1977; Malabarba y Weitzman, 2003). El análisis filogenético utilizando datos moleculares y fósiles ha sugerido que *Salminus* es el taxón hermano de *Brycon* (véase Ortí y Meyer, 1997; Calcagnotto *et al.*, 2005; Javonillo *et al.*, 2010; Oliveira *et al.*, 2011).

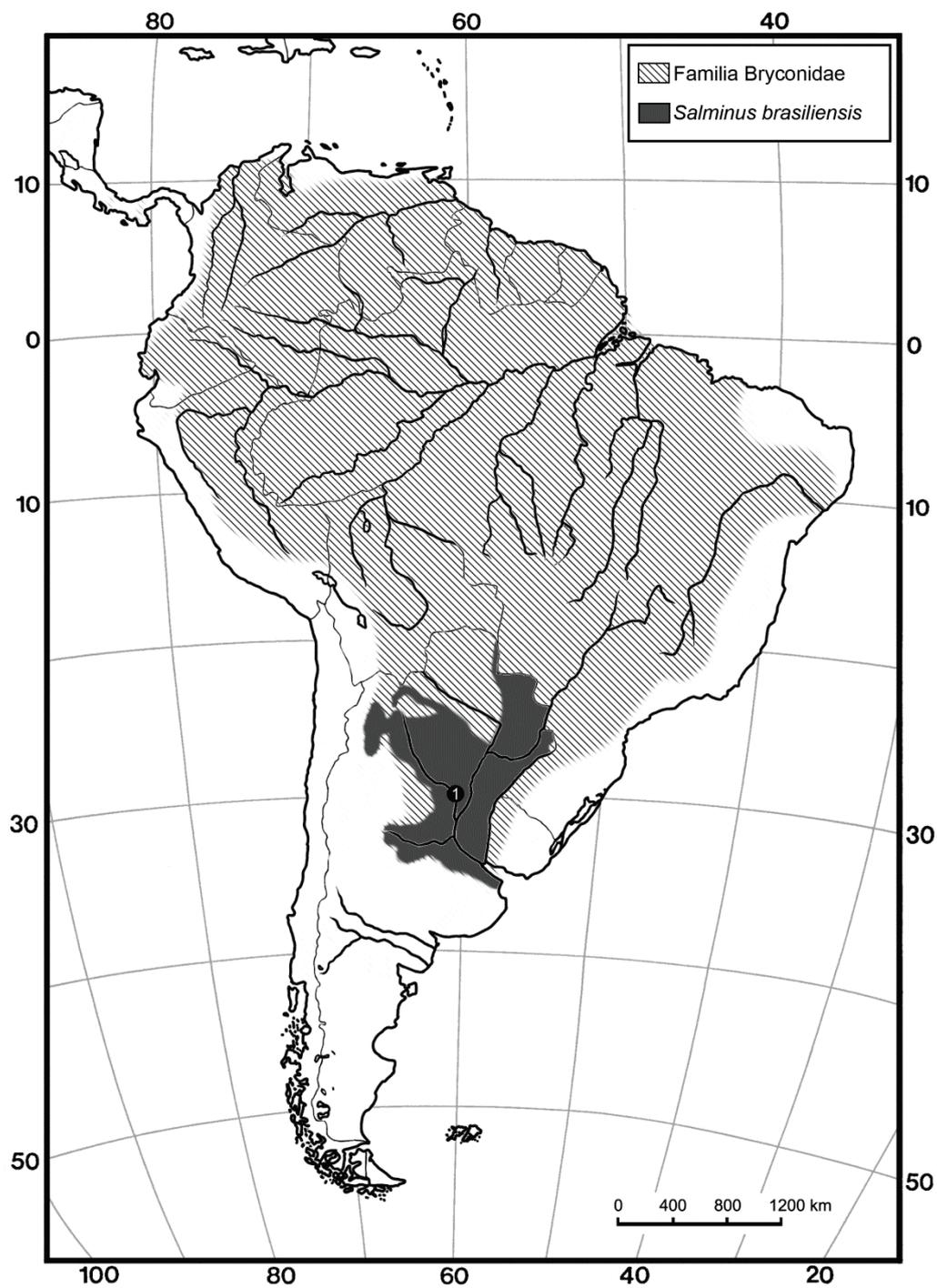


Figura 43. Distribución actual de la familia Bryconidae y de *Salminus brasiliensis*. 1) Ubicación de la localidad fosilífera río Salado, provincia de Santa Fe.

La familia Anostomidae es una familia muy diversa y ampliamente distribuida en los ríos de América del Sur. Son fácilmente reconocibles por su cuerpo fusiforme, tres o cuatro grandes dientes en el premaxilar y en el dentario, el maxilar carece de dientes. Los anostómidos exhiben gran variación en el patrón de coloración y en la posición de la boca. De acuerdo con varios autores (Géry, 1961; Roberts, 1973; Vari, 1983; Sidlauskas y Vari, 2008), la familia Anostomidae es un grupo monofilético bien soportado y se relaciona con las familias Chilodontidae, Prochilodontidae y Curimatidae. La familia Anostomidae está representada en Argentina por los géneros *Abramites* (1 especie), *Leporellus* (1 especie), *Leporinus* (10 especies), *Pseudanos* (1 especie) y *Schizodon* (5 especies).

Leporinus es el género más grande de la familia Anostomidae, con aproximadamente 80 especies actualmente consideradas válidas (Garavello y Britski, 2003; Birindelli y Britski, 2009; Garavello y Santos, 2009; Sidlauskas *et al.*, 2011). Los diferentes patrones de coloración son uno de las principales características diagnósticas para las especies del género (e.g., Birindelli y Britski, 2009; Sidlauskas y Vari, 2012). Actualmente existen diez especies de *Leporinus* en Argentina: *L. acutidens*, *L. amae*, *L. elongatus*, *L. lacustris*, *L. macrocephalus*, *L. obtusidens*, *L. octofasciatus*, *L. platycephalus*, *L. striatus* y *L. trifasciatus*.

Fósiles de la familia Anostomidae son conocidos del Mioceno de Argentina (véase Bogan *et al.*, 2012b). Dientes fósiles atribuidos al género *Leporinus* se encuentran ampliamente en el Neógeno de la Amazonia y en las regiones adyacentes, incluyendo depósitos terciarios de La Cuenca en el sur de Ecuador (Roberts, 1975), en La Venta, Colombia (Lundberg, 1997), y Formación Solimões/Pebas (Monsch, 1998). Actualmente el género *Leporinus* está ampliamente distribuido desde el río Magdalena a través del Orinoco hasta el Río de la Plata.

Leporinus obtusidens, es una especie conocida con el nombre de “boga”, que puede alcanzar unos 58 cm. de longitud total. El dentario y el premaxilar llevan cada uno 3 dientes incisiformes. Es una especie omnívora, se alimenta frecuentemente de granos, vegetales y semilla, aunque también puede preñar peces (Ringuelet *et al.*, 1967). En Argentina se distribuye en las cuencas de los ríos Salí, Dulce, Paraguay, Paraná, Uruguay y Río de la Plata. El límite sur de distribución se encuentra en el Río de la Plata (Figura 44) (Braga, 1993).

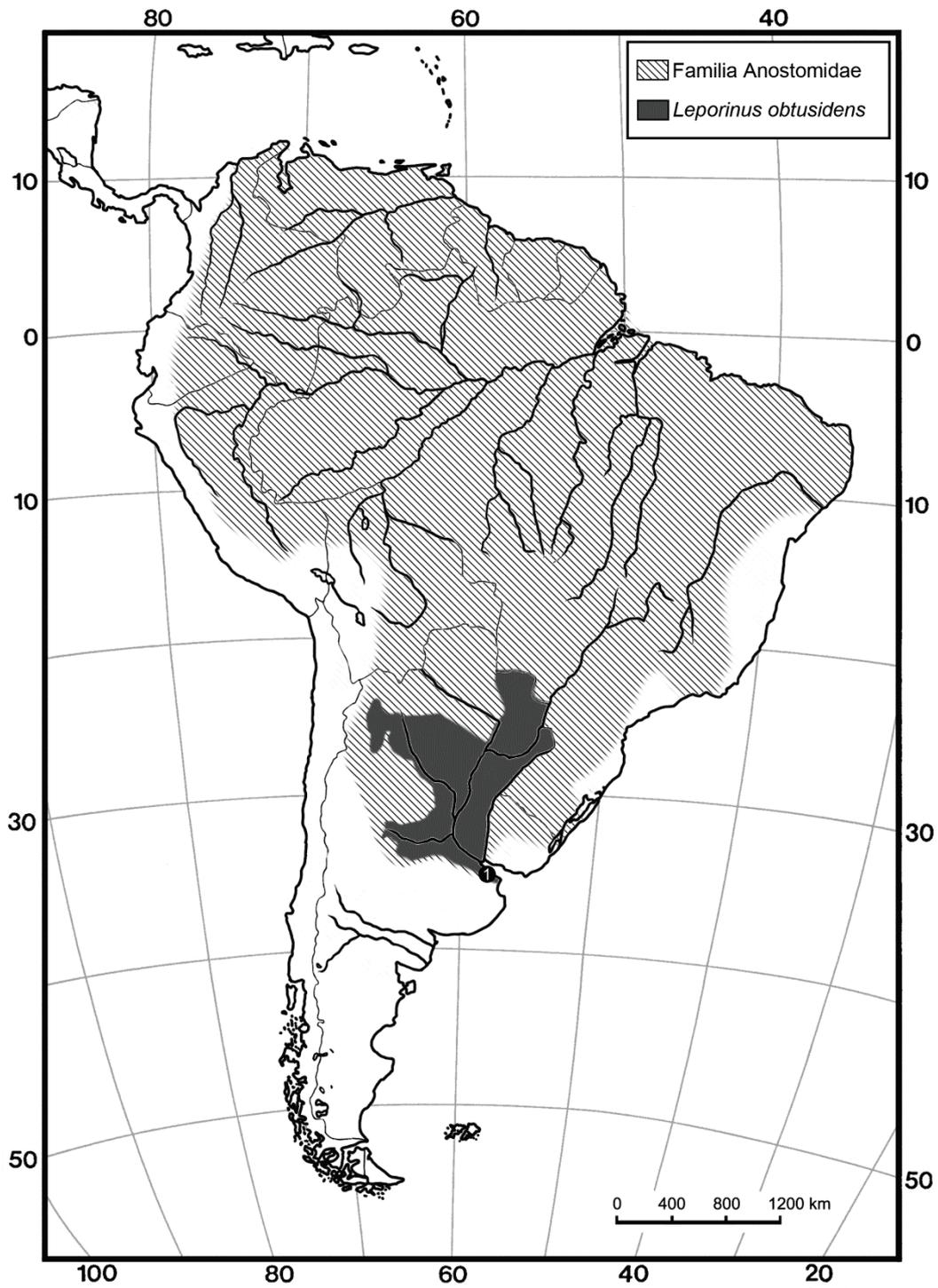


Figura 44. Distribución actual de la familia Anostomidae y de *Leporinus obtusidens*. 1) Ubicación de la localidad fosilífera Ensenada, La Plata, provincia de Buenos Aires.

Siluriformes

El orden Siluriformes junto con los órdenes Characiformes, Gymnotiformes y Cypriniformes, forman parte del Superorden Ostariophysi que incluye el 25% de todas las especies de Teleostei y cerca de tres cuartas partes de todos los peces de agua dulce del mundo (Fink y Fink, 1981). Los siluriformes constituyen un grupo cosmopolita como, las aguas dulces, estuarinas y marinas, con excepción de la Antártida donde han estado presentes en el pasado (Grande y Eastman, 1986).

El orden Siluriformes representa un orden avanzado de Ostariophysi y actualmente se divide en 38 familias, distribuidas en Asia, África, América y Europa. Hay alrededor de 400 géneros y más de 3000 especies actuales, aproximadamente 1300 de los cuales están en la región Neotropical (Nelson, 1984; Sullivan *et al.*, 2006). Los siluriformes neotropicales se incluyen en quince familias: Ariidae, Astroblepidae, Aspredinidae, Auchenipteridae, Callichthyidae, Cetopsidae, Diplomystidae, Doradidae, Heptapteridae, Loricariidae, Nematogenyidae, Pimelodidae, Pseudopimelodidae, Scoloplacidae y Trichomycteridae.

Los Siluriformes conforman un grupo monofilético (Fink y Fink, 1981; de Pinna, 1998; Lundberg, 1998; Saitoh *et al.*, 2003; Rodiles- Hernández *et al.*, 2005). Estudios filogenéticos moleculares recientes indican que los Loricarioidei sudamericanos son el grupo hermano de Diplomystidae y Siluroidei. Esto contrasta la hipótesis previa de que la familia Diplomystidae es el grupo hermano de todos los otros siluriformes (véase Sullivan *et al.*, 2006). El género norteamericano del Eoceno *Hypsidoris* es considerado una forma inmediatamente más avanzada que Diplomystidae (Grande, 1987). Sin embargo, Azpelicueta y Cione (2011) sugieren que otra forma primitiva del Eoceno se encuentra en Argentina (*Bachmannia chubutensis*). Los registros más antiguos del mundo son los bagres de la familia Diplomystidae, en Campaniano de Patagonia (Cione y Lafitte, 1980; Cione, 1987) y el Maastrichtiano de Bolivia (Gayet y Meunier, 1998). Probablemente la alta radiación de esos peces se inició en el Cretácico Superior (de Muizon *et al.*, 1983; Cione *et al.*, 1985). Sin embargo, las relaciones entre las familias de siluriformes, son poco conocidas. Tres estudios recientes mostraron las dificultades para resolver las relaciones filogenéticas interfamiliares con información morfológica (Rodiles-Hernández *et al.*, 2005) y estudios moleculares (Hardman, 2005; Sullivan *et al.*, 2006).

La familia Doradidae es conocida por el nombre vulgar de “armados”, es una

familia del orden Siluriformes endémica de la región Neotropical, incluye 80 especies válidas y una fósil (Sabaj Pérez *et al.*, 2007) comprendidas en 31 géneros distribuidos en las cuencas de los ríos Magdalena, lago Maracaibo y desde el Orinoco hasta el Río de La Plata (Sabaj *et al.*, 2007; Birindelli *et al.*, 2008). *Rhinodoras* es el único género que habita cuencas a ambos lados de los Andes (Sabaj *et al.*, 2008). La mayoría de los dorádidos se limitan al agua dulce, aunque dos especies pueden entrar al agua salobre: *Lithodoras dorsalis*, cerca de la desembocadura del Amazonas y *Doraops zuloagai*, a lo largo de las orillas del lago de Maracaibo. En Argentina la familia está representada por siete géneros y ocho especies.

Los dorádidos son bagres fácilmente reconocibles por la presencia de una fila de escudos osificados en la línea lateral, con espinas curvadas posteriormente (Eigenmann, 1925). Además, se reconocen fácilmente por la placa dorsal muy desarrollada, precediendo a la aleta dorsal (Higuchi *et al.*, 2007). Otra particularidad de estos peces son las espinas pectorales y dorsales con fuerte aserrado en ambos márgenes y el proceso articular formando un aparato especial de calce (Sabaj y Ferraris, 2003).

La monofilia de la familia es inferido por varios autores (Eigenmann, 1925; Moyer *et al.*, 2004) y está sustentado por la presencia de un escudo infranucal, es una expansión laminar ósea del ligamento entre la placa nucal posterior y la primera costilla; por la hipertrofia por osificación de los túbulos de la línea lateral, formando los ya mencionados escudos portando espinas retrorsas.

Tres especies asignadas a tres géneros modernos se conocen de la Formación Urumaco del Mioceno tardío de Venezuela (Sabaj *et al.*, 2007). Una colección fósil del Valle Utuquina cerca de Pucallpa, Perú, incluye un cuarto género, *Oxydoras*, así como dorádidos indeterminados representados por grandes espinas. Este material es probablemente contemporáneo con la fauna de la Formación Solimões fechada para el Mioceno medio- tardío. Además otros fósiles asignados a Doradidae indet. se conocen de La Venta, Colombia (Lundberg, 1997) y río Acre, Brasil (Frailey, 1986), faunas que datan del Mioceno medio y tardío, respectivamente.

Pterodoras granulosus se conoce vulgarmente como “armado común” puede alcanzar los 70 cm. de longitud. La aleta dorsal tiene una espina osificada y muy fuerte con denticulos en sus márgenes anterior y posterior. La espina pectoral también es osificada y aserrada en los márgenes anterior y medial. Es una especie omnívora, se alimenta de frutos, crustáceos, moluscos y diversos animales y vegetales (Ringuélet *et al.*, 1967). Se distribuye por las cuencas de los ríos Amazonas, Paraná, Uruguay,

Paraguay y Río de La Plata (Figura 45).

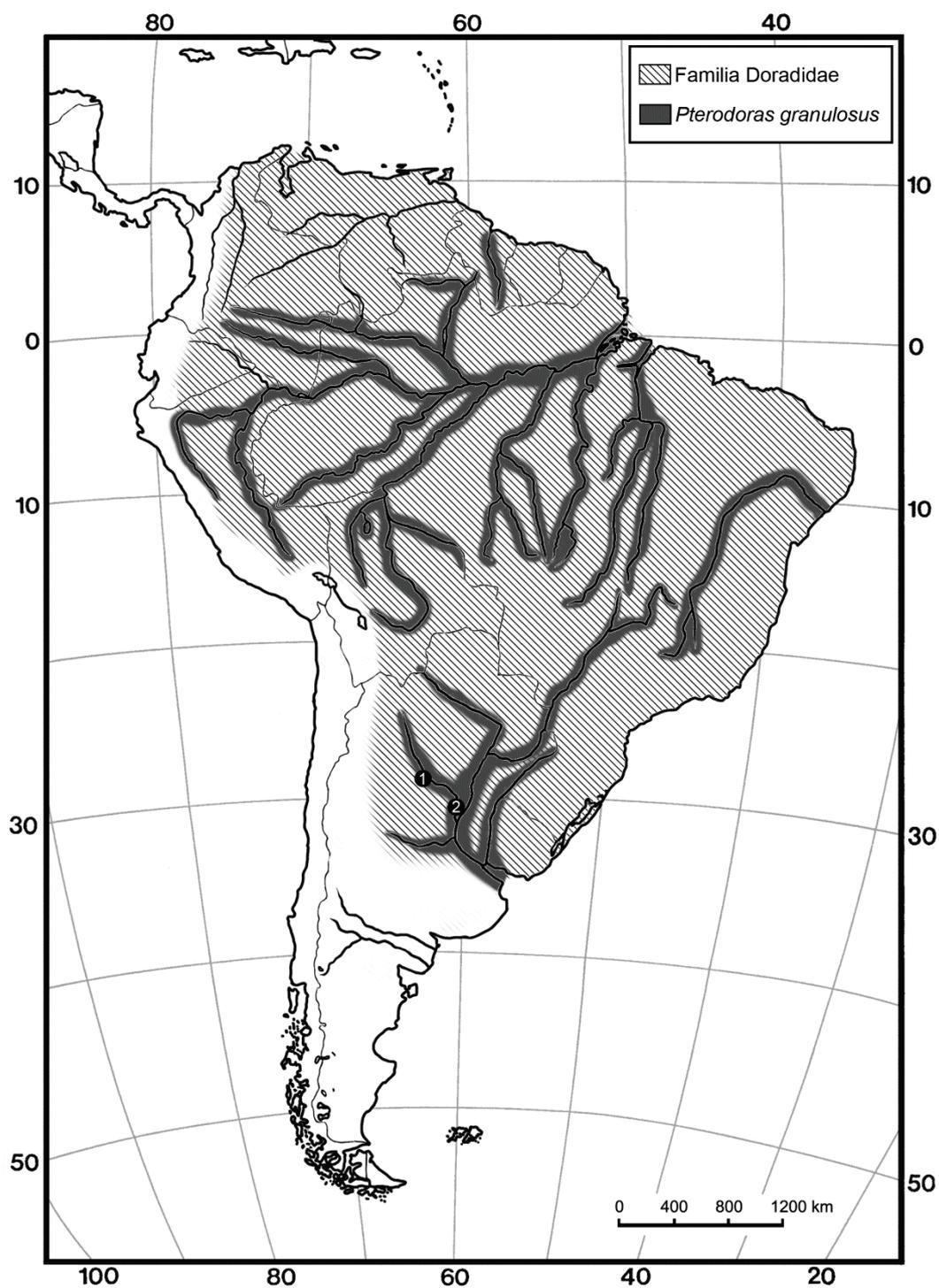


Figura 45. Distribución actual de la familia Doradidae y de *Pterodoras granulosus*. Ubicación de las localidades fosilíferas 1) El Veinte, provincia de Santiago del Estero, 2) río Salado, provincia de Santa Fe.

La familia Pimelodidae comprenden 30 géneros y más de 93 especies, es una familia endémica Neotropical, distribuida exclusivamente en aguas dulceacuícolas desde México hasta la Argentina (Ringuelet *et al.*, 1967; Lundberg y Littmann, 2003; Ferraris, 2007; Lundberg *et al.*, 2010). Las especies de esta familia poseen el tegumento liso y boca con dientes viliformes dispuestos en bandas. En la mayoría el proceso postoccipital se extiende hasta la placa predorsal formando un puente óseo.

Lundberg *et al.* (1991a,b) propusieron un esquema de relaciones filogenéticas entre los géneros de la familia Pimelodidae y demostraron que la familia Pimelodidae no es un grupo monofilético. Esta asociación, que incluye más de 300 especies se separó en tres unidades monofiléticas (de Pinna, 1998), subsecuentemente considerado a nivel familiar como Pimelodidae (Lundberg y Littmann, 2003), Heptapteridae (Bockmann y Guazzelli, 2003) y Pseudopimelodidae (Shibatta, 2003).

Combinando la información de varios autores y sobre la base de caracteres morfológicos de Pinna (1998) realizó un análisis filogenéticos y concluyó que estas familias parecen estar más estrechamente relacionadas con otros siluriformes que entre sí. Sin embargo, recientes análisis filogenéticos basados en marcadores moleculares mostraron que estas familias conformaron una entidad monofilética, en la cual el clado Heptapteridae parecía ser un grupo hermano del clado integrado por Pimelodidae y Pseudopimelodidae (Hardman, 2005; Sullivan *et al.*, 2006).

Los pimelódidos están relativamente bien representados desde el Neógeno. El género *Brachyplatystoma* es conocido en la fauna de La Venta (Lundberg, 1997, 2005). Especies fósiles de *Phractocephalus* están presentes en el Neógeno de la Amazonia, Venezuela y Colombia (Lundberg *et al.*, 1988; Lundberg y Aguilera, 2003; Aguilera *et al.*, 2008). Los fósiles atribuidos al género *Pimelodus* se reportan desde el Paleógeno y Neógeno (Lundberg *et al.*, 2010). Cione (1986) dio a conocer restos de *Pimelodus* sp. del Mioceno y Pleistoceno de Argentina. Lundberg (1997) reporta restos asignados tentativamente al género *Pimelodus* en el Mioceno de La Venta, Colombia. El único registro fósil del género *Platysilurus* proviene de la fauna de Urumaco, Venezuela. Fósiles del género *Zungaro* se conocen de la fauna de Acre, Perú (Lundberg *et al.*, 2010).

Actualmente existen dos especies del género *Parapimelodus*, *P. nigribarbis*, que habita la Laguna dos Patos en Brasil, y *Parapimelodus valenciennis* que se distribuye en la cuenca de los ríos Paraguay, Paraná, Uruguay, Río de la Plata y cuencas bonaerenses (Figura 46) (Abell *et al.*, 2008). Esta última especie es conocida como “bagarito” y

puede alcanzar los 31 cm. de longitud total. Su aleta dorsal posee una espina dentada en la parte posterior. Las aletas pectorales presentan el primer radio osificado, la espina pectoral es fuertemente dentada en el margen medial y en los dos tercios basales del margen anterior o lateral. Es una especie que habita ambientes de aguas libres (pelágicos), se alimenta con micro crustáceos y algas del plancton (Lundberg y Littmann, 2003).

Pimelodus es el género más grande de la familia, con al menos 30 especies válidas. Estos bagres son de tamaño moderado, por lo general menos de 30 cm de longitud. Habitan una amplia gama de hábitats, ríos profundos, de corriente rápida, a pequeñas lagunas y arroyos. El rango total del género *Pimelodus* se extiende desde Panamá, Colombia y el lago de Maracaibo, y a lo largo de los ríos cis-andinos (Este de la Cordillera de los Andes) hacia el sur en el río Paraná. De acuerdo con Lundberg y Littmann (2003), el género *Pimelodus* es un conjunto no monofilético de 24 especies, definidos por caracteres morfológicos no derivados (véase Mees, 1974; Britski *et al.*, 1999). La taxonomía a nivel de especie de *Pimelodus* es aún poco conocida, así como también las relaciones filogenéticas con otros géneros, esto es debido a la gran variabilidad morfológica y los patrones de coloración de estos taxones, que plantean dificultades para una revisión sistemática completa del género.

Pimelodus albicans vulgarmente es conocida como “bagre blanco”. Este bagre puede alcanzar los 60 cm. de longitud total, posee una espina dorsal lisa en su margen posterior, mientras que las espinas pectorales presentan denticulaciones en sus márgenes medial y anterior. Es una especie omnívora, se alimenta de moluscos, crustáceos, insectos y peces. Habita las cuencas de los ríos Paraguay, Paraná, Uruguay y Río de la Plata (Figura 46).

Pimelodus maculatus es conocida como “bagre amarillo”, este bagre alcanza los 40 cm. de longitud total, presenta una espina dorsal dentada en la cara posterior. La espina pectoral posee denticulaciones en sus márgenes anterior y medial. Es un pez omnívoro se alimenta preferentemente de invertebrados de fondo como insectos y moluscos, con variable contribución de peces en su dieta. Es una especie migradora de cortas distancias. En Argentina habita las cuencas de los ríos Pilcomayo, Bermejo, Salí-Dulce, Juramento, Paraguay, Paraná. Uruguay y Río de la Plata. El límite sur de distribución corresponde a la cuenca del río Salado en la provincia de Buenos Aires (Casciotta *et al.*, 2005). También se distribuye en la cuenca del río San Francisco en Brasil (Figura 46).

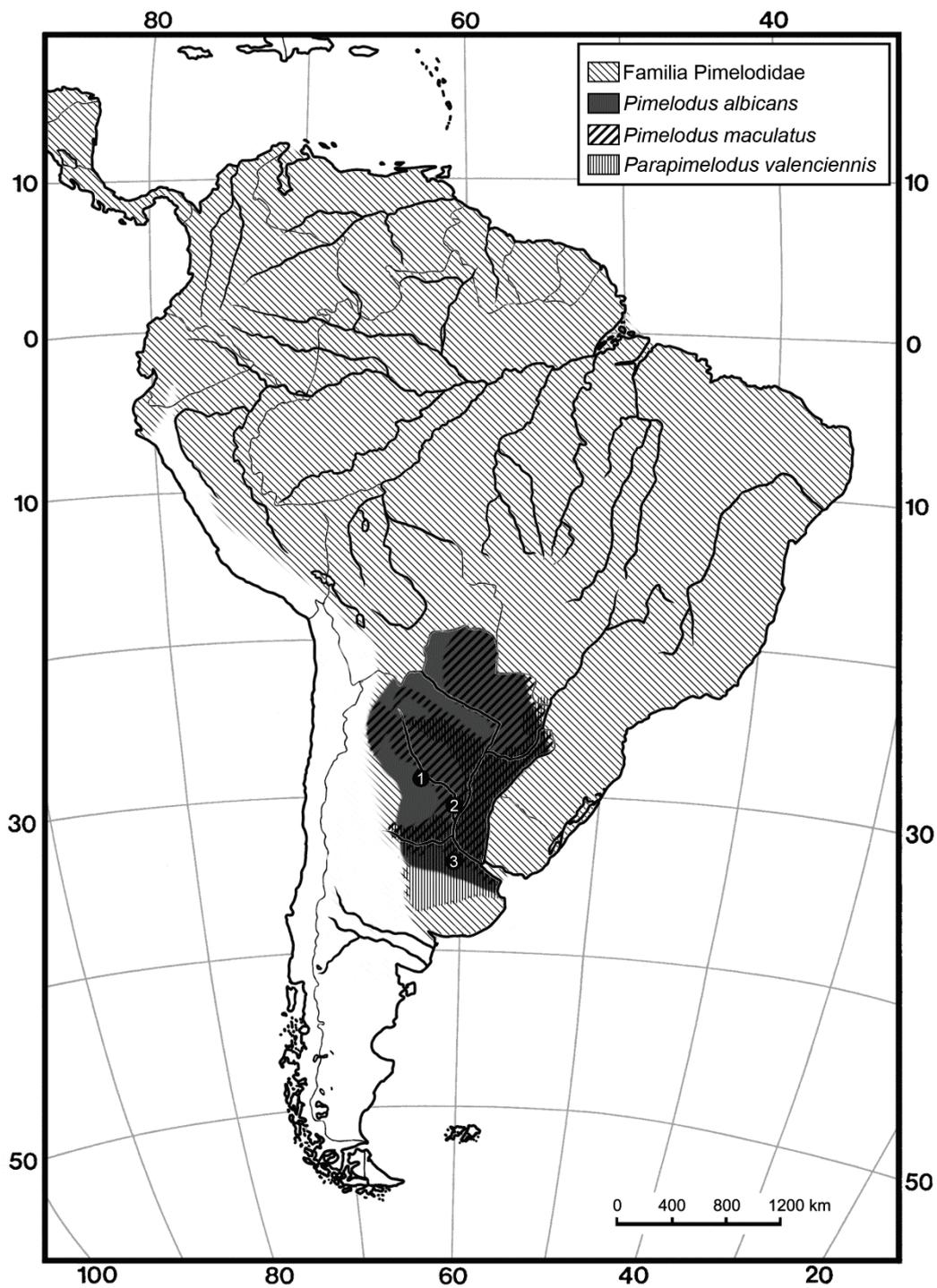


Figura46. Distribución actual de la familia Pimelodidae y de *Pimelodus albicans*, *Pimelodus maculatus* y *Parapimelodus valenciennis*. Ubicación de las localidades fosilíferas: 1) El Veinte, provincia de Formosa, 2) río Salado, provincia de Santa Fe, 3) río Arrecifes, Salto, provincia de Buenos Aires.

La familia Heptapteridae incluye 24 géneros y 189 especies restringidas al Neotrópico y distribuidas desde México hasta América del Sur (Nelson, 2006). La mayoría de especies son omnívoras, alimentándose de insectos acuáticos, lombrices y materia orgánica. El género *Rhamdia*, está compuesto por 11 especies que se distribuye desde México hasta Argentina (Silfvergrip, 1996).

A *Rhamdia quelen* se la conoce como “bagre sapo” y se caracteriza por poseer un aspecto batracóide, cuerpo robusto, ancho y bajo. Esta especie puede llegar a medir 50 cm. de longitud total. La espina de la aleta dorsal es fuerte corta y con notorias denticulaciones en su margen posterior. La espina pectoral es corta y fuerte y presenta denticulaciones en ambos márgenes. *Rhamdia quelen* posee un amplio rango de tolerancia a diversas variables ambientales, como salinidad, temperatura y pH. De acuerdo a Ringuelet *et al.* (1967) se alimenta de crustáceos, insectos y peces juveniles. Esta especie se distribuye desde México hasta Argentina, en este último habita las cuencas de los ríos Paraguay, Paraná, Uruguay y Río de la Plata. Es una especie común en las lagunas de la región Pampeana. El límite sur de distribución coincide con los arroyos de vertiente atlántica de la provincia de Buenos Aires (Figura 47) (Casciotta *et al.*, 1999).

Un artículo recientemente publicado sobre las poblaciones mesoamericanas del género *Rhamdia* utilizando, encontró un alto nivel de diversidad intragenérica entre poblaciones de *Rhamdia* de Centro y Sur América, concluyendo que este taxón incluye dos especies hermanas complejas (véase Perdices *et al.*, 2002).

El género *Pimelodella* posee 71 especies válidas, que se distribuye a ambos lados de la Cordillera de los Andes desde Panamá hasta Argentina (Trajano *et al.*, 2004).

Pimelodella laticeps se conoce con el nombre vulgar de “bagre cantor”, puede llegar a medir 13 cm. de longitud total. La aleta dorsal presenta una espina de bordes lisos, mientras que la espina pectoral presenta denticulaciones en sus márgenes medial y anterior. *Pimelodella laticeps* es un pez de agua dulce que habita tanto ríos abiertos como lagunas y arroyos (Cordiviola de Yuan y Pignalberi de Hassan, 1985). Son frecuentadores de fondo, poseen una dieta muy variada, alimentándose de ostrácodos, anfípodos, moluscos, camarones, insectos y pequeños peces. Habita las cuencas de los ríos Paraguay, Paraná, Uruguay y Río de la Plata. El límite sur de distribución corresponde a los arroyos de vertiente atlántica del sur de la provincia de Buenos Aires (Figura 47) (Casciotta *et al.*, 1999; Abell *et al.*, 2008). Esta especie fue hallada en

ambientes con elevada salinidad (García y Almirón, 1991; Azpelicueta *et al.*, 1998).

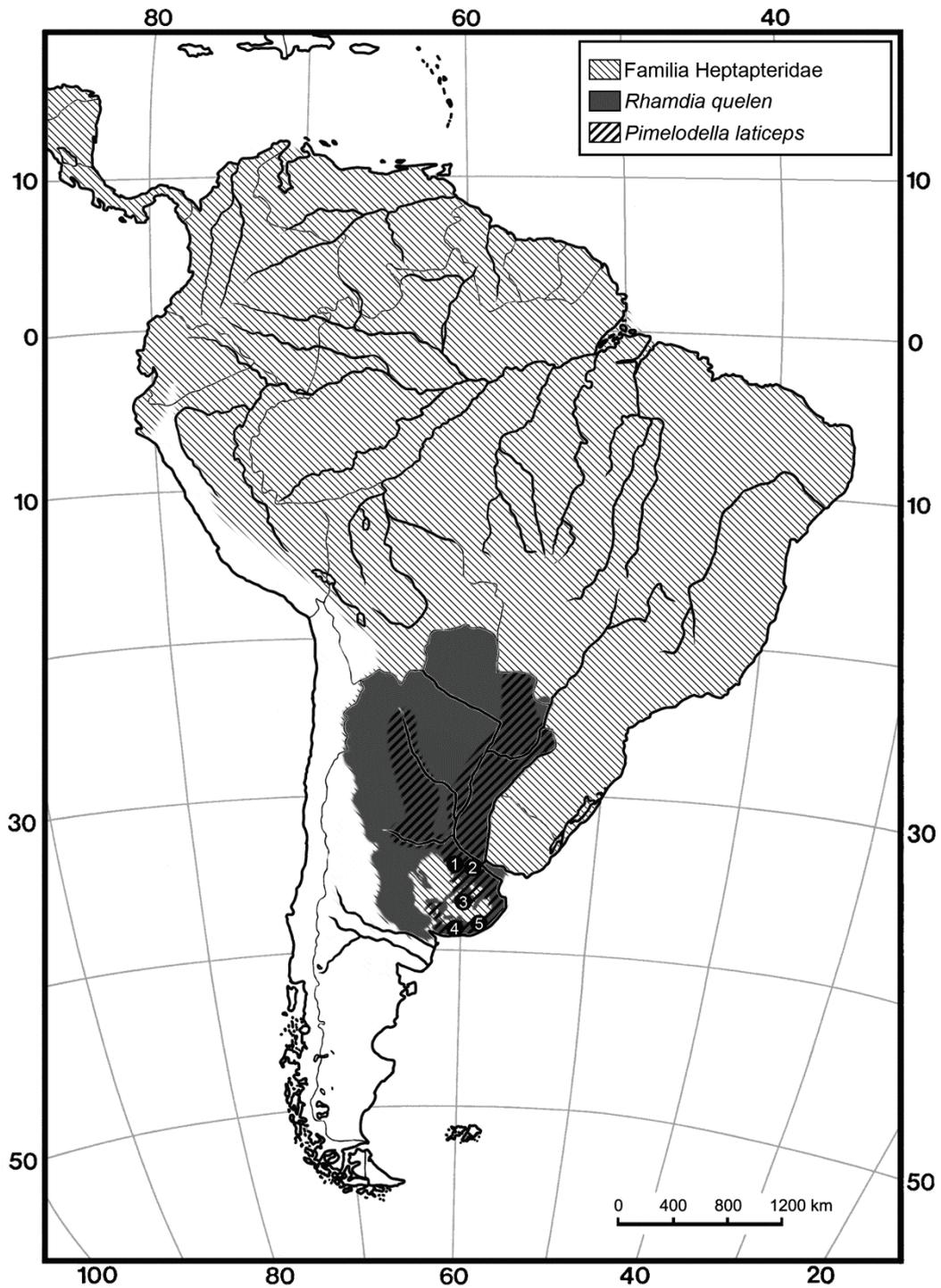


Figura 47. Distribución actual de la familia Heptapteridae y de las especies *Rhamdia quelen* y *Pimelodella laticeps*. Ubicación de las localidades fosilíferas, todas se encuentran en la provincia de Buenos Aires 1) río Arrecifes, Salto, 2) río Luján, 3) Arroyo del Azul, 4) Cascada del Paleolama, 5) Paso Otero.

La superfamilia Loricarioidea, incluye tres de las más diversas familias de siluriformes neotropicales: Loricariidae (716 especies), Trichomycteridae (207 especies) y Callichthyidae (194 especies), lo que contribuye a más de dos tercios de las especies de siluriformes en América del Sur. Los Loricarioidea es uno de los mejores grupos estudiados de siluriformes (Lundberg y Baskin, 1969; Howes, 1983; Schaefer y Lauder, 1986; Schaefer, 1988, 1990; Pinna, 1992).

La familia Loricariidae constituye una familia de siluriformes neotropicales muy diversificadas que se distribuye desde Costa Rica y Panamá hasta Argentina (López y Miquelarena, 1991). Incluyen alrededor de 96 géneros y 716 especies (Ferraris, 2007) distribuidas en cinco subfamilias: Ancistrinae, Hypoptopomatinae, Hypostominae, Loricariinae y Lithogeninae. Las primeras cuatro cuentan con representantes en la Argentina, y habitan en la cuenca Parano-platense y cuencas endorreicas del centro y noroeste (Aquino, 1997).

Los peces de esta familia carecen de escamas y en su lugar presentan su cuerpo recubierto por varias series de placas óseas dispuestas sobre la superficie del cuerpo, así como con gran cantidad de odontodes (denticúlos), distribuidos inclusive en los radios de las aletas. Son formas principalmente bentónicas, la boca se dispone ventralmente conformando con los labios una especie de disco.

El género *Hypostomus* se encuentra representado en Argentina por 24 especies. *Hypostomus commersoni* es una de las “viejas del agua” de mayor tamaño y puede alcanzar los 53 cm. de longitud. Presenta dientes pequeños, bífidos y espatulados, en número es variable (15 a 42) en cada premaxilar y dentario. En ejemplares grandes, el extremo distal de la aleta pectoral está cubierto con prominentes odontodes curvados hacia adelante. Sus hábitos alimenticios son detritívoros, consumiendo materia orgánica en avanzado grado de descomposición. Esta especie puede tolerar la exposición fuera del agua mediante un proceso de “respiración intestinal”. En Argentina se distribuye en las cuencas de los ríos Pilcomayo, Bermejo, Paraguay, Paraná, Uruguay, Río de la Plata río Salado y sistemas lagunares de la provincia de Buenos Aires (Figura 48). También se distribuye en la Laguna dos Patos en Brasil.

A pesar de la gran diversidad mostrada por las formas existentes, los registros de loricáridos fósiles son extremadamente raros. Fósiles de *Hypostomus* se conocen del Mioceno y Pleistoceno de Argentina (véase Cione, 1986). También se reportan fósiles de loricáridos de la Formación Tremembé (Oligoceno-Mioceno) de Brasil (véase Malabarba, 1988; Malabarba y Lundberg, 2007). Entre los loricáridos del Neógeno de la

Amazonia, Lundberg (1997) ha identificado a cf. *Acanthicus* y cf. *Hypostomus* sp. en sedimentos miocenos del grupo La Venta en Colombia (Lundberg, 1997). Cione *et al.* (2005b) reporta Loricariidae indet. de la Formación Puerto Madryn de Patagonia Argentina.

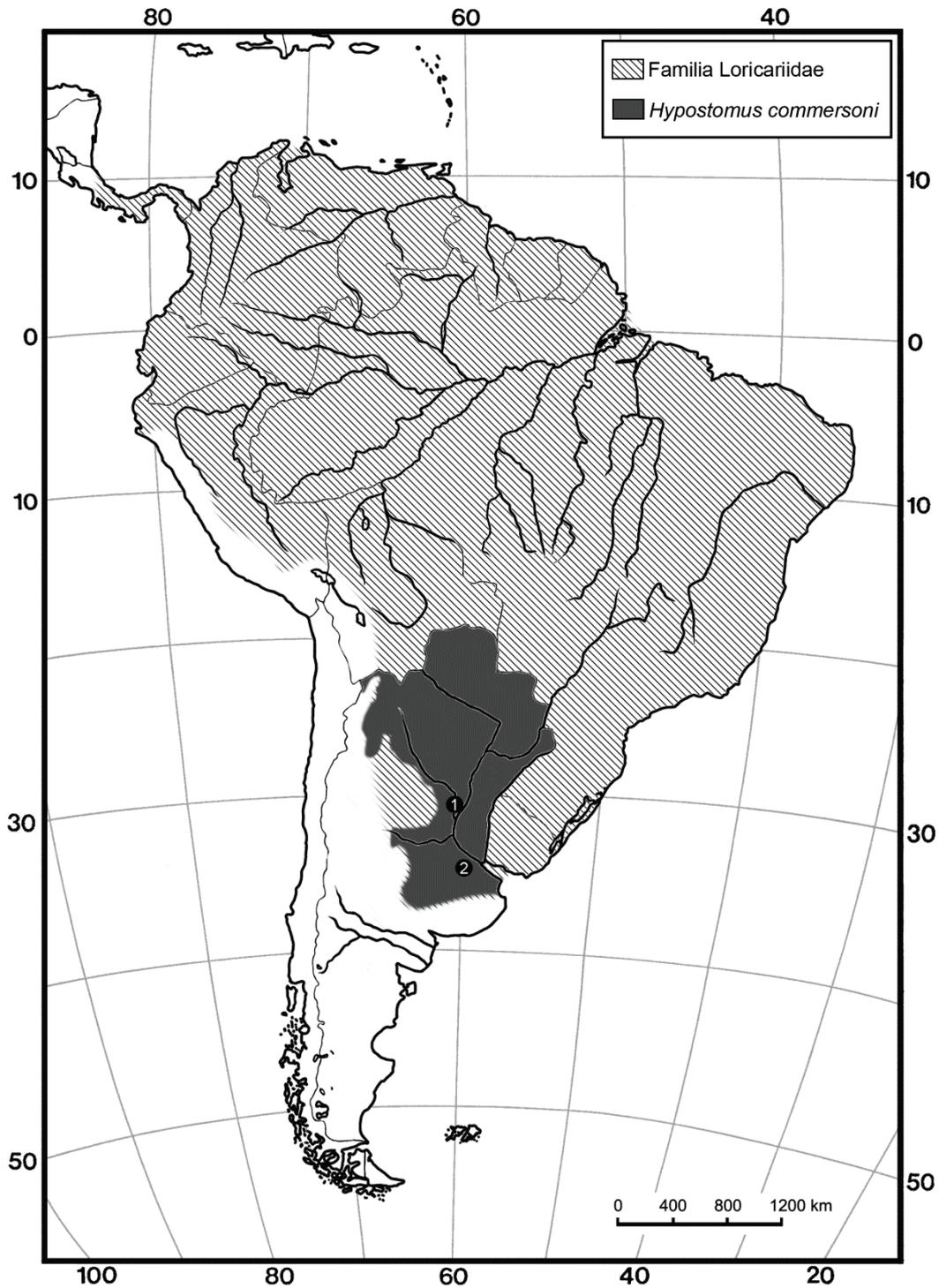


Figura 48. Distribución actual de la familia Loricariidae y de *Hypostomus commersoni*. Ubicación de la localidades fosilíferas 1) río Salado, provincia de Santa Fe, 2) río Arrecifes, Salto, provincia de Buenos Aires.

La familia Callichthyidae es una de las más grandes entre los siluriformes neotropicales y comprende más de un 7% de todos los siluriformes del mundo (Reis, 1998). Las interrelaciones de los Callichthyidae pueden consultarse en Reis (1998) en el cual la familia está compuesta por dos subfamilias: Callichthyinae y Corydoradinae, como fue sugerido previamente por Hoedeman (1952). Hasta ahora, sólo la reducción del premaxilar con pérdida de la dentición (Schaefer y Lauder, 1986) y la presencia de un músculo *aductor mandibulae* dividido (Schaefer, 1990), han sido formalmente propuestas como sinapomorfias para la familia. Reis (1998) demostró que todos los géneros, a excepción de *Corydoras*, son monofiléticos. Las relaciones entre las especies de *Corydoras* son mucho más complejas debido al gran número de especies involucradas (143). Esto es probablemente debido a su amplia distribución geográfica, las colecciones limitadas en América del Sur y la falta de información detallada sobre la variación morfológica y geográfica interespecífica. Restos fósiles asignados a la familia Callichthyidae se conocen del terciario de la Formación Solimões/Pebas (Monsch, 1998).

Los calíctidos habitan una gran variedad de ambientes en la región Neotropical, desde arroyos pequeños, rápidos y ricos en oxígeno a grandes ríos y zonas inundadas, incluyendo hábitats pantanosos donde el oxígeno disuelto puede estar completamente ausente. Se distribuyen desde la costa oeste de Panamá, al oeste de los Andes, hasta Argentina en la cuenca del río de La Plata. Las aproximadamente 194 especies de la familia Callichthyidae se agrupan actualmente en ocho géneros (Ferraris, 2007). De ellas, unas 143 pertenecen al género *Corydoras*, el género más grande dentro de los Siluriformes (Reis, 2003). Poseen una gran plasticidad ambiental, que explica su amplia distribución por el continente sudamericano.

El género *Hoplosternum* contiene tres especies vivientes: *H. magdalenae* que se distribuye en la cuenca de los ríos Magdalena y Sinu, Colombia y además en Venezuela; *H. punctatum* se distribuye en las cuencas de drenaje pacífico de Panamá y en río Atrato, Colombia; y *Hoplosternum littorale* posee una amplia distribución que incluye las cuencas de los ríos Paraguay, Bermejo, Paraná y Uruguay (Figura 49). Esta última especie se conoce con el nombre vulgar de “cascarudo” y puede alcanzar los 16 cm. de longitud estándar. Los huesos coracoides de la cintura pectoral están expuestos, es decir, están visibles ventralmente en la región torácica. La aleta pectoral posee una espina punzante que lleva pequeños dientes o ganchos retrorsos en su borde posterior o medial. En período reproductivo el extremo de la espina pectoral se curva hacia arriba

en los machos. Esta especie es capaz de vivir indefinidamente en aguas con bajas concentración de oxígeno disuelto, utilizando aire atmosférico mediante la respiración intestinal.

Fósiles de calíctidos se conocen desde el Neógeno, en las faunas de La Venta y Acre y fueron asignados tentativamente al género *Hoplosternum* (Lundberg, 1997; Reis, 1998).

Las especies del género *Corydoras* son dulceacuícolas estrictas, sin habilidad para dispersarse a través del agua marina, en este sentido el ambiente marino representa una barrera ecológica a su dispersión a través de las aguas costeras. *Corydoras paleatus* se caracteriza por poseer dos hileras de placas óseas que se contactan en la línea media dorsal sin dejar áreas desnudas. Los bordes internos de las espinas pectorales están fuertemente aserrados. Es un respirador aéreo facultativo, quiere decir que tiene la capacidad de capturar oxígeno atmosférico, cuando su concentración en el agua disminuye notablemente. Se alimentan de invertebrados que habitan los fondos de los cuerpos de agua. Se distribuye ampliamente en ambientes lóticos y lénticos de la Argentina. Esta especie se distribuye desde Rio Grande do Sul en Brasil y en Argentina se la puede hallar en las cuencas de los ríos Paraná, Uruguay, Salado, Río de La Plata y en los arroyos de pendiente atlántica de la provincia de Buenos Aires (Figura 49) (Shibatta y Hoffmann, 2005; Liotta, 2005). El registro más al sur se encuentra en el río Limay (Baigún *et al.*, 2002). Restos fósiles de *Corydoras* se conocen del Paleoceno tardío de Salta, Argentina.

El género *Callichthys* incluye 13 especies nominales. Sin embargo la taxonomía de este grupo es muy confusa y especímenes de este género suelen identificarse como *C. callichthys* independientemente de la localidad en que es recogida. *C. callichthys* se distingue por tener dos hileras de placas óseas que se ponen en contacto en la mitad del flanco en una línea en zigzag, vientre desnudo y los huesos coracoides no se observa ventralmente en la región torácica. Las aletas pectorales están precedidas por una fuerte espina. Esta especie puede alcanzar los 18 cm. de longitud estándar. *C. callichthys* tiene la capacidad de respirar aire atmosférico realizando hematosis en el intestino. Se distribuye en las cuencas de los ríos Paraná, Uruguay, Paraguay y Río de La Plata. El límite sur de distribución se encuentra en la cuenca del río Salado en la provincia de Buenos Aires (Figura 49).

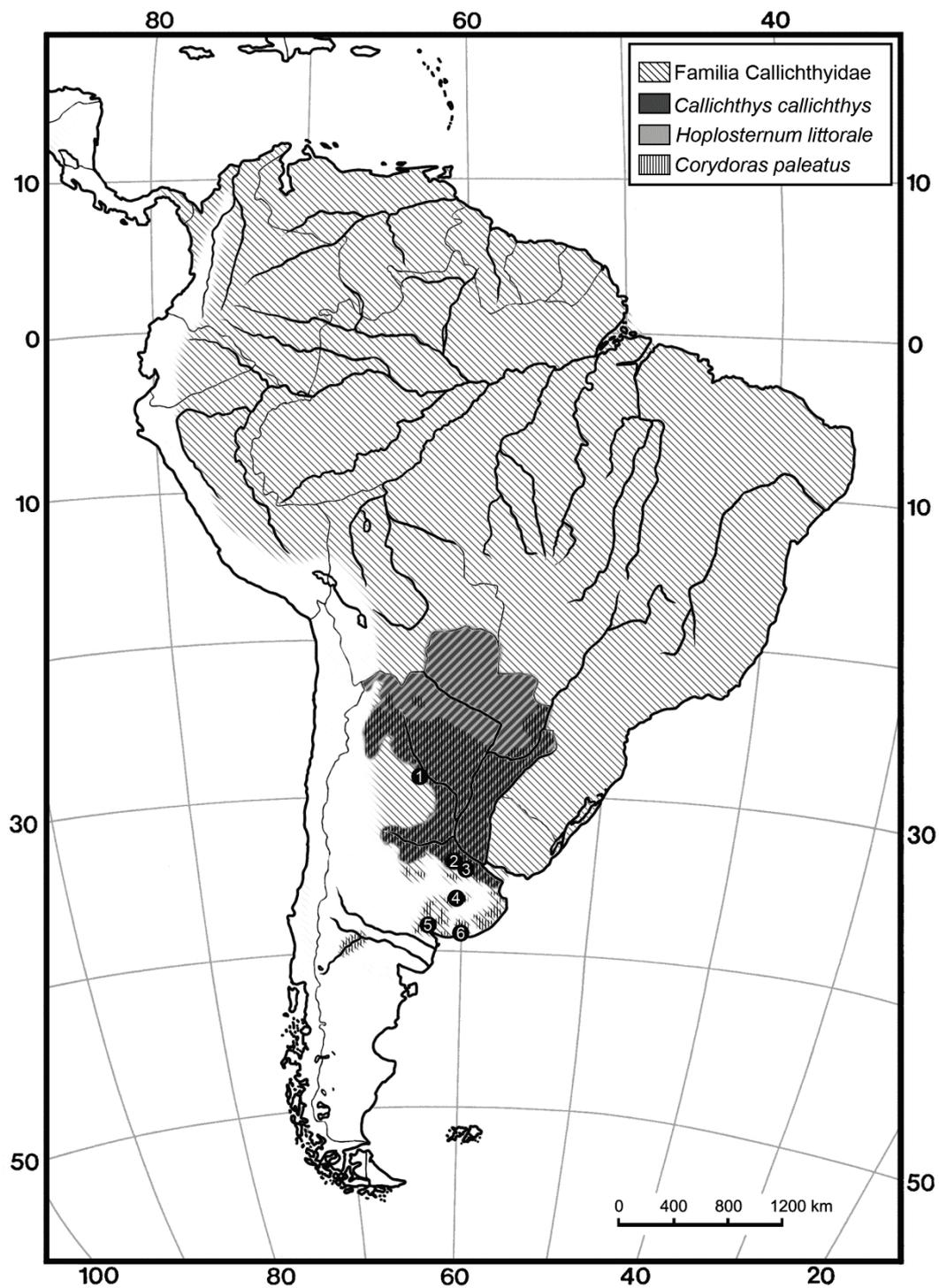


Figura 49. Distribución actual de la familia Callichthyidae y de *Callichthys callichthys*, *Hoplosternum littorale* y *Corydoras paleatus*. Ubicación de la localidades fosilíferas 1) El Veinte 2) río Arrecifes, Salto, 3) río Luján, 4) Arroyo del Azul, 5) Bajo San José, 6) Cascada del Paleolama.

Atheriniformes

Este orden está compuesto por 285 especies agrupadas en ocho familias, de los cuales Atherinidae contiene aproximadamente el 60% del total de las especies descritas. Los pejerreyes del continente americano pertenecen a la familia Atherinopsidae. Dicha familia está integrada por las subfamilias Menidiinae y Atherinopsinae. Esta última cuenta con dos tribus: Atherinopsinini que incluyen los géneros *Atherinops*, *Atherinopsis*, *Colpichthys* y *Leuresthes* todos distribuidos en América del Norte y la tribu Sorgentinini comprende los géneros *Basilichthys* y *Odontesthes* en América del Sur (White, 1985; Dyer, 1997, 1998, 2006). *Basilichthys* es una forma de agua dulce sólo conocida en Chile y Perú en tanto que las especies de agua dulce de *Odontesthes* se conocen en ríos de la vertiente atlántica y pacífica. Las especies marinas de *Odontesthes* se distribuyen en aguas pacíficas y atlánticas. Los cladogramas originados en los estudios de Dyer (1998 y 2000) están de acuerdo con la distribución geográfica. El orden es considerado monofilético y grupo hermano de los Cyprinodontiformes (Dyer, 1998, 2000).

Odontesthes bonariensis es conocida vulgarmente como “pejerrey” y puede alcanzar los 70 cm. de longitud total. Presenta una amplia distribución geográfica y amplitud ecológica. Habitan tanto aguas cálidas y frías, posee representantes tanto en aguas marinas litorales y estuarinas como así también dulceacuícolas (Dyer, 2000, 2006). En Argentina se distribuyen actualmente en las cuencas del Río de la Plata, río Paraná, río Uruguay y las lagunas y ríos de la provincia de Buenos Aires (Figura 50).

Los únicos registros fósiles previos de pejerreyes sudamericanos se restringen a tres localidades de edad Miocena de Argentina y Chile. La primera de ellas es Puesto Galván, provincia de Chubut, Argentina. De esta localidad se describió un ejemplar casi completo referido por Bocchino (1971) a *Basilichthys* aff. *regius*. Dyer (1998) hace mención al material de Puesto Galván confirmando taxativamente que se trata de una especie del género *Odontesthes* señalando, además, la gran afinidad que presenta con *O. hatcheri* y *O. retropinnis*. Un segundo taxón fue referido para la misma localidad al género de Perciformes *Istiophorus* sp. (Bocchino, 1971), pero una revisión posterior de carácter preliminar (Arratia y Cione, 1996), señala que dicho espécimen no corresponde al género *Istiophorus* y lo refiere a la familia Atherinidae.

La segunda y tercera localidad se encuentran en el sur de Chile, estas son Cerro La Mina y El Tallón. Los materiales fueron recuperados en unidades sedimentarias

fluvio-lacustres correspondientes al Mioceno (Formación Cura-Mallín) y asignados a la familia Atherinidae (Rubilar, 1994).

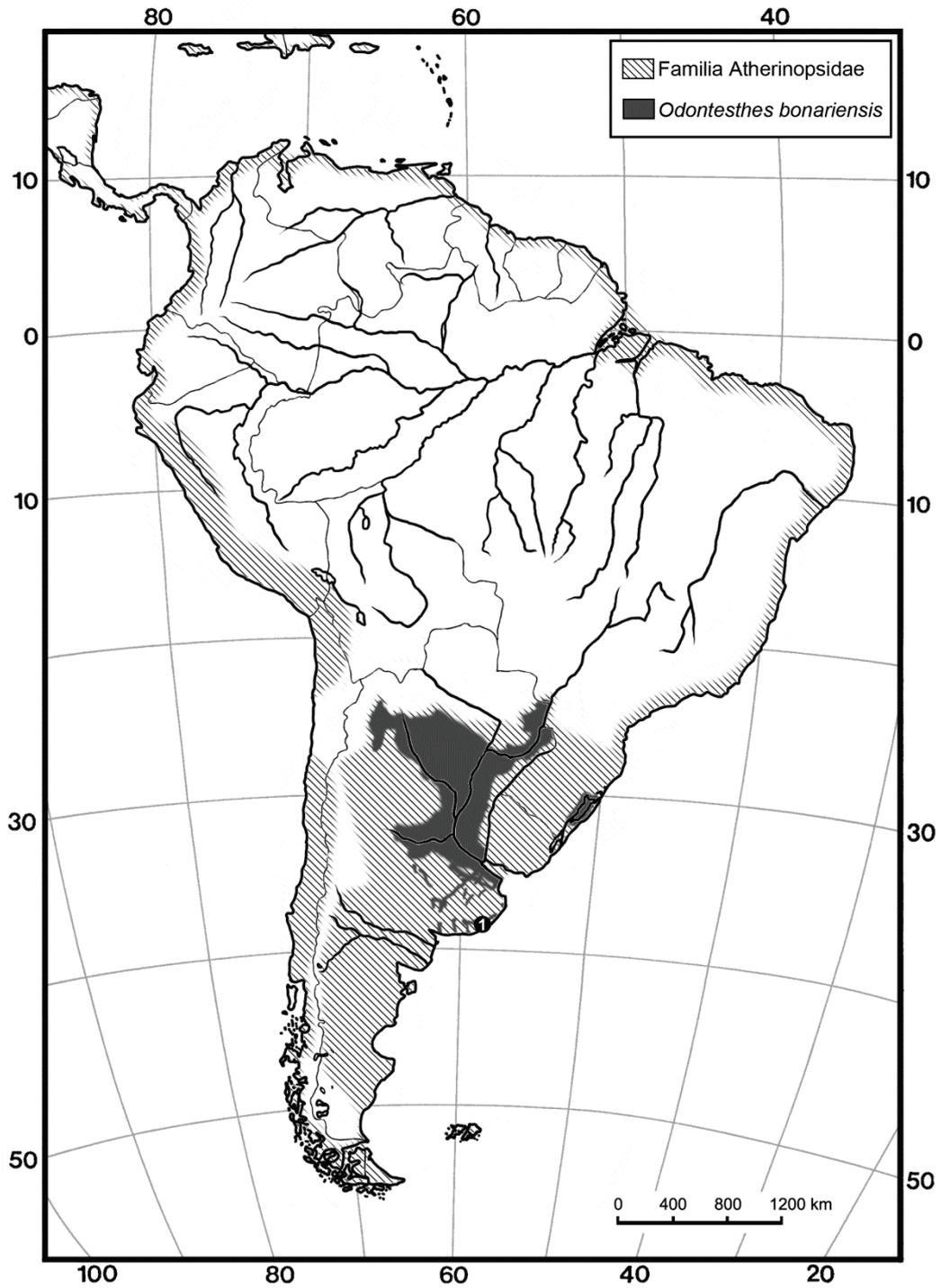


Figura 50. Distribución actual de la familia Atherinopsidae y de *Odontesthes bonariensis* en Argentina.
1) Ubicación de la localidad fosilífera Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires.

Cyprinodontiformes

Los peces de este orden se agrupan en ocho familias, 88 géneros y aproximadamente 807 especies (Casciotta *et al.*, 2005).

Este orden es cosmopolita y habita las aguas dulces, salobres y ambientes marinos costeros. La distribución costera de varios ciprinodontiformes sugiere que el medio marino no fue una barrera para los representantes de este grupo. La familia Rivulidae, grupo hermano de Aplocheilidae africanos y la familia Poeciliidae, este último constituido por una subfamilia Neotropical, los Poeciliinae y su grupo hermano africano los Aplocheilichthyinae (Lundberg, 1993).

Aunque son peces de origen dulceacuícola, algunas especies de *Rivulus* viven en zonas estuarinas (Costa, 2003). Al igual que algunas especies de la familia Poeciliidae, que viven en aguas salobres costeras (Lucinda, 2003).

La familia Anablepidae está compuesta por 13 especies y tres géneros (*Anableps* and *Oxyzygonectes* y *Jenynsia*) (Ghedotti, 1998).

Jenynsia es un género monofilético y muy bien diagnosticado. Su historia taxonómica y sus relaciones filogenéticas fueron discutidas en detalle por Ghedotti (1998). Ghedotti (1998) reconoce a *Jenynsia* como el grupo hermano de *Anableps* y juntos a *Oxyzygonectes* componen la familia Anablepidae. Además, Ghedotti (1998) reconoce dos subgéneros de *Jenynsia*: *Jenynsia Jenynsia* y *Jenynsia Plesiojenynsia*. Actualmente hay cinco especies del subgénero *Plesiojenynsia* y ocho especies para el subgénero *Jenynsia* (Aguilera *et al.*, 2013).

En Argentina se han citado alrededor de 23 especies de este orden. En la actualidad se conocen seis especies válidas del género *Jenynsia* en Argentina: *J. alternimaculata*, *J. luxata*, *J. maculata*, *J. multidentata*, *J. obscura*, y *J. tucumana*. La única especie con distribución más austral y que se encuentra en la provincia de Buenos Aires es *J. multidentata*. Este género incluye a pequeños peces vivíparos que poseen dientes tricuspidados en la serie mandibular exterior en ejemplares adultos. Las especies del género *Jenynsia* se distribuyen latitudinalmente desde Río de Janeiro (Brasil) hasta el río Negro (Argentina).

Jenynsia multidentata se caracteriza por tener dientes tricúspides en la serie mandibular externa en adultos (Parenti, 1981). Además de tolerar muy bien aguas con diferentes temperaturas, es una especie eurihalina, secundariamente de agua dulce, encontrándose también en cuerpos de agua estuariales. En este sentido, se ha

demostrado que la salinidad afecta favorablemente el crecimiento de dicha especie (Mai *et al.*, 2005). Son peces de superficie, relacionados con vegetación acuática y litoral, y se alimentan de algas e invertebrados asociados a la vegetación, como micro crustáceos larvas de insectos, etc. (Ringuelet, 1975; López Cazorla *et al.*, 2003). Habita lagunas, ríos, arroyos, canales y pequeños bañados. Se distribuye en las cuencas de los ríos Paraná, Uruguay, Carcarañá y Río de la Plata en Argentina (López *et al.*, 2008) y en los ríos costeros de Uruguay y en las grandes cuencas del sureste de Brasil y Uruguay (Figura 51) (Ghedotti, 2003; Ghedotti y Weitzman, 1996).

Fósiles de ciprinodontiformes se conocen del Cretácico Superior de Bolivia (Gayet, 1991), del Mioceno de Ecuador (véase Costa, 1998). En Argentina los registros de ciprinodontiformes fósiles se restringen a formaciones de edades eocenas (Fm. Lumbreira) y miocenas (Fm. San José y Río Salí) de Catamarca, Salta y Tucumán (Arratia y Cione, 1996).

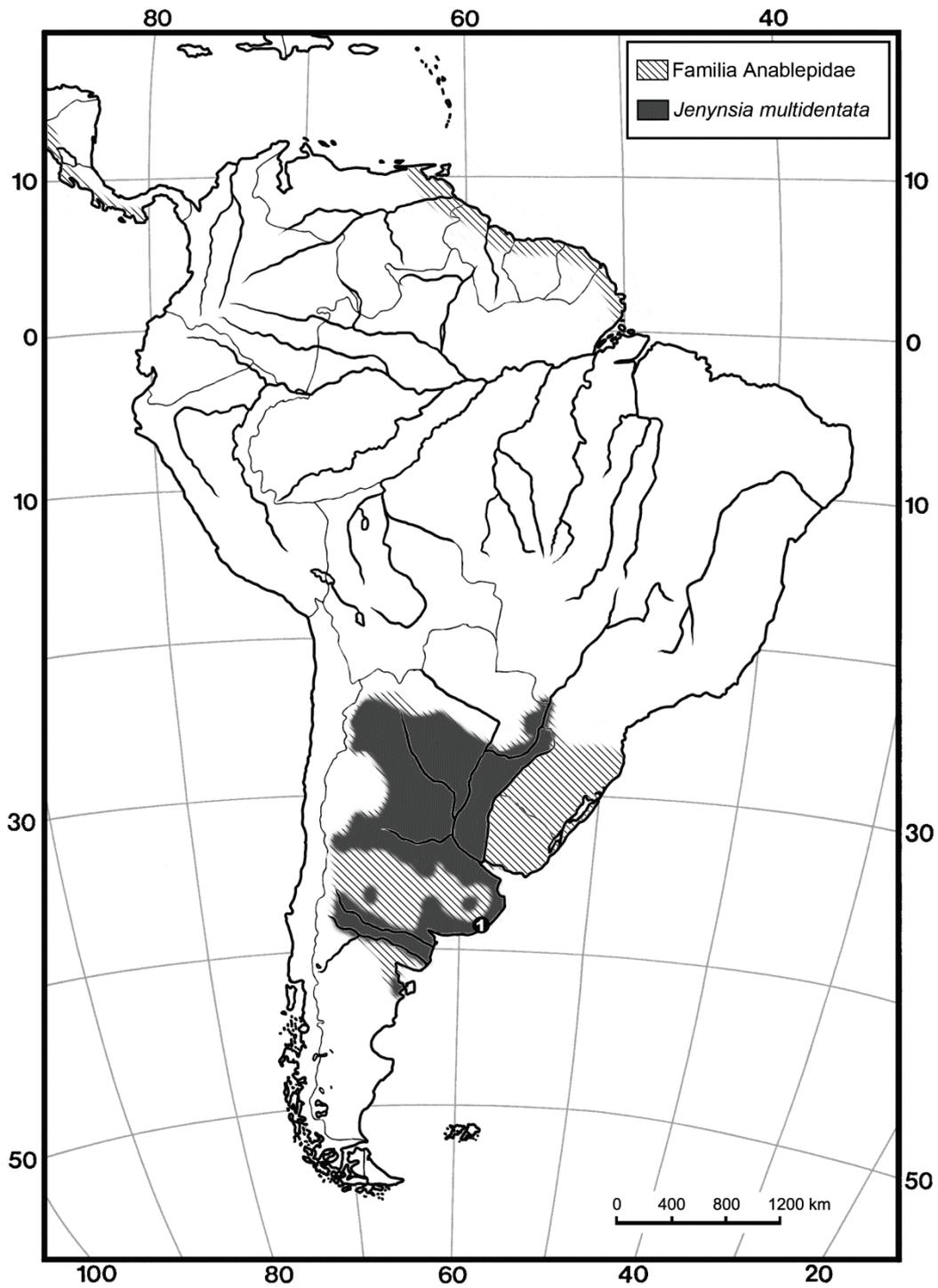


Figura 51. Distribución actual de la familia Anablepidae y de *Jenynsia multidentata* en Argentina. 1) Ubicación de la localidad fosilífera Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires.

Perciformes

Este orden es el de mayor diversidad específica, es dominante del marino oceánico costero y también de algunos ambientes de agua dulce tropical y subtropical. La delimitación de este orden ha cambiado recientemente en base a estudios moleculares (véase www.deepfin.org). Por eso se prefiere utilizar la antigua clasificación consultada en Eschmeyer y Fong (2014). El orden Perciformes incluye a 160 familias, 1500 géneros y 9200 especies aproximadamente (Eschmeyer y Fong, 2014). En las aguas continentales de Argentina habitan las familias Percichthyidae, Sciaenidae y Cichlidae. En la subregión Austral hay formas endémicas agrupadas en las familias Perciliidae y Percichthyidae (la primera es endémica de Chile; Arratia, 1982). En tanto que en la Subregión Brasileña se encuentran las restantes familias, Sciaenidae y Cichlidae.

La familia Sciaenidae incluye alrededor de 60 especies marinas en 22 géneros reconocidos actualmente en el Atlántico (Chao, 2003) y 28 especies de agua dulce en cuatro géneros en América del Sur (Casatti, 2003). Los esciénidos son peces carnívoros asociados principalmente al fondo que se distribuyen en aguas costeras tropicales y templadas de todo el mundo. La mayoría son peces marinos que habitan aguas costeras y estuarios, pero muchas especies entran en los ríos de agua dulce y lagunas. Los cuatro géneros modernos de Sciaenidae de agua dulce (*Plagioscion*, *Pachyurus*, *Petilipinnis* y *Pachypops*) presentan una amplia distribución a lo largo de los principales sistemas fluviales de América del Sur (Casatti, 2003).

Pogonias cromis pertenece a la familia Sciaenidae, es una especie mayoritariamente marina y de distribución cosmopolita en aguas cálidas y templadas-cálidas. Esta especie puede llegar a medir 170 cm. de longitud. Se distribuye en el oeste del océano Atlántico, desde Florida a Argentina (Figura 52).

Restos de Sciaenidae se conocen de la Fm. Paraná (Mioceno Superior) (Cione y Torno, 1984). Además, Ameghino (1898) los cita para el “Belgranense” (Fm. Pascua Pleistoceno) de la localidad de La Plata, provincia de Buenos Aires. También restos de esta familia fueron hallados en la Fm. Las Escobas (Holoceno) y en unidades contemporáneas de Uruguay. Bogan y Cenizo (2008) reportan otolitos fósiles referidos a *Micropogonias furnieri* en sedimentos pleistocénicos de la localidad Centinela del Mar.

Restos fósiles del Neógeno de la Formación Solimões/Pebas asignado a *Pachypops* y *Plagioscion* (Monsch, 1998) concuerdan con la distribución de agua dulce de las especies vivas. Sin embargo, la presencia de restos de †*Plagioscion marinus* y †*P. urumacoensis*, en facies marinas de las formaciones Castillo y Urumaco, respectivamente, sugieren la proximidad al agua dulce o un cambio evolutivo del hábitat de algunas especies de *Plagioscion* (Aguilera y Rodrigues de Aguilera 2003, 2004b). Cione y Casciotta (1995) registraron Sciaenidae indeterminados en sedimentos de agua dulce del Mioceno en Salta, Argentina. Varios Sciaenidae de aguas salobres y marinas se reportan en las formaciones Castillo y Urumaco.

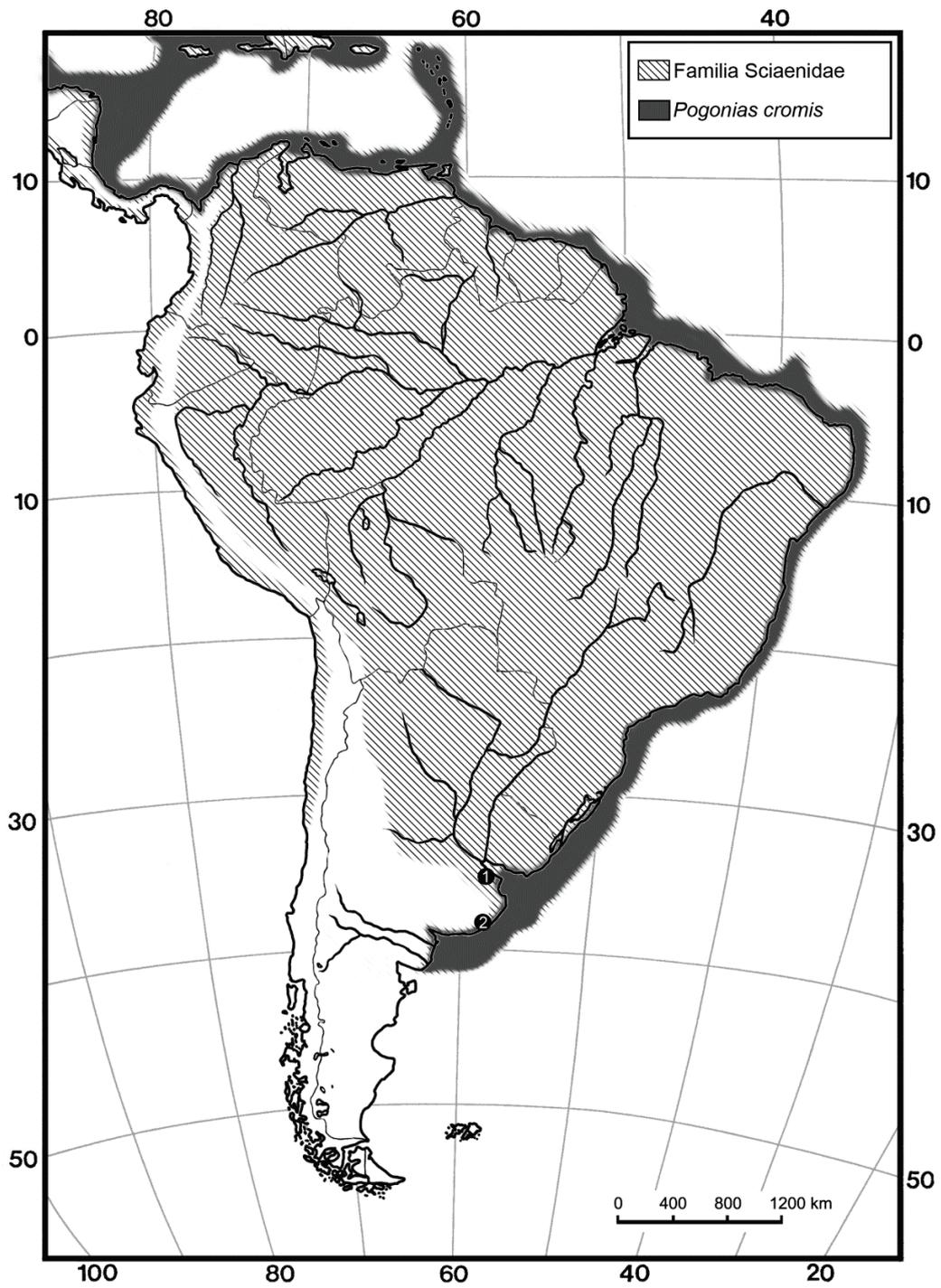


Figura 52. Distribución actual de la familia Sciaenidae y de *Pogonias cromis*. Ubicación de las localidades fosilíferas: 1) Ensenada, La Plata, provincia de Buenos Aires; 2) Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires.

La familia Percichthyidae está constituida por especies de peces de agua dulce y salobre distribuidas por Australia y América del Sur (Johnson, 1984). La familia Percichthyidae incluiría al género actual *Percichthys* y al extinto *Santosius* (Nelson, 2006).

Arratia (1982) definió a los Percichthyidae sudamericanos y no incluyó al género chileno actual *Percilia* dentro del grupo sino que la separa en otro clado, el cual actualmente vincula con el género australiano *Bostockia* (López-Arbarello, 2004b). En América del Sur, las percas del género *Percichthys* son especies nativas y endémicas de la Patagonia argentina y chilena. Para la Patagonia argentina se identificaron cuatro especies de percas sobre la base de diversos análisis morfológicos externos (Ringuelet, 1967). Sin embargo, un trabajo reciente de López-Arbarello (2004), revisa estos caracteres y discrimina sólo tres especies de percas argentinas: *Percichthys colhuapiensis*, *Percichthys leavis* y *Percichthys trucha* y una en Chile (*P. chilensis*). Recientemente estudios filogeográficos y fenotípicos realizados por Ruzzante *et al.* (2011), en distintas poblaciones de *Percichthys* en Patagonia argentina, encontraron altos niveles de variabilidad, dentro y entre poblaciones, de los caracteres morfológicos que se han utilizado anteriormente para definir especies de *Percichthys* (Ringuelet *et al.*, 1967; López-Arbarello, 2004), identificando tres grandes grupos morfológicos. Sin embargo, encontraron que las diferencias moleculares entre individuos y poblaciones son mucho más pequeñas que las necesarias para la designación de especies o subespecies. De esta manera, interpretaron que este patrón se ha producido por dos procesos muy diferentes: uno es por el cambio de los paisajes acuáticos durante el Cuaternario que pudieron mezclar las poblaciones, produciendo una estructura filogeográfica muy poco profunda al Este de los Andes, y los factores ecológicos (tal vez las diferencias de depredación y regímenes de competencia) representan las diferencias morfológicas actuales. Ellos sugieren que las poblaciones actuales de *P. trucha* en Patagonia pueden estar en alguna etapa intermedia de una radiación adaptativa.

A pesar de que el género *Percichthys* ha sido bien descrito no existen estudios de relaciones filogenéticas entre las formas locales ni de éstas con las australianas. Se ha hallado una sinapomorfia que reuniría a las formas miocenas de Chile *Percichthys lonquimayensis*, *P. sylviae* y *Percichthys* sp. (véase Rubilar, 1994; Arratia y Cione, 1996). Se desconoce aún las relaciones de estas especies con las actuales y con otras fósiles tales como la eocena *P. hondoensis* y los percíctidos identificados en el

Cretácico de Bolivia (Gayet y Meunier, 1998).

El registro de Percichthyidae fósiles en América del Sur se remontaría al Cretácico Superior de Bolivia de donde provienen especímenes referidos a los géneros *Percichthys* y posiblemente *Santosius* (Gayet, 1991; Gayet y Meunier, 1998). Para el Paleógeno han sido registrados numerosos materiales asignados a Percichthyidae, incluyendo especímenes correspondientes a *Percichthys hondoensis* proveniente de la Fm. Cañadón Hondo, Argentina (Arratia y Cione, 1996) y el género extinto *Santosius* (Arratia, 1982). También en el Mioceno existen abundantes registros que indican una gran expansión geográfica de este clado, el cual ha sido frecuentemente registrado en depósitos de Brasil, Chile y Argentina (véase Schaeffer, 1947; Arratia, 1982; Lundberg, 1998; Rubilar, 1994; Arratia y Cione, 1996). Finalmente se reportaron restos de *Plesiopercichthys dimartinoi* en sedimentos pliocenos de la Fm. Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires (véase Agnolin *et al.*, 2014).

Percichthys es un género de peces de agua dulce que habitan en aguas templado-frías del sur de América del Sur. *Percichthys trucha* es conocida vulgarmente como “trucha criolla”, se caracteriza por tener un maxilar pequeño con dientes en bandas y un opérculo espinado. Es una especie zoófaga consumiendo gran cantidad de insectos acuáticos y terrestres, así como también crustáceos. Ésta especie presenta una distribución amplia tanto en forma latitudinal como altitudinal en la Subregión Austral, incluyendo Argentina y Chile (Figura 53) (López-Arbarello, 2004; Ruzzante *et al.*, 2011).

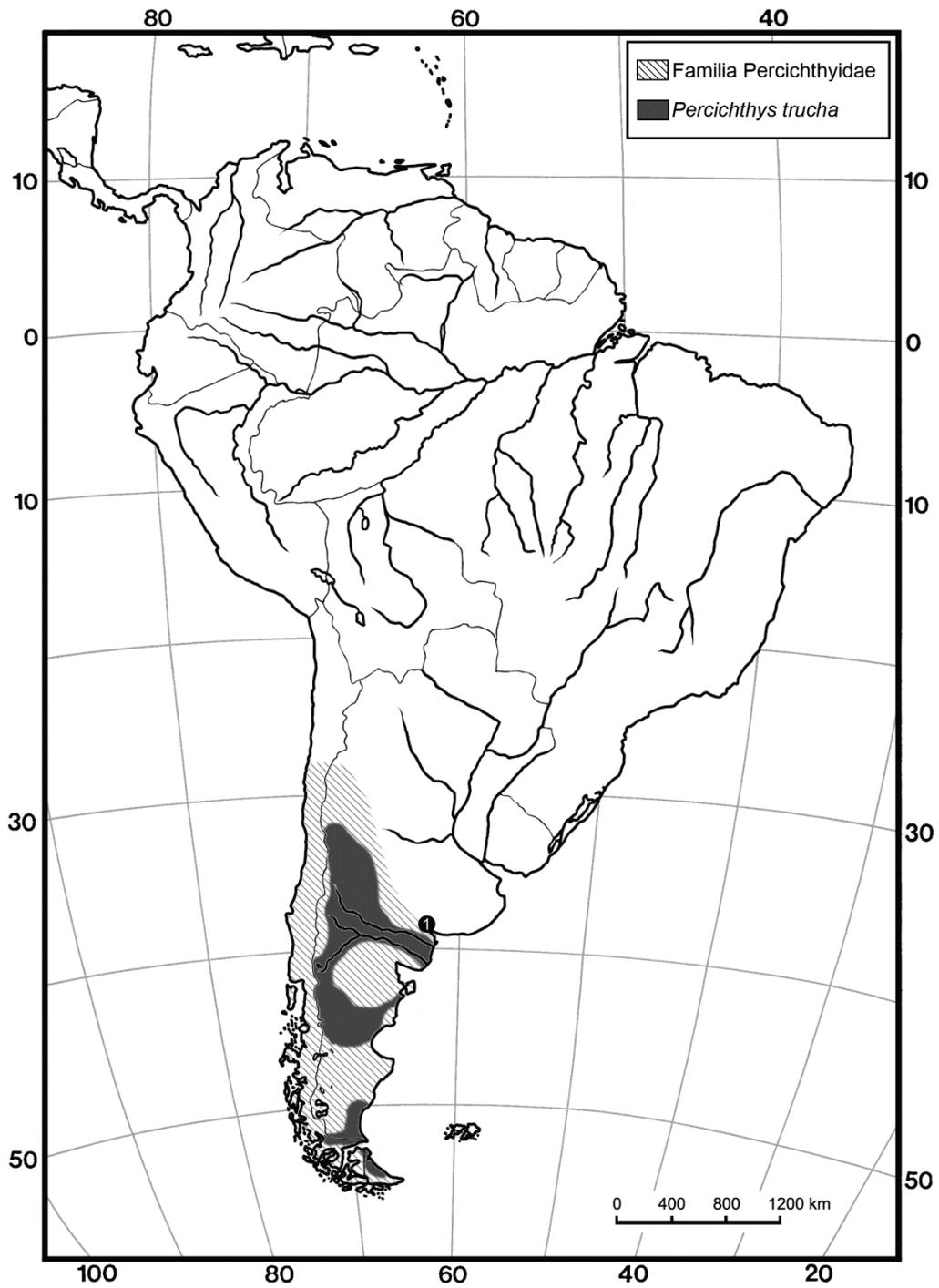


Figura 53. Distribución actual de la familia Percichthyidae y de *Percichthys trucha*. 1) Ubicación de la localidad fosilífera Bajo San José, provincia de Buenos Aires.

Capítulo 7. Discusión

En este capítulo se discute la evidencia aportada por la ictiofauna registrada en 11 localidades fosilíferas del Cuaternario de Argentina, teniendo en cuenta los aspectos biogeográficos, paleoambientales y paleoclimáticos. Además, se analiza la evolución de las cuencas de la región Pampeana de Argentina. También, se discuten los registros más antiguos de cada taxón registrado en el Cuaternario de Argentina.

Como se ha expuesto anteriormente, el Cuaternario es un período caracterizado por grandes cambios climáticos cuya incidencia en los ambientes ha sido de gran magnitud, mayor a los del Neógeno. Durante el Cuaternario se produjeron numerosas fluctuaciones climáticas, con el desarrollo de ciclos glaciales e interglaciales (Zárate *et al.*, 2002). La alternancia de niveles de loess y paleosuelos en las secuencias pleistocenas responde a los ciclos climáticos; siendo los primeros formados durante momentos glaciales y los segundos durante interglaciales (véase Bidegain *et al.*, 2007).

Geológicamente, en la región Chaco-Pampeana, hay evidencias de estos cambios climáticos-ambientales. Según Dangavs (2005) estos ciclos climáticos están representados por cinco etapas secas y otras tantas húmedas, la última de las cuales corresponde al clima húmedo actual. Las etapas secas se caracterizaron por deflación, excavación de cubetas y/o rejuvenecimiento de las más antiguas, generación de lagos salados, en tanto, en las húmedas, las cubetas se transformaron en ambientes acuáticos. Durante el Pleistoceno tardío, el tramo del río Paraná (en Argentina) estuvo dominado por un clima árido, con un depósito generalizado de loess y desintegración de las redes fluviales alrededor de las planicies (Iriondo, 1984). A partir del Holoceno tardío se produjeron nuevos episodios climáticos alternantes, dos secos y dos húmedos, siendo el último el más breve, que representa al tiempo actual (véase Dangavs, 2008).

En cuanto a la vegetación cuaternaria del noreste de Argentina, se infiere que el clima del Pleistoceno fue básicamente cálido y húmedo, pero con algunos intervalos de aridez. En esta área, los ríos y pantanos actuaban al mismo tiempo como un refugio de los bosques en galería y como un corredor enlace de la biota de las zonas tropicales del norte (Aceñolaza, 2004). Durante el Pleistoceno temprano, el registro de polen de palmeras de la cuenca del río Paraná sugieren la presencia de climas cálidos y húmedos, pero relativamente más áridos que las registradas en la misma zona durante el Mioceno tardío (Zucol *et al.*, 2004). Durante el Pleistoceno medio y tardío, fósiles de plantas

indican condiciones húmedas y secas en la cuenca del río Uruguay (Zucol *et al.*, 2004). Durante el Holoceno tardío, los registros de polen, así como evidencia geológica y paleontológica, reflejan una mayor variabilidad climática, de episodios cortos semiáridos a condiciones húmedas y cálidas (Quattrocchio *et al.*, 2008).

Los cambios ambientales cuaternarios son responsables de cambios corológicos, ampliando o contrayendo las áreas de distribución de los organismos, de las comunidades y de los biomas, asimismo tuvieron repercusión en la evolución de las biotas, pudiendo acelerar las tasas de especiación o extinción, como consecuencia de variaciones geográficas en sus distribuciones (véase Iriondo, 1984; Pascual, 1984a,b; Cronin, 1985; Ortiz-Jaureguizar, 1986; Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996).

Actualmente, la región Pampeana posee un clima templado-húmedo (establecido recientemente, véase Deschamps *et al.*, 2003; Tonni, 2006), sin embargo, el clima en esta región fue más árido que el presente durante casi todo el Pleistoceno y su fauna fue sustancialmente diferente a la actual (Tonni *et al.*, 1999b). Dos principales factores afectaron las faunas sudamericanas terrestres durante el Pleistoceno. Los primeros fueron glaciaciones, se detectaron al menos 10 ciclos glaciales que actuaron no sólo sobre la distribución y composición de la fauna, sino también en todos los cambios climático-ambientales y los cambios en el nivel del mar asociados. La segunda fue la masiva llegada de inmigrantes de América del Norte (véase Pascual, 1970; Webb, 1976, 1985, 1991, 2003; Marshall *et al.*, 1982; Pascual, 1984a, b; Marshall y Cifelli, 1990; Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990; Marshall y Sempere, 1993; Pascual *et al.*, 1996; Webb y Rancy, 1996).

7.1 Asociaciones ictiofaunísticas de las localidades fosilíferas estudiadas

La composición taxonómica intrínseca de las subregiones ha variado a través del tiempo por factores biogeográficos e históricos (Cione, 1978, 1986). Biogeográficamente, la ictiofauna Brasileña se extendía mucho más hacia el sur y hacia el oeste en tiempos miocénicos, antes de la elevación de la Cordillera de los Andes (Bardack, 1961; Ringuelet, 1975; Cione, 1978; Rubilar, 1992; Cione y Casciotta, 1995). Las causas que provocaron los cambios en la distribución de los peces están más bien relacionadas con los cambios ambientales que modificaron los factores ecológicos (temperatura y salinidad) de los ecosistemas acuáticos (Ringuelet, 1975).

La fauna Brasilica se ha definido con una configuración taxonómica similar a la actual desde por lo menos el Mioceno (Cione *et al.*, 2013). En este sentido, los peces que se registran en varias localidades miocenas (e.g., La Venta, Colombia; Fm. Urumaco, Venezuela, Fm. Paraná y Fm. Ituzaingó de Argentina) son similares a los actuales a tal punto que pueden identificarse géneros vivientes.

En la Formación Río Bermejo de la localidad de Mansilla (provincia de Formosa) se reportó un solo pez *Synbranchus marmoratus*. La Fm. Río Bermejo representa los derrames del río Bermejo producidos durante la época seca y fría del Último Máximo Glacial. La paleomastofauna exhumada (e.g., *Toxodon*, *Glyptodon*, Megatheriinae, *Scelidotherium leptcephalum*, *Hemiauchenia paradoxa*) constituye una asociación típica asignable al Pleistoceno tardío-Holoceno temprano, sugiriendo la presencia de ambientes abiertos y áridos/semiáridos (véase Zurita *et al.*, 2009, 2011).

En el sitio arqueológico “El Veinte” (provincia de Santiago del Estero) se encontraron restos de *Hoplias malabaricus*, *Prochilodus lineatus*, *Pimelodus albicans*, *Hoplosternum littorale* y restos de dorádidos indeterminados. La fauna exhumada (e.g., *Lama guanicoe*, *Ctenomys* sp., *Chaetophractus vellerosus*, *Cariama cristata*, *Chunga burmeisteri*, *Nothoprocta* sp.) corresponde en general a la de una región semiárida, con bosques y áreas abiertas de pastizales y con cuerpos de agua cercanos (Cione *et al.*, 1979), que por la asociación faunística encontrada, podría tratarse de cuerpos de aguas someras, similares a lagunas, con aguas templado-cálidas.

En el cauce del río Salado (provincia de Santa Fe) afloran sedimentos asignados al Pleistoceno tardío, donde se encontró la mayor diversidad de peces cuaternarios, específicamente de siluriformes: *Hypostomus* sp., *Pterodoras granulosus*, *Pimelodus* cf. *maculatus*, *Pimelodus* cf. *albicans*, *Parapimelodus valenciennis*, junto con el gran caraciforme migrador *Salminus brasiliensis*. Todas las especies reportadas se encuentran dentro del área de su distribución actual. Esta asociación faunística, junto a la presencia de mamíferos de hábitos semi-acuáticos (e.g., *Nechoerus* sp., *Hydrochoerus* sp.), indicaría la presencia de cuerpos de agua templados-cálidos y la presencia de sabanas arboladas (véase Vezzosi, 2010).

En sedimentos referidos al Pleistoceno tardío de la localidad de Salto (provincia de Buenos Aires) se reportaron restos de *Hypostomus* sp., *Pimelodus* cf. *albicans*, *Rhamdia quelen* y *Corydoras* sp. Junto con estos restos se han exhumado del mismo nivel una cantidad importante de mamíferos (*Hippidion* sp., *Glyptodon clavipes*, *Megatherium americanum*, *Glossotherium robustum*, *Ozotoceros* sp., *Arctotherium* sp.,

Smilodon sp., *Toxodon* sp., *Doedicurus clavicaudatus* y *Equus (Amerhippus) neogaeus*); esta fauna se interpreta como típica de ambientes áridos o semiáridos (Tonni *et al.*, 2003) con cuerpos de agua asociados, parecidos a lagunas, y una menor temperatura a la actual.

En la cuenca del río Luján, próximo de M. J. García (provincia de Buenos Aires), se hallaron restos de peces provenientes del Suelo Puesto Callejón Viejo (Holoceno temprano). Estos restos se han determinado como *Hoplias* cf. *malabaricus*, *Pimelodella* cf. *laticeps*, *Corydoras* cf. *paleatus* y otros calíctidos indeterminados. Esta asociación de peces indicaría la presencia de cuerpos de agua someros, similares a lagunas, y temperaturas templados-cálidas. Cabe destacar también que el hallazgo de estas especies no difiere del área de su distribución actual.

En sedimentos marinos de la Formación Las Escobas (Holoceno), partido de Ensenada cercana a la ciudad de La Plata (provincia de Buenos Aires), se hallaron restos de la boga *Leporinus* cf. *obtusidens* junto a restos de corvina negra *Pogonias cromis*. En este nivel también se han encontrado restos de moluscos (e.g., *Maetra isabelleana*, *Adalomedon brasiliana*), restos de una ballena fósil y peces marinos como *Galeorhinus* cf. *vitaminucus*, cf. *Carcharhinus* sp., cf. *Mylobatis* sp. y Rajiformes indet. (véase Tonni y Cione, 1984). Se cree que los restos de boga fueron arrastrados por cauces de agua dulce, como ríos o arroyos que desembocaban en el mar. *Leporinus obtusidens* habita actualmente las aguas dulces en las cercanías, mientras que *Pogonias cromis* es un pez anfibiótico y llega a aguas salobres de la zona. A base de estudios paleobiogeográficos, se ha determinado que durante la ingresión marina, las temperaturas del agua fueron más elevadas que las actuales como consecuencia de la extensión hacia el sur de la influencia de la corriente del Brasil (Aguirre, 1993).

En sedimentos referidos a la Formación Luján de Arroyo del Azul (provincia de Buenos Aires) se han hallado restos de *Pimelodella* cf. *laticeps* y *Corydoras* cf. *paleatus*. Ambas especies registradas en este sitio se encuentran dentro del área de distribución actual. Esta asociación de peces indicaría la presencia de cuerpos de agua someros, similares arroyos y temperaturas templadas-cálidas. Cabe destacar también que en esta localidad se han reportado en niveles del Holoceno tardío ejemplares de girogonites *Tolypella intricata* asociada a los ostrácodos *Cypridopsis vidua* y *Heterocypris* sp., además de gastrópodos (moluscos), estas especies prefieren aguas con cierta corriente y en el caso del ostrácodo, fondos arenosos a limosos, indicando ambientes lóticos de fondo arenoso similares a la actual (García, 1996).

En la localidad de Centinela del Mar (provincia de Buenos Aires) afloran sedimentos correspondientes al Pleistoceno medio, donde se encontraron fósiles referidos a *Odontesthes* sp., *Jenynsia* sp. y *Oligosarcus* cf. *jenynsii*. Asimismo, se han reportado otolitos fósiles correspondientes a *Micropogonias furnieri* (véase Bogan y Cenizo, 2008). La génesis de este depósito estaría vinculada a llanuras de inundación, con la presencia de cuerpos de aguas salobres lénticos permanentes (clásicas lagunas pampeanas), algunos de relativa profundidad. Esta idea es sustentada tanto por la evidencia sedimentológica como por la naturaleza tafonómica y taxonómica de la tafocenosis exhumada (Bogan *et al.*, 2006; Cenizo e Ibáñez, 2006).

En el sitio Paso Otero 4, ubicado en el margen izquierdo del río Quequén Grande (provincia de Buenos Aires), se hallaron restos de *Rhamdia quelen* y Siluriformes indeterminados. Los sedimentos portadores de origen fluvial, son referidos al Suelo Puesto Callejón Viejo (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano), en los cuales se reportaron además microrestos silíceos y asociaciones de diatomeas, que indican ambientes semiáridos con climas templados-cálidos, y fluctuaciones en la disponibilidad de agua. En términos generales, los eventos relacionados con la humedad local (estanques, pantanos, riberas de los ríos, etc.) se registran desde el Holoceno temprano (véase Gutiérrez *et al.*, 2011).

En sedimentos de origen fluvio lacustres referidos al Miembro Guerrero de la Formación Luján (Pleistoceno tardío) de la localidad de Cascada del Paleolama (provincia de Buenos Aires) se han reportado fósiles de peces correspondientes a *Corydoras* cf. *paleatus*, calíctidos indeterminados y *Rhamdia quelen*. Ambas especies son habitantes del lugar. La fauna exhumada en dicha unidad (e.g., *Anodontites trapezialis*) incluye un conjunto de indicadores de condiciones sensiblemente más cálidas que las actuales para la misma área, con la presencia de cuerpos de agua someras similares a lagunas templadas-cálidas (véase Pardiñas *et al.*, 1996).

En el cauce del río Sauce Grande en la localidad fosilífera Bajo San José, cerca de la ciudad de Bahía Blanca (provincia de Buenos Aires), afloran sedimentos correspondientes al Pleistoceno medio/tardío (Cione y López-Arbarello, 1995; Cione y Tonni, 2005). En éstos se detectó una mezcla de peces brasílicos con australes: los calíctidos *Corydoras* cf. *paleatus* y *Callichthys callichthys* y el pimelódido *Pimelodella* sp., con el percíctido *Percichthys* sp. El registro de estos peces en la localidad constituye una “asociación no análoga” (Cione y Báez, 2007).

Todos los peces fósiles reportados anteriormente se encuentran dentro de su

rango actual de distribución, salvo los especímenes asignados a *Callichthys* y *Percichthys* registradas en las capas lujanenses en la localidad Bajo San José.

7.2 Evolución de las cuencas continentales de la región Pampeana

El Área Pampeana Austral se ha caracterizado por una alternancia entre condiciones climáticas áridas y frías vs. húmedas y cálidas durante el Cuaternario e inclusive desde el Mioceno (Aguirre y Farinati, 1999; Aramayo *et al.*, 2002; Quattrocchio *et al.*, 2008; Casciotta *et al.*, 1999). Esto probablemente haya afectado el caudal de muchos de los cursos de agua, llegando incluso a extinguirse los de menor porte durante los períodos más áridos.

La red de drenaje en el Área Pampeana Austral se encuentra representada por una serie de arroyos y ríos de mediano porte, que nacen en los sistemas serranos de Ventania y Tandilia y en la Llanura Interserrana Bonaerense, presentando un diseño paralelo entre sí, en una dirección aproximadamente Norte-Sur, desembocando en el Océano Atlántico o desapareciendo de la superficie antes de alcanzar la costa (Figura 54) (Kruse *et al.*, 1996, 1997). En la actualidad no existe conexión entre éstas cuencas ni con las cuencas hídricas que limitan el área (cuencas de los ríos Salado y Colorado).

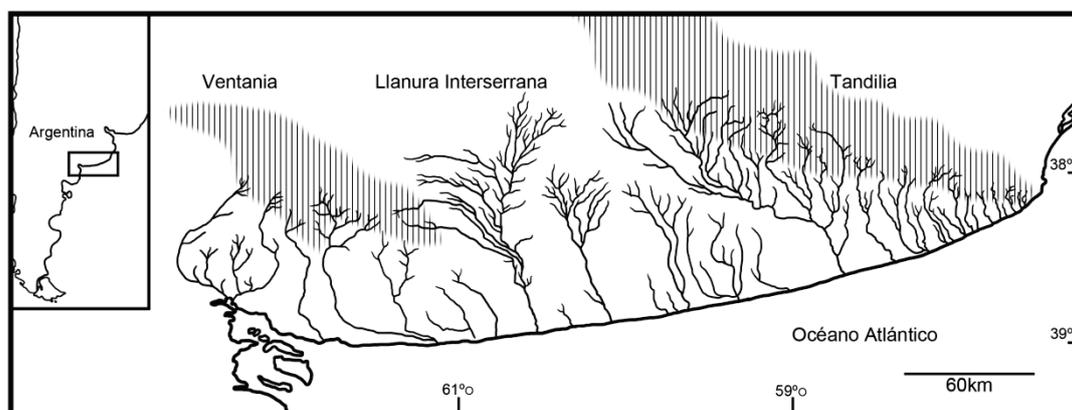


Figura 54. Área Pampeana Austral (modificado de Bruno, 2014).

Los cambios eustáticos ocurridos en el área durante el Pleistoceno tardío y el Holoceno han influenciado la morfología de los valles (Tonni y Cione, 1997). Los cauces actuales podrían haberse conectado entre sí, o haber confluído en una misma cuenca, cuando la plataforma continental era mucho más extensa que en la actualidad (Figura 55 A-H).

De acuerdo a Ponce *et al.* (2011) el descenso del mar durante el Último Máximo Glacial (22000 años cal. AP) produjo una gran expansión de la línea de costa hacia el Este, generando una amplia plataforma continental, incrementado el clima continental ya establecido en Patagonia y la región Pampeana. Esta gran expansión de la línea de costa favoreció cambios en la distribución de los ríos y la integración de la red de drenaje (Tonni y Cione, 1999a).

Quattrocchio *et al.* (1993) para el Pleistoceno tardío sugieren la presencia de ríos entrelazados, inmersos en una amplia llanura de inundación cuando el nivel del mar se hallaba por debajo de su posición actual. Además, proponen la existencia de cuerpos lagunares de baja energía y gran evaporación. De acuerdo a Zavala *et al.* (2005), durante períodos de sequía los cauces principales presentaron discontinuidad en su actividad, habiéndose establecido redes de drenaje accesorias asociadas a cuerpos de agua lacustres someros, permanentes a semipermanentes, con marcadas fluctuaciones estacionales en su extensión.

Según Aramayo *et al.* (2002) un aumento de la temperatura e incremento en las precipitaciones se registra durante la secuencia holocena (9000 años AP), elevando el nivel de los cuerpos de agua litorales, desarrollando lagunas de mediana extensión interconectadas. Entre los 6900 y 6500 años AP, comienza a definirse un ambiente mixto debido a la influencia de pulsos marinos esporádicos, generando lagunas salobres. Hacia los 6500 años AP una amplia transgresión marina ocupa el extenso frente costero. Entre los 5300 y los 4800 años AP, los bordes de esta plataforma continental holocena, cuya extensión era más amplia que los afloramientos actuales, fueron transgredidos por el mar (Quattrocchio *et al.*, 1998; Aramayo *et al.*, 2002).

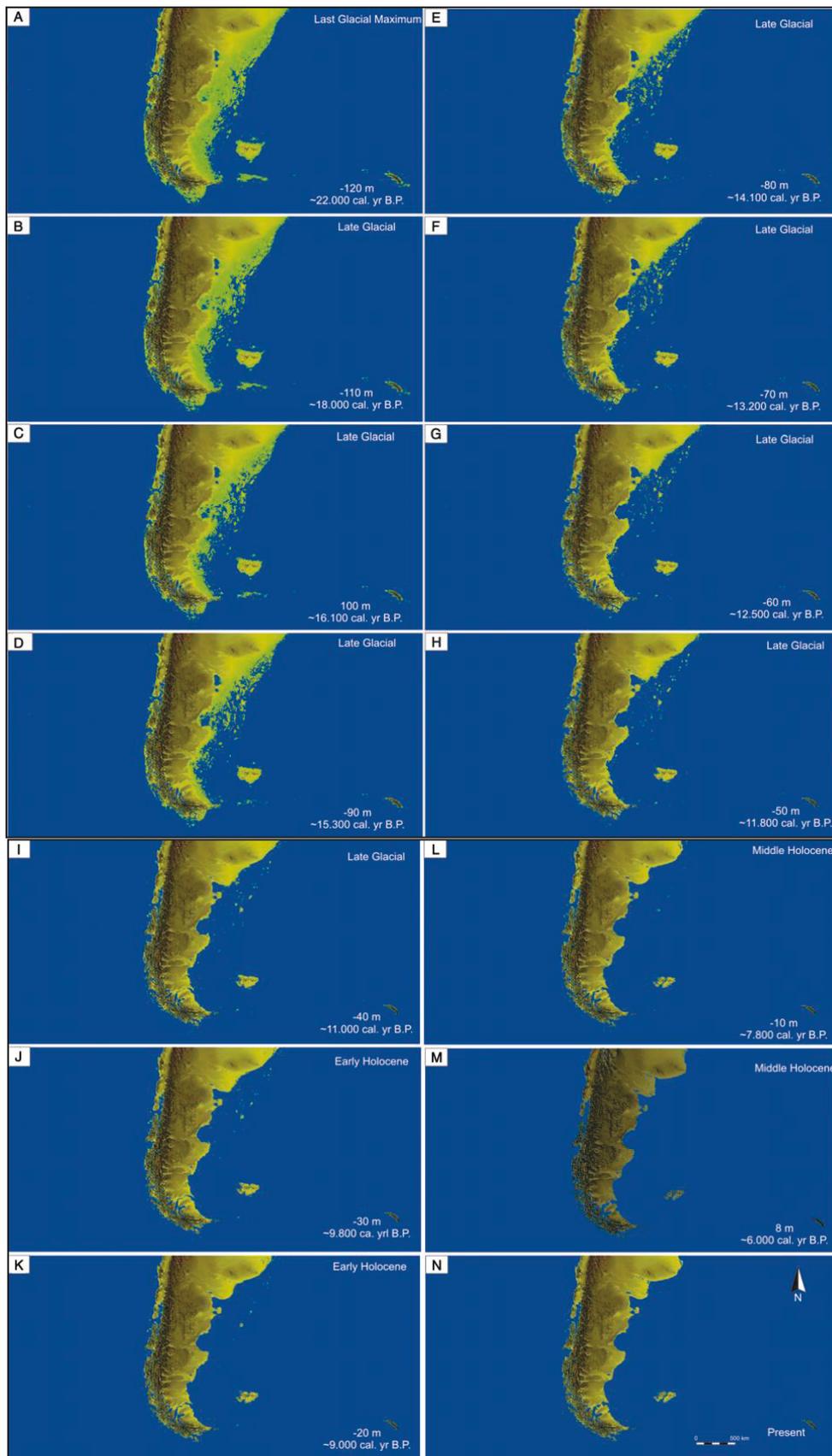


Figura 55. Modelo de evolución paleogeográfica de La Patagonia y Área Pampeana Austral desde el Último Máximo Glacial hasta el presente (tomado de Ponce *et al.*, 2011). Nótese la evolución de la plataforma continental argentina.

Se ha sugerido que el patrón hidrogeográfico de la Llanura Interserrana Bonaerense data del Pleistoceno tardío (Fidalgo *et al.*, 1991, Tonni *et al.*, 1999a). Sin embargo, algunos valles resultan ser más antiguos (e.g., valle del río Quequén Salado) (véase Pardiñas *et al.*, 1996; Pardiñas y Deschamps, 1996). Debido a la topografía similar, es probable que los cauces en el Área Pampeana Austral siguieran direcciones similares desde el Mioceno aunque las cuencas fueran diferentes (Casciotta *et al.*, 1999).

Los cambios tectónicos, geológicos y paleoclimáticos que determinaron el aislamiento actual de las cuencas, probablemente hayan influido en la distribución de la ictiofauna. Asimismo, las diferencias en las medidas químicas del agua pH, salinidad, turbidez del agua, podrían haber actuado como barreras de dispersión. Lundberg *et al.* (1998) han señalado que gran parte de la diversificación de la ictiofauna Neotropical de agua dulce tuvo lugar en las cuencas hidrográficas dinámicamente cambiantes de América del Sur durante el Cretácico tardío y el Cenozoico.

Los cauces del Área Pampeana Austral se encuentran cercanos al límite entre la subregión Brasileña y la subregión Austral dentro de la región Neotropical (Casciotta *et al.*, 1999, 2005a). Debido al cambio gradual, en sentido norte-sur, en las características ecológicas y del paisaje que se evidencian en la subregión Brasileña, la diversidad de especies en la zona es baja. El número de especies registradas no supera las 15, distribuidas en los órdenes Characiformes, Siluriformes, Cyprinodontiformes, Perciformes, Mugiliformes y Synbranchiformes.

De acuerdo con Cione y Barla (1997), y posteriormente discutido por Casciotta *et al.* (1999), la presencia de las especies brasileñas en estas cuencas puede ser explicada por las siguientes hipótesis:

- 1) Los peces estaban presentes en el área antes del Último Máximo glacial resistiendo climas poco favorables en posibles refugios ambientales, pudiendo dispersarse tal vez durante períodos de inundación.
- 2) Los peces ingresaron al área durante períodos de regresión marina, a través de cuencas que en la actualidad se encuentran sumergidas en la plataforma marina. Estas cuencas pudieron estar conectadas con otras más al norte.
- 3) Los peces ingresaron al área en períodos de inundación a través de la Llanura Interserrana Bonaerense.
- 4) Los peces se dispersaron por el medio marino.
- 5) Los peces fueron introducidos por acción humana.

Estudios filogeográficos recientes (véase Bruno *et al.*, 2013; Bruno, 2014) en poblaciones actuales de *Jenynsia multidentata*, *Corydoras paleatus* y *Cnesterodon decemmaculatus* aceptan las hipótesis de conectividad y colonización para las tres especies, y la hipótesis de refugios, para los casos de *Jenynsia multidentata* y *Corydoras paleatus* en el área Pampeana Austral de Argentina. Es decir, estas últimas especies han subsistido a las condiciones climáticas adversas en posibles refugios ambientales, sugiriendo la presencia de estos linajes en el área con anterioridad al Último Máximo Glaciar (Pleistoceno medio). Los cambios geológicos y paleoclimáticos que han afectado el Área Pampeana Austral, se consideran en este caso actores fundamentales en la distribución de la variación genética de las especies de peces que habitan el área (Bruno, 2014).

7.3 Edades mínimas de taxones vivientes

En esta sección se presentan las edades mínimas de taxones vivientes basados en los registros más antiguos de peces fósiles en América del Sur (Tabla 4).

Actualmente, se asume que los eventos históricos que ocurrieron desde el Mioceno hasta la actualidad no han influenciado demasiado en crear la gran diversidad taxonómica de los peces de agua dulce de la región Neotropical al nivel de género o de categoría superior, es decir, que la diversificación adaptativa lleva mucho tiempo y requiere una gran cantidad de espacio (véase Albert *et al.*, 2010; Lundberg *et al.*, 2010). De acuerdo con 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, se conocen al menos siete géneros de peces de agua dulce reportados del Mioceno de Argentina, Brasil, Bolivia y Chile que se extinguieron (véase Cione *et al.*, 2013).

Los peces continentales más antiguos que se registran en el Cenozoico de Argentina provienen del Paleoceno (Fm. Maíz Gordo y Fm. Mealla). Peces típicamente brasílicos como los Characiformes han sido hallados en el Eoceno de la latitud del Golfo de San Jorge (Cione, 1986) y Siluriformes loricáridos en el Mioceno de Península de Valdés (Cione *et al.*, 2005). Estos hallazgos demuestran que la ictiofauna tropical se distribuyó por Patagonia, al menos hasta el Mioceno tardío, sugiriendo que las cuencas en las que vivieron los peces debieron haber estado conectadas, al menos, en algunos momentos con cuencas norteañas.

El registro fósil de la familia Synbranchidae es escaso, hasta el momento sólo se conocen fósiles asignados a *Synbranchus marmoratus* para el Holoceno de Argentina.

Con respecto a los Cyprinodontiformes se conocen fósiles del Cretácico Superior de Bolivia (Gayet, 1991), y del Eoceno (Fm. Lumbreira) de Argentina. Además restos asignados a Poeciliidae indet. se conocen del Mioceno (Fm. San José y Río Salí) de Catamarca, Salta y Tucumán (Faveri, 1978; Arratia y Cione, 1996). Asimismo, el registro más antiguo de la familia Anablepidae (e.g., *Carrionellus diumortus*) proviene del Mioceno de Ecuador (Costa, 1998). En Argentina, restos de *Jenynsia* sp. se registraron en niveles pleistocénicos (Piso/Edad Bonaerense) de la provincia de Buenos Aires (véase Bogan *et al.*, 2009b), constituyendo el registro más antiguo del género.

El registro de pejerreyes sudamericanos más antiguos se restringe a tres localidades de edad miocena: Puerto Galván en Argentina (Bocchino, 1971) y Cerro La Mina y El Tallón en Chile (Rubilar, 1994). El registro más antiguo referido al género *Odontesthes* ha sido reportado para el Mioceno temprano de la Formación Ñirihuau, noroeste de Patagonia (véase Dyer, 1998).

El registro más antiguo de la familia Percichthyidae en América del Sur se remontaría al Cretácico Superior de Bolivia se reconocieron especímenes referidos a los géneros *Percichthys* y posiblemente *Santosius* (Gayet, 1991; Gayet y Meunier, 1998). Además, para el Paleógeno se reportan numerosos materiales asignados a Percichthyidae, incluyendo *Percichthys hondoensis* proveniente de la Fm. Cañadón Hondo, Argentina (Arratia y Cione, 1996). Restos de *Santosius antiquus* son reportados en el Oligoceno de Tremembé, Brasil (véase Arratia, 1982). También en el Mioceno existen abundantes registros que indican una gran expansión geográfica de este clado, el cual ha sido frecuentemente registrado en depósitos de Chile (Fm. Cura Mallín) y Argentina (Fm. Ñirihuau, Fm. Collón Curá) (véase Schaeffer, 1947; Arratia, 1982; Lundberg, 1998; Rubilar, 1994; Arratia y Cione, 1996). Finalmente se reportaron restos de *Plesiopercichthys dimartinoi* en sedimentos pliocenos de la Fm. Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires (véase Agnolin *et al.*, 2014).

Los fósiles más antiguos referidos a Sciaenidae indeterminados provienen del Mioceno de Salta (Cione y Casciotta, 1995). Asimismo, restos fósiles de esta familia (e.g., *Ctenosciaena* aff. *gracilicirrhus*; *Cynoscion* aff. *jamaicensis*; *Equetus*, *E. davidandrewi*; *Larimus* sp. y *L. gatunensis*; *Micropogonias coatesi*; *Nebris* aff. *occidentalis*; *Pachypops fourcroyi*; *Paralonchurus schwarzhansi*, *P. trinidadensis*, *Plagioscion* sp., *P. marinus*, *P. urumacoensis*; *Ophioscion lundbergi*; *Umbrina* sp.)

fueron reportados para el Mioceno de la Fm. Solimões/Pebas y en facies marinas de las formaciones Castillo y Urumaco, Venezuela (véase Monsch, 1998), y en la Fm. Paraná (e.g., *Pogonias cromis*) (véase Cione y Torno, 1984). Por su parte, el género *Micropogonias* se reporta del Mioceno de la Fm. Urumaco, Venezuela y *M. furnieri* en el Pleistoceno medio de la localidad Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires (véase Bogan y Cenizo, 2008).

El registro fósil de los caraciformes es extremadamente pobre en comparación con la riqueza específica actual (Malabarba y Malabarba, 2010). Los primeros caraciformes sudamericanos son conocidos del Cretácico Superior de Bolivia (Fm. El Molino), donde aparecen por primera vez las familias vivientes Characidae (e.g., Tetragonopterinae) y Erythrinidae (e.g., cf. *Hoplias*). También se registran en el Paleoceno temprano de Bolivia, Brasil y Perú (véase Gayet, 1982, 1991; Gayet y Brito, 1989; Gayet y Meunier, 1998; Gayet *et al.*, 2003); en el Eoceno del Golfo de San Jorge en Patagonia Argentina (Cione, 1986).

Restos de la familia Characidae se conocen desde el Cretácico Superior de Bolivia, en el Oligoceno de Brasil (véase Malabarba 1998b) y en el Mioceno de Colombia, Ecuador y Chile (véase Lundberg, 1997; Monsch, 1998; Rubilar, 1994). Los fósiles más antiguos del género *Oligosarcus* se reportan del Pleistoceno medio en la provincia de Buenos Aires (véase Bogan y de los Reyes, 2009). Un mayor estudio aquí realizado permite asignarlo tentativamente a *Oligosarcus jenynsii*.

Representantes del género *Hoplias* han sido registrados desde el Cretácico Superior de Bolivia y también en el Mioceno de Ecuador, Colombia, Perú y Brasil (véase Gayet, 1982; Roberts, 1975; Lundberg, 1997, 1998; Monsch, 1998; Gayet *et al.*, 2003). Para el Holoceno de Argentina se reportaron restos referidos a *Hoplias* cf. *malabaricus* en sitios arqueológicos de la provincia de Santiago del Estero y en la provincia de Buenos Aires.

Fósiles atribuidos al género *Leporinus* se encuentran frecuentemente en el Neógeno de la Amazonia y en las regiones adyacentes, incluyendo depósitos terciarios de La Cuenca en el Sur de Ecuador (Roberts, 1975), en Fm. La Venta, Colombia (Lundberg, 1997) y en la Fm. Solimões/Pebas (Monsch, 1998). En la Fm. Ituzaingó en Argentina se ha reportado *Leporinus scalabrinni* (véase Bogan *et al.*, 2012b). Asimismo, en el Holoceno medio de la provincia de Buenos Aires, se registran restos de *Leporinus* cf. *obtusidens*.

Con respecto a la familia Bryconidae, la edad mínima de género *Salminus* es

Mioceno medio con el descubrimiento de *S. noriegai* en sedimentos de 9 Ma aproximadamente (véase Cione y Azpelicueta, 2013). Restos de *Salminus brasiliensis* se reportaron para el Pleistoceno tardío de la provincia de Santa Fe.

El registro fósil de la familia Prochilodontidae es escaso, hasta el momento sólo se conocen restos asignados a *Prochilodus lineatus* para un sitio arqueológico de la provincia de Santiago del Estero (véase Cione *et al.*, 1979).

Los registros más antiguos de la familia Callichthyidae se conocen del Paleoceno tardío de la Fm. Maíz Gordo donde se reportó la especie fósil *Corydoras revelatus* (véase Arratia y Cione, 1996). Además se reportaron fósiles de Callichthyidae indeterminados en el Mioceno de Argentina y Perú (véase Reis, 1998; Frailey, 1986). Fósiles asignados a *Corydoras cf. paleatus* y *Callichthys callichthys* se registran en el Pleistoceno tardío (Piso/Edad Lujanense) en la provincia de Buenos Aires. Por su parte, fósiles asignados al género *Hoplosternum* se conocen desde el Mioceno, en las faunas de La Venta, Colombia, Fm. Río Acre y Fm. Solimões, Brasil (véase Lundberg, 1997; Reis, 1998; Malabarba *et al.*, 1998; Monsch, 1998). Para el Cuaternario de Argentina se reportaron restos asignados a *Hoplosternum littorale* en un sitio arqueológico de la provincia de Santiago del Estero.

Los fósiles de loricáridos más antiguos se conocen del Eoceno-Oligoceno de la Fm. Tremembé en Brasil (véase Malabarba, 1988; Malabarba y Lundberg, 2007). Entre los loricáridos del Neógeno, Lundberg (1997) ha identificado a *cf. Acanthicus* y *cf. Hypostomus sp.* en sedimentos miocenos del grupo La Venta en Colombia, *Acanthicus* en la Fm. Urumaco, Venezuela (Lundberg *et al.*, 2010). Asimismo, fósiles referidos a Loricariidae indeterminados son conocidos en sedimentos miocenos de Amazonas (Colombia, Perú y Brasil) (véase Monsch, 1998), y la Fm. Ituzaingó y Fm. Puerto Madryn de Argentina (véase Cione *et al.*, 2005b).

Para la familia Pimelodidae, se conocen fósiles referidos al género *Pimelodus* en el Paleógeno de Tiupampa (véase Lundberg *et al.*, 2010). Fósiles asignados a *Steindachneridion iheringi* y *S. silvasantosi* se reportaron en el Oligoceno tardío-Mioceno temprano de Taubaté, Brasil (véase Santos, 1973; Malabarba y Lundberg, 2007). Restos de *Phractocephalus sp.*, *P. acreonatus* y *P. nassi* son conocidos para el Mioceno de Venezuela y Colombia (véase Lundberg *et al.*, 2010). El género *Platysilurus* fue registrado en la Fm. Urumaco (Venezuela), mientras que el género *Zungaro* se registra en la fauna de río Acre (véase Lundberg *et al.*, 2010). Asimismo, restos asignados al género *Brachyplatystoma promagdalenae*, *B. cf. vaillanti* y

Pimelodus se registran en el Mioceno medio de La Venta, Colombia (véase Lundberg *et al.*, 2010) y sólo representantes del género *Pimelodus* desde el Mioceno de Argentina (véase Cione, 1986). Fósiles asignados a cf. *Pimelodus albicans* se registran en el Pleistoceno Superior de la provincia de Buenos Aires (véase Bogan *et al.*, 2010). Por otra parte, en el presente estudio se reportan por primera vez restos de *Pimelodus* cf. *maculatus*, *Pimelodus* cf. *albicans* y *Parapimelodus valenciennis* para el Pleistoceno tardío de la provincia de Santa Fe.

De acuerdo a Lundberg (1998) el registro fósil más antiguo de la familia Doradidae provienen de sedimentos miocenos de la Fm. Urumaco, Venezuela (véase Sabaj *et al.*, 2007), del río Acre, Perú, de La Venta, Colombia (véase Lundberg *et al.*, 2010) y de la Fm. Ituzaingó, Argentina (véase Arratia y Cione, 1996; Cione *et al.*, 2000; Gayet y Meunier, 2003). Además, restos referidos a *Pterodoras granulatus* se reportaron para el Pleistoceno tardío de la provincia de Santa Fe.

La familia Heptapteridae se registran desde el Pleistoceno tardío en la provincia de Buenos Aires, por escasos fósiles referidos a *Rhamdia quelen* y *Pimelodella* cf. *laticeps*.

Tabla 4. Edades mínimas de taxones vivientes.

FAMILIA	CRETACICO SUPERIOR	PALEOCENO	EOCENO	OLIGOCENO	MIOCENO	PLIOCENO	PLEISTOCENO	HOLOCENO
Synbranchidae								<i>Synbranchus marmoratus</i> (Fm. Río Bermejo)
Anablepidae					<i>Carrionellus diumortus</i> (Ecuador)		<i>Jenynsia</i> sp. (Centinela del Mar)	
Atherinopsidae					<i>Odontesthes</i> sp. (Fm. Ñirihuau)		<i>Odontesthes</i> sp. (Centinela del Mar)	
Percichthyidae	<i>Percichthys</i> sp. y cf. <i>Santosius</i> sp. (Bolivia)		<i>Percichthys hondoensis</i> (Fm. Cañadón Hondo)	<i>Santosius antiquus</i> (Brasil)	<i>Percichthys</i> sp. (Fm. Ñirihuau, Fm. Collón Curá) <i>Percichthys</i> sp., <i>P. lonquimayiensis</i> , <i>P. sandovali</i> , <i>P. sylviae</i> y <i>Santosius</i> sp. (Chile)	<i>Plesiopercichthys dimartinoi</i> (Fm. Monte Hermoso)	<i>Percichthys</i> sp. (Bajo San José)	
Sciaenidae					<i>Pogonias cromis</i> (Fm. Paraná) Scianidae indet. (Fm. Anta) Perciformes indet. (Fm. Puerto Madryn) <i>Ctenosciaena</i> aff. <i>gracilicirrhus</i> ;		<i>Micropogonias furnieri</i> (Centinela del Mar)	<i>Pogonias cromis</i> (Fm. Las Escobas)

continuación

					<p><i>Equetus davidandrewi</i>; <i>Pachypops fourcroyi</i>; <i>Plagioscion</i> sp.; <i>Paralonchurus schwarzhansi</i>, <i>P. trinidadensis</i> y <i>Umbrina</i> sp. (Colombia, Perú, Brasil)</p> <p><i>Cynoscion</i> sp. y <i>C. aff. jamaicensis</i>; <i>Equetus</i> sp.; <i>Lacrimus</i> sp. y <i>L. gatunensis</i>; <i>Micropogonias coatesi</i>; <i>Nebris</i> aff. <i>occidentalis</i>; <i>Plagioscion. marinus</i> y <i>urumacoensis</i>; <i>Ophioscion lundbergi</i> (Venezuela)</p>			
Characidae	Tetragonopterinae (Bolivia)			<i>Megacheiroidon</i> (Brasil)	<p>Tetragonopterinae (Colombia, Ecuador)</p> <p>Characidae indet. (Chile)</p>		<i>Oligosarcus jenynsii</i> (Centinela del Mar)	
Erythrinidae	cf. <i>Hoplias</i> (Bolivia)				<p><i>Paleohoplias assisbrasiliensis</i> (Brasil)</p> <p><i>Hoplias</i> sp. (Ecuador, Colombia,</p>			<i>Hoplias</i> cf. <i>malabaricus</i> (río Luján y El Veinte)

continuación

					Perú, Brasil)			
Bryconidae					<i>Salminus noriegai</i> (Fm. Ituzaingó)		<i>Salminus brasiliensis</i> (río Salado, Santa Fe)	
Anostomidae					<i>Leporinus</i> sp. (Ecuador y Colombia) <i>Leporinus scalabrinni</i> (Fm. Ituzaingó, Argentina)			<i>Leporinus</i> cf. <i>obtusidens</i> (Fm. Las Escobas)
Prochilodontidae								<i>Prochilodus lineatus</i> (El Veinte)
Callichthyidae		<i>Corydoras revelatus</i> (Fm. Maiz Gordo)			Callichthyidae indet. (Fm. Ituzaingó) y en Perú <i>Hoplosternum</i> sp. (Colombia y Brasil)		<i>Corydoras</i> cf. <i>paleatus</i> (Fm. Luján, Cascada Paleolama) <i>Corydoras</i> sp. (río Salto, Bajo San José) <i>Callichthys callichthys</i> . (Bajo San José)	<i>Corydoras</i> cf. <i>paleatus</i> (río Luján) <i>Hoplosternum littorale</i> (El Veinte)
Loricariidae				Loricariidae indet. y <i>Taubateia paraiba</i> (Brasil)	<i>Hypostomus</i> sp. (Fm. Ituzaingó) y La Venta (Colombia) <i>Acanthicus</i> sp. (Colombia,		<i>Hypostomus</i> sp. (río Salto y Santa Fe)	

continuación

					Venezuela) Loricariidae indet. (Fm. Puerto Madryn, Fm. Ituzaingó) y Colombia, Perú, Brasil			
Doradidae					Doradidae indet. Fm. Ituzaingó (Argentina) también en Venezuela, Perú y Colombia <i>Oxydoras cf. niger</i> (Perú) <i>Doraops cf.</i> <i>zuloagai</i> , <i>Doras</i> <i>dionae</i> , <i>Rhinodoras</i> <i>cf. thomersoni</i> (Venezuela)		<i>Pterodoras</i> <i>granulosus</i> (río Salado, Santa Fe)	Doradidae indet. (El Veinte)
Pimelodidae				<i>Steindachneridion</i> <i>iheringi</i> y <i>S.</i> <i>silvasantosi</i> (Brasil)	<i>Pimelodus</i> sp. Fm. Puerto Madryn y Fm. Ituzaingó (Argentina) y La Venta (Colombia) <i>Phractocephalus</i> <i>acreonatus</i> , <i>P. nassi</i> y <i>P. sp.</i> (Colombia Venezuela) <i>Brachyplatystoma</i> <i>promagdalena</i> y <i>B.</i> <i>cf. vaillanti</i>	<i>Pimelodus</i> sp. (Fm. Monte Hermoso)	<i>cf. Pimelodus</i> <i>albicans</i> (río Salto y río Salado) <i>Pimelodus cf.</i> <i>maculatus</i> , <i>Parapimelodus</i> <i>valenciennis</i> (río Salado, Santa Fe)	<i>Pimelodus</i> <i>albicans</i> (El Veinte)

continuación

					(Colombia) <i>Platysilurus</i> sp. (Venezuela) <i>Zungaro</i> sp. (Brasil)			
Heptapteridae							<i>Rhamdia quelen</i> (río Salto, Cascada del Paleolama, Paso Otero) <i>Pimelodella</i> cf. <i>laticeps</i> (Fm. Luján y Bajo San José)	<i>Pimelodella</i> cf. <i>laticeps</i> (río Luján)

Capítulo 8. Conclusiones

8.1 Sistemáticas

A través del trabajo de Tesis Doctoral se profundizó el conocimiento de la ictiofauna continental del Cuaternario para la región Chaco-Pampeana, noreste de Argentina.

El registro está integrado por materiales desarticulados de teleósteos. La mayoría de ellos son peces correspondientes al orden Siluriformes y, en menor medida, Characiformes, siendo escasos los restos referidos a Atheriniformes, Synbranchiformes, Cyprinodontiformes y Perciformes. Debido a causas tafonómicas, los Siluriformes están mejor representados, ya que estos peces poseen huesos muy robustos, fácilmente preservables.

Los taxones con representación fósil en el Cuaternario de Argentina son los siguientes:

Orden Atheriniformes Rosen, 1964

Familia Atherinopsidae Fowler, 1903

Odontesthes sp. Evermann & Kendall, 1906

Orden Cyprinodontiformes Berg, 1940

Familia Anablepidae Bonaparte, 1831

Jenynsia sp. Günther, 1866

Orden Characiformes Regan, 1911

Familia Characidae Eigenmann, 1910

Oligosarcus cf. *jenynsii* (Günther, 1864)

Familia Bryconidae Müller & Troschel, 1844

Salminus brasiliensis (Cuvier, 1816)

Familia Erythrinidae

Hoplias cf. *malabaricus* (Bloch, 1794)

Familia Prochilodontidae

Prochilodus lineatus (Valenciennes, 1837)

Familia Anostomidae Günther, 1864

Leporinus cf. *obtusidens* (Valenciennes, 1837)

Orden Siluriformes Grande, 1987

Familia Pimelodidae Lundberg & Littmann, 2003

Pimelodus cf. *maculatus* Lacépède, 1803

Pimelodus cf. *albicans* (Valenciennes, 1840)

Parapimelodus valenciennis (Lütken, 1874)

Familia Heptapteridae Gill, 1861

Rhamdia quelen (Quoy & Gaimard, 1824)

Pimelodella cf. *laticeps* Eigenmann, 1917

Familia Callichthyidae Bonaparte, 1838

Corydoras cf. *paleatus* (Jenyns, 1842)

Hoplosternum littorale (Hancock, 1828)

Callichthys callichthys (Linnaeus, 1758)

Familia Loricariidae Rafinesque, 1815

Hypostomus sp. Lacépède, 1803

Familia Doradidae Bleeker, 1858

Pterodoras granulatus (Valenciennes, 1821)

Orden Synbranchiformes *sensu* Gosline, 1983

Familia Synbranchidae Swainson, 1838

Synbranchus marmoratus Bloch, 1795

Orden Perciformes Jordan, 1923

Familia Percichthyidae Jordan & Eigenmann, 1890

Percichthys sp. Girard, 1854

Familia Sciaenidae Owen, 1846

Micropogonias furnieri (Desmarest, 1823)

Pogonias cromis (Linnaeus, 1766)

Se destacan los primeros registros de taxones detallados a continuación:

-*Synbranchus marmoratus* (Fm. Río Bermejo, Holoceno) de la provincia de Formosa.

-*Leporinus* cf. *obtusidens* (Fm. Las Escobas, Holoceno medio) en la provincia de Buenos Aires; *Hoplosternum littorale*, *Pimelodus albicans* (Holoceno) en la provincia de Santiago del Estero.

-*Salminus brasiliensis*, *Pterodoras granulatus*, *Hypostomus* sp., *Pimelodus* cf. *maculatus*, *Pimelodus* cf. *albicans* y *Parapimelodus valenciennis* (Pleistoceno tardío) de

la provincia de Santa Fe.

-*Oligosarcus* cf. *jenynsii* (Piso/Edad Bonaerense) de la localidad de Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires.

-*Rhamdia* *quelen* (Piso/Edad Lujanense y Holoceno) de la provincia de Buenos Aires.

-*Corydoras* cf. *paleatus* (Piso/Edad Lujanense) de la provincia de Buenos Aires.

-*Pimelodella* cf. *laticeps* (Holoceno) de la provincia de Buenos Aires.

La fauna Brasileña se ha definido con una configuración taxonómica similar a la actual desde, por lo menos, el Mioceno. En este sentido, todos los registros de peces fósiles del Cuaternario de la región Chaco-Pampeana corresponden a los mismos taxones que en la actualidad, pudiendo identificarse especies vivientes. Además, se establecieron las edades mínimas absolutas para los siguientes géneros: *Jenynsia* y *Oligosarcus* con una antigüedad referida al Pleistoceno medio; y *Pterodoras*, *Parapimelodus*, *Rhamdia*, *Pimelodella* y *Callichthys* con una antigüedad referida al Pleistoceno tardío. Se valida la hipótesis referida a que los cambios climático-ambientales del fin de Cenozoico no produjeron eventos cladogenéticos, ya que los eventos cladogenéticos preceden a los grandes eventos climáticos del Cuaternario.

8.2 Biogeográficas, Paleoclimáticas y Paleoambientales

Durante los períodos glaciales e interglaciales los cuerpos de agua continentales se vieron ampliamente afectados, alterando su cauce en los casos más extremos. Estos cambios, sumado a las fluctuaciones climáticas tuvieron una gran influencia sobre la persistencia y la distribución de las especies de peces.

La mayoría de los taxones registrados se encuentran dentro del área de distribución actual, excepto por la presencia de *Callichthys callichthys* más al sur y *Percichthys* sp. más al norte. La hipótesis referida a las modificaciones en la distribución de los peces ocasionados por cambios climático-ambientales del fin de Cenozoico fue confirmada debido a la información aportada por la composición de especies en la localidad fosilífera Bajo San José, Buenos Aires.

Este caso constituye una asociación no análoga, es decir, la ocurrencia

simultánea de las especies en el pasado que actualmente están geográficamente aisladas. Esto pudo deberse a que las cuencas del sureste de la provincia de Buenos Aires estaban conectadas entre sí y actualmente se encuentran aisladas presentando un diseño paralelo. De esta manera, se confirma la hipótesis planteada sobre la existencia de este tipo de asociaciones desarrolladas en otros ambientes durante el Cuaternario.

Acorde a lo evidenciado en el registro fósil, se concluye que el clima constituiría un factor determinante en la distribución de los peces, infiriendo de esta manera, que algunas especies pudieron migrar hacia otras latitudes durante las épocas interglaciales, en las cuales las condiciones climáticas-ambientales eran cálidas y húmedas, y en épocas donde las cuencas del sureste de la provincia de Buenos Aires se encontraban conectadas. Asimismo, se infiere que los peces pudieron resistir a las condiciones más adversas durante los períodos glaciales en refugios ambientales dentro de las cuencas.

Además, se refuta la hipótesis referida a las posibles extinciones de peces que pudieron haber provocado las grandes fluctuaciones climático-ambientales de finales del Cenozoico, debido a que hasta el momento, la totalidad de los fósiles registrados corresponden a taxones vivientes en la actualidad.

8.3 *Morfológicas y taxonómicas*

La presencia de espinas dorsal y pectoral es una de las sinapomorfias de los Siluriformes. Numerosos bagres fósiles sólo se conocen por sus espinas, sin embargo, las descripciones e ilustraciones de espinas fósiles y actuales de siluriformes aún es escasa.

Es por ello que en la presente Tesis se estudiaron ejemplares de siluriformes actuales con representación en el Cuaternario de Argentina, describiendo e ilustrando detalladamente la morfología de los diferentes elementos óseos (e.g., cinturas pectorales y espinas pectorales y dorsales). De esta manera, se concluye que estas estructuras presentan diferentes patrones de ornamentación que varían notoriamente entre géneros y especies, aportando así nuevos datos para la identificación de diferentes taxones de Siluriformes.

Por lo anteriormente expuesto, se valida la hipótesis referida a significación taxonómica que se deduce de los patrones de ornamentación que presentan las espinas de aletas en los Siluriformes, y que son de gran importancia para la interpretación sistemática de éste grupo así como también para la comprensión de su biología.

8.4 Cronológicas

Usualmente los peces de agua dulce no tienen utilidad como indicadores estratigráficos y geocronológicos. En la presente Tesis se efectuaron precisiones bioestratigráficas y cronoestratigráficas de los peces del Cuaternario de Argentina. La mayor parte de los restos provienen del Piso/Edad Lujanense, y en menor medida del Holoceno y por último del Piso/Edad Bonaerense (Tabla 5).

Tabla 5. Distribución cronoestratigráfica de los taxones ícticos del Cuaternario de Argentina estudiados en el presente trabajo de Tesis.

ESPECIES	BONAERENSE (0,78Ma.-0,13Ma.)	LUJANENSE (0,13Ma.-8.500AP)	HOLOCENO TARDÍO- RECIENTE
<i>Synbranchus marmoratus</i>			Fm. Río Bermejo
<i>Hoplosternum littorale</i>			El Veinte
<i>Prochilodus lineatus</i>			El Veinte
<i>Hoplias</i> cf. <i>malabaricus</i>			El Veinte; Río Luján en M. J. García
<i>Pimelodus albicans</i>			El Veinte
<i>Pimelodus</i> cf. <i>albicans</i>		Salto; Río Salado	
<i>Pimelodus</i> cf. <i>maculatus</i>		Río Salado	
<i>Parapimelodus valenciennis</i>		Río Salado	
<i>Pterodoras granulosus</i>		Río Salado	
<i>Salminus brasiliensis</i>		Río Salado	
<i>Hypostomus</i> sp.		Río Salado; Salto	
<i>Rhamdia quelen</i>		Salto; Paso Otero; Cascada del Paleolama	
<i>Pimelodella</i> cf. <i>laticeps</i>		Estancia La Moderna (Fm. Luján, MG); Bajo San José	Río Luján en M. J. García

<i>Callichthys callichthys</i>		Bajo San José	
<i>Corydoras cf. paleatus</i>		Estancia La Moderna (Fm. Luján, MG); Cascada del Paleolama	Río Luján en M. J. García
<i>Corydoras</i> sp.		Salto; Bajo San José	
<i>Leporinus cf. obtusidens</i>			Fm. Las Escobas
<i>Pogonias cromis</i>			Fm. Las Escobas
<i>Odontesthes</i> sp.	Centinela del Mar		
<i>Jenynsia</i> sp.	Centinela del Mar		
<i>Oligosarcus cf. jenynsii</i>	Centinela del Mar		
<i>Micropogonias furnieri</i>	Centinela del Mar		
<i>Percichthys</i> sp.		Bajo San José	

Futuras líneas de investigación

A partir de estos análisis es posible encarar varias líneas de investigación. Para avanzar en la comprensión de la paleobiogeografía de los peces con representación actual es necesario contar con nuevos materiales que tengan un buen control estratigráfico. Es necesario precisar la procedencia geográfica y estratigráfica para poder realizar un estudio más detallado de estos peces.

Ampliar las comparaciones osteológicas a peces de áreas limítrofes de la región Chaco-Pampeana. Comparar las asociaciones marinas y continentales cenozoicas portadoras de peces fósiles de Argentina con aquellas de otras latitudes de América del Sur.

Sería interesante realizar estudios morfo-funcionales en distintos grupos de taxones actuales; para hacer un avance en el campo de la morfología funcional aplicada en peces actuales y fósiles, si bien el material con que se cuenta no es abundante, considero que una primera aproximación puede realizarse en cuestiones relacionadas con las ornamentaciones y su funcionalidad.

Profundizar las investigaciones acerca de la relación entre la morfología esquelética y la resistencia a los procesos tafonómicos incluyendo un análisis de densidad mineral ósea, además de trabajos *in situ*.

Integrar los resultados obtenidos con aquellos de otras fuentes a fin de enunciar hipótesis biogeográficas y evolutivas más abarcativas, de carácter macro-regional.

Referencias

- Abell, R.; Thieme, M. L.; Revenga, C.; Bryer, M.; Kottelat, M.; Bogutskaya, N.; Coad, B.; Mandrak, N.; Contreras Balderas, S.; Bussing, W.; Stiassny, M. L. J.; Skelton, P.; Allen, G. R.; Unmack, P.; Naseka, A.; Sindorf, R. N.; Robertson, J.; Armijo, E.; Higgins, J. V.; Heibel, T. J.; Wikramanayake, E.; Olson, D.; López, H. L.; Reis, R. E.; Lundberg, J. G.; Sabaj Pérez, M. H. & Petry, P. 2008.** Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58 (5): 403-414.
- Aceñolaza, F. 2004.** Paleobiogeografía de la región Mesopotámica. INSUGEO, *Miscelánea* 12: 25-30.
- Adriaens, D y Verraes, W. 1997a.** The ontogeny of the chondrocranium in *Clarias gariepinus*: trends in siluroids. *J Fish Biol* 50:1221-1257.
- Adriaens, D. y Verraes, W. 1997b.** Some consequences of transformations in siluriform chondrocrania: a case study of *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) (Siluriformes: Clariidae). *Neth J Zool* 47:349-363.
- Adriaens, D. y Verraes, W. 1998.** Ontogeny of the osteocranium in the African catfish, *Clarias gariepinus* Burchell (1822) (Siluriformes: Clariidae): ossification sequence as a response to functional demands. *Journal of Morphology* 235:183–237.
- Agnolin, F. L.; Bogan, S.; Tomassini, R. L. y Manera, T. 2014.** Nuevo Percichthyidae (Teleostei, Percoidei) del Plioceno temprano de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y sus implicancias biogeográficas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 16 (1): 19-31.
- Aguilera, O. 2010.** *Peces fósiles del caribe de Venezuela*. GeoBio, Venezuela p 255.
- Aguilera, O. y Rodrigues de Aguilera, D. 2003.** Two new otolito-based sciaenid species of the genus *Plagioscion* from South American Neogene marine sediments, *Journal of Palaeontology*. 77: 937-942.
- Aguilera, O. y Rodrigues de Aguilera, D. 2004b.** New Miocene otolito-based Sciaenidae species (Pisces, Perciformes) from Venezuela. P 49-59. En: M.R. Sánchez-Villagra y J.A. Clack (eds.), *Fossils from the Miocene Castillo Formation, Venezuela: Contributions in Neotropical Palaeontology*. *Special Papers in Palaeontology*, 71.
- Aguilera, O.; Bocquentin, J.; Lundberg, J. G. y Maciente, A. 2008.** A new cajaro catfish (Siluriformes: Pimelodidae: *Phractocephalus*) from the Late Miocene of Southwestern Amazonia and its relationship to †*Phractocephalus nassi* of the Urumaco Formation. *Paläeo. Zeit.*, 82(2): 231-245.

- Aguilera, G.; Mirande, J. M.; Calviño, P. A. y Lobo, L. F. 2013.** *Jenynsia luxata*, a new species from northwestern Argentina, with additional observations of *J. maculate* Regan and phylogeny of the genus (Cyprinodontiformes: Anablepidae). *Neotropical Ichthyology* 11 (3): 565-572.
- Aguirre, M. L. 1993.** Paleobiogeography of the Holocene molluscan fauna from northeastern Buenos Aires Province, Argentina: its relation to coast evolution and sea level changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 102: 1-26.
- Aguirre, M. L. y Farinati, E. A. 1999.** Paleobiogeografía de las faunas de moluscos marinos del Neógeno y Cuaternario del Atlántico sudoccidental. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 12 (1): 93-112.
- Albert, J. S., Petry, P y Reis, R. E. 2010.** Major biogeographic and phylogenetic patterns; pp. 21–67 en J. S. Albert y R. E. Reis (eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, Berkeley, California.
- Albert, J. S. y Reis, R. E. 2011.** *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (Eds.) University of California Press, P. 369.
- Alessandri, G. D'. 1896.** Ricerche sui pesci fossili di Parana. *Atti della Reale Accademia di Science di Torino* 31: 1-17.
- Alexander, R. McN. 1964.** The structure of the Weberian apparatus in the Siluri. *Proceedings of the Zoological Society of London* 142: 419–440.
- Alexander, R. McN. 1965.** Structure and function in the catfish. *Journal of Zoology* 148: 88–152.
- Almirón, A.; Azpelicueta, M.; Casciotta, J. y López Cazorla, A. 1997.** Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral subregions in South America, Argentina. *Biogeographica* 73: 23-30.
- Almirón, A.; Casciotta, J.; Ciotek, L. y Georgis, P. 2008.** *Guía De Los Peces del Parque Nacional Pre-Delta*. APN. 2215 pp.
- Ameghino, F. 1880.** La Formación pampeana o estudios de los terrenos de transporte de la cuenca del Plata. Buenos aires.
- Ameghino, F. 1898.** Sinopsis geológico-paleontológica de la Argentina. *En Segundo Censo Nacional de la Republica Argentina*; Territorio 1 (3): 1-500 pp.
- Ameghino, F. 1899.** Sinopsis geológico-paleontológica de la Argentina. *En Segundo Censo Nacional de la Republica Argentina*; Suplemento. Adiciones y Correcciones, p. 1-13, La Plata, Argentina.
- Ameghino, F. (1900-1903):** L'age des Formations sedimentaires de Patagonie. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 50: 109-130, 145-165,209-229; 51: 20-39, 65-91; 52: 189-197,244-250; 54: 161-180,220-249,283-342.
- Ameghino, F. 1904.** Paleontología Argentina. Relaciones filogenéticas y geográficas.

Reproduced by *Anales dellnstituto de Ensenanza General* 1: 11-84.

- Ameghino, F. 1906.** Les formations sedimentaires du Cretace et du Tertiaire de Patagonie, avec un parallele entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural*, Serie 3, 15(8): 1-568. Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1909.** Le *Diprothomo platensis*, un précurseur de l'homme. *Anales Museo Nacional Buenos Aires* 19: 107-209.
- Ameghino, F. 1910.** La antigüedad geológica del yacimiento antropológico de Monte Hermoso. *Congreso Científico Internacional Americano* 1-6.
- Ameghino, F. 1916.** Sobre *Ceratodus iheringi* de la Formación Guaranítica de la Patagonia. *Physis* 2: 216.
- Aquino, A. E. 1997.** Las especies de Hypoptopomatinae (Pisces, Siluriformes, Loricariidae) en la Argentina. *Rev. Ictiol.*, Corrientes, Argentina, 5(1-2): 5-21.
- Aramayo, S. A.; Schillizi, R. A. y Gutierrez Téllez, B. M. 2002.** Evolución paleoambiental del cuaternario en la costa Atlántica del sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 15 (1-2): 95-104.
- Arratia, G. 1982.** A review of freshwater Percoids from South America (Pisces, Perciformes, Percichthyidae and Perciliidae). *Abhandlungen Senckenbergische Naturforschung Gesselshaft* 540: 1-52.
- Arratia, G. 1987.** Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): Morphology, taxonomy and phylogenetic analysis. In: Early Vertebrates and related Problems in Evolutionary Biology (Chang, M.; Liu, Y. & Zhang, G.; eds.), p. 249-340. *Science Press*, Beijing.
- Arratia, G. 1992.** Development and variation of the suspensorium of primitive catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships. *Bonner Zoologische Monographies* 32: 1-148.
- Arratia, G. 1997.** Brazilian and Austral freshwater fish faunas of South America. A contrast. In: Tropical biodiversity and systematic. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems, Bonn, 1994: 179-187.
- Arratia, G. 2003.** The siluriform postcranial skeleton-An overview-En: Arratia, G.; Kapoor, B.G.; Chardon, M. & Diego, R. (eds.) *Catfishes* Vol. 1:121-157; Enfield, NH, and Plymouth (Science Publishers, Inc.).
- Arratia, G. 2008.** Actinopterygian postcranial skeleton with special reference to the diversity of fin ray elements, and the problem of identifying homologies Gloria Arratia *Mesozoic Fishes* 4 – Homology and Phylogeny, G. Arratia, H.-P. Schultze & M.V.H. Wilson (eds.): pp. 49-101. © 2008 by Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany – ISBN 978-3-89937-080-5.
- Arratia, G.; Peñafort, B. y Manu-Marque, S. 1983.** Peces de la región sureste de los Andes y

- sus probables relaciones biogeográficas actuales. *Deserta* 7: 48-107.
- Arratia, G. y Menu-Marque, S. 1984.** New catfish of the genus *Trichomycterus* from the high Andes of South America (Pisces, Siluriformes) with remarks on distribution and ecology. *Zoologische Jahrbuch Systematics* 111: 493–520.
- Arratia, G. y Schultze, H-P. 1991.** Development and homology of the palatoquadrate in osteichthyans. *Journal of Morphology* 208: 1-81.
- Arratia, G. y Gayet, M. 1995.** Sensory Canals and related bones of Tertiary siluriform crania from Bolivia and North America and comparison with Recent forms. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Arratia, G. y Cione, A. L. 1996.** The fish fossil record of southern South America. *Münchener Geowissenschaft Abhandlungen* 30 (A): 9-72.
- Azpelicueta, M. 1998.** A new species of *Pimelodus* (Siluriformes: Pimelodidae) from the Paraguay and lower Paraná rivers. *Neotropica* 44: 87-94.
- Azpelicueta, M. M. y Cione, A. L. 2011.** Redescription of the Eocene catfish *Bachmannia chubutensis* (Teleostei: Bachmanniidae) of southern South America. 258-269.
- Baigún, C.; López, G.; Dománico, A.; Ferriz, R.; Sverlij, S. y Schenke, R. D. 2002.** Presencia de *Corydoras paleatus* (Jenyns, 1842), una nueva especie brasilica en el norte de la Patagonia (río Limay) y consideraciones ecológicas relacionadas con su distribución. *Ecología Austral* 12: 41-48.
- Bardack, D. 1961.** New tertiary teleosts from Argentina. *American Museum Novitates* 2041: 1-27.
- Bargo, M. S.; Menegaz, A. N.; Prado, J. L.; Salemme, M. C.; Tambussi, C. P. y Tonni, E. P. 1986.** Mamíferos y bioestratigrafía. Una nueva fauna local de la Unidad Mamífero Lujanense (Pleistoceno tardío) de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana*, 23, 229–232.
- Bechara, J. A.; Alabarce, M. N. y Ruiz Díaz, F. 2005.** Elaboración y validación de un modelo de hábitat para el dorado (*Salminus brasiliensis*) en los Esteros del Iberá. Informe final. Presentado por el Instituto de Ictiología del Nordeste a la Fundación Civil Ecos-Corrientes y GEF-PNUD ARG 02/G35, Corrientes, Argentina, 50 p.
- Bemvenuti, M. A. 2005.** Osteología comparada entre as espécies de Peixes-rei *Odontesthes* Evermann & Kendall (Osteichthyes, Atherinopsidae) do sistema lagunar Patos-Mirim, no extremo sul do Brasil. *Rev. Bras. de Zool.*, 22(2): 293-305.
- Berra, T. 2001.** Freshwater Fish Distribution. Academic Press, London, 604 pp.
- Bertels, A. y Madeira-Falcetta, M. 1977.** Neogene foraminifera – South Atlantic. In: Swain, F.M. (Ed.), Stratigraphy and Micropaleontology of South Atlantic Basins and Borderlands. Elsevier, Amsterdam, 441–464 pp.
- Bertin, L. 1958.** Denticules cutanés et dents. En: **Traité de Zoologie** (P.P. Grassé, dir.), 13 (1),

Masson, Paris, 505-531.

- Bidegain, J. C.; van Velzen, A. J. y Rico, Y. 2007.** The Brunhes/Matuyama boundary and magnetic parameters related to climatic changes in Quaternary sediments of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 23:17-29.
- Birindelli, J. L. O.; Sousa, L. M. y Sabaj Pérez, M. H. 2008.** New species of thorny catfish, genus *Leptodoras* Boulenger (Siluriformes: Doradidae), from Tapajós and Xingu basins, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 6 (3): 465-480.
- Birindelli, J. L. O. y Britski, H. A. 2009.** New species of the genus *Leporinus* Agassiz (Characiformes: Anostomidae) from the rio Curuá, rio Xingu basin, Serra do Cachimbo, Brazil, with comments on *Leporinus reticulatus*. *Neotropical Ichthyology* v. 7 (no. 1): 1-10.
- Bisbal, G. A., y Gómez, S. 1986.** Morfología comparada de la espina pectoral de algunos Siluriformes bonaerenses (Argentina). *PHYSIS* (Bs. As.), Secc. B, 44 (107): 81-93.
- Bloch, M. E. 1795.** Naturgeschichte der ausländischen Fische. Berlin, 1783-1795. 9 pts. In 2 vols., and atlas, pt. 9, iv+ 192 pp. (Atlas from original German edition; text from 1785-1788, 1797 Laveau translation, *Ichthyologie, ou Histoire naturelle, generale et particuliere des poissons*. Berlin, 2 series, pt. 12, ii+ 142 pp.).
- Bocchino, A. 1964.** Sobre un Pygidiidae (Pisces, Siluriformes) del Eoceno de Rio Negro. *Ameghiniana* 3 (7): 185-189.
- Bocchino, A. 1967.** *Luisiella inexcitata* gen. et sp. nov. (Pisces, Clupeiformes, Dussumieridae) del Jurásico de la Provincia de Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 4(2): 91-100.
- Bocchino, A. 1971.** Algunos peces fósiles del denominado Patagoniano del oeste de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 7 (1): 52-64.
- Bocchino, A. 1973.** Semionotidae (Pisces, Holostei, Semionotiformes) de la Formación Lagarcito (Jurásico superior?), San Luis, Argentina. *Ameghiniana* 10 (3): 254-268.
- Bocchino, A. 1974.** *Austrolepidotes cuyanus* gen. et sp. nov. y otros restos de peces fósiles de la Formación Lagarcito (?Jurásico superior), San Luis. *Ameghiniana* 11 (3): 237-248.
- Bocchino, A. 1977.** Un nuevo Gyrodontidae (Pisces, Holostei, Pycnodontiformes) de la Formación Agrio (Cretácico inferior) de la Provincia de Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 14(1-4): 175-185.
- Bocchino, A. 1978.** Revisión de los Osteichthyies fósiles de la Republica Argentina. I. Identidad de *Tharrias feruglioi* Bordas 1943 y *Oligopleurus groeberi*.
- Bockmann, F. A. y Guazzelli, G. M. 2003.** Family Heptapteridae, p. 406–431. En: *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. R.E. Reis, S.O. Kullander, & C.J. Ferraris Jr. (eds.). Edipucrs, Porto Alegre, Brazil.
- Bockmann, F. A. y Miquelarena, A. M. 2008.** Anatomy and phylogenetic relationships of a new catfish species from northeastern Argentina with comments on the phylogenetic

relationships of the genus *Rhamdella* Eigenmann y Eigenmann. 1888. (Siluriformes, Heptapteridae). *Zootaxa*, 1780: 1-54.

Bogan, S.; Cenizo, M. M.; De los Reyes, L. M. y González, N. E. 2006. Primera ictiofauna continental para el Pleistoceno medio, Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires, Argentina. *9° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Academia Nacional de Ciencias, Córdoba. *Resúmenes*: p.95.

Bogan, S. y Agnolin, F. L. 2009. El primer registro fósil de la familia Trichomycteridae (Teleostei: Siluriformes; Plioceno, Argentina). *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales*, 11.

Bogan, S. y Agnolin, F. L. 2011a. Registro de Moridae (Teleostei: Gadiformes) en la Formación Chenque (Oligoceno tardío-Mioceno temprano) de la provincia de Chubut, Argentina. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales*, 13 (2): 139-146.

Bogan, S. y Agnolin, F. L. 2011b. Descripción de una nueva especie de bagre marino fósil (Teleostei, Siluriformes, Ariidae) del Mioceno de la provincia de Río Negro, Argentina. *Papéis Avulsos de Zoología*, 51: 373-382.

Bogan, S. y Cenizo, M. 2008. Sobre la presencia de un Sciaenidae (Teleostei: Perciformes) en el “Belgranense” (=Fm. Pascua, Pleistoceno superior) de Centinela del Mar, Buenos Aires (Argentina). *Studia Geologica Salmanticensia*, 44 (2): 213-220.

Bogan, S. y De Los Reyes, M. L. 2009. Primer registro fósil del género *Oligosarcus* Günther, 1864 (Teleostei: Characiformes). *Studia Geológica Salmanticensia* 45 (1): 41-52 pp.

Bogan, S.; De Los Reyes, M. L. y Cenizo, M. 2009a. Primer registro del género *Jenynsia* Günther, 1866 (Teleostei: Cyprinodontiformes) en el Pleistoceno medio- tardío de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Papéis Avulsos de Zoología* 49 (5): 81-86 pp.

Bogan, S.; De Los Reyes, M. L. y Cenizo, M. 2009b. Primeros registros fósiles de pejerreyes (Teleostei: Atheriniformes) en el Pleistoceno medio de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s.11 (2): 185-192 pp.

Bogan, S.; De Los Reyes, M. L.; Toledo, M. J. y Ramírez, J. L. 2008. Registros fósiles de “Viejas del Agua” (Teleostei: Siluriformes) del Pleistoceno superior de la localidad de Salto, Buenos Aires, Argentina. *Studia Geológica Salmanticensia* 44 (2): 203-212 Pp.

Bogan, S.; Agnolin, F. y Ramírez, J. L. 2010. Ictiofauna y herpetofauna del Pleistoceno Superior continental de la localidad de Salto, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia*, 46 (2): 83-97 pp.

Bogan, S.; Zurita, A. E.; Miño-Boilini, Á. R.; Suárez, P.; Friedrichs, J.; Lutz, A. I. y Friedrichs, J. 2012a. Primer registro de Synbranchiformes (Teleostei) para el Holoceno temprano de Argentina. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s. 14(1): 41-45.

Bogan, S.; Sidlauskas, B.; Vari, R. P. y Agnolin, F. 2012b. *Arrhinolemur scalabrinii* Ameghino, 1898, of the late Miocene-a taxonomic journey from the mammalia to the

- Anostomidae (Ostariophysi: Characiformes). *Neotropical Ichthyology*, 10(3): 555-560.
- Böhlke, A. D.; Weitzman, S. H.; Menezes, N. A. 1978.** Estado actual da sistemática de peixes da água doce da América do Sul. *Amazonica* 8 (4): 657-677.
- Bonadonna, F. P.; Leone, G. y Zanchetta, G. 1995.** Composición de los fósiles de gasterópodos continentales de la provincia de Buenos Aires: indicaciones paleoclimáticas. En: *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental* (M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni eds.). *Monografías*, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, 12: 77-104.
- Bordas, A. 1943.** Peces del Cretácico del Río Chubut (Patagonia). *Physis* 19(53): 313-318 (1942).
- Bordas, A. 1944.** Peces triásicos de la Quebrada de Santa Clara (Mendoza y San Juan). *Physis* 19: 23-40.
- Boschi, E. E. 1988.** El ecosistema estuarial del Río de la Plata (Argentina y Uruguay). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México 15(2): 159-182.
- Braga, L. 1993.** Los Anostomidae (Pisces, Characiformes) de Argentina. *Fauna de agua dulce de la República Argentina* 40: 1-45.
- Bravard, A. 1858.** Monografía de los terrenos marinos terciarios del Paraná. Diario Oficial de Gobierno: El Nacional Argentino. Reprinted with additions by G. Burmeister in *Anales del Museo Nacional de Historia Natural*, 3: 45-94.
- Bridge, T. W. y Haddon, A. C. 1893.** Contributions to the anatomy of fishes: II The air bladder and Weberian ossicles in the siluroid fishes. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* 184: 65-333.
- Brito, P. M. M. y Deynat, P. P. 2004.** Freshwater Stingrays from the Miocene of South America with comments on the rise of potamotrygonids (Batoidea, Myliobatiformes). In: Arratia, G.; Wilson, M.V.H. & Cloutier, R. (eds.). Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates. Honoring Hans- Peter Schultze: 575-582.
- Brito, P. M.; Meunier, F. J. y Leal, M. C. E. 2007.** Origine et diversification de l'ichtyofaune néotropical: une revue. *Cybium* 31(1): 1-15.
- Britski, H.; Silimon, K. Z. S. y Lopes, B. S. 1999.** *Peixes do Pantanal: Manual de Identificação*. Embrapa, Corumbá, 184 pp.
- Brosseau, A. R. 1978.** The pectoral anatomy of selected Ostariophysi. II. The cypriniformes and siluriformes. *Journal of Morphology* 140: 79-115.
- Bruno, M. C.; Casciotta, J. R.; Almirón, A. E. y Lizarralde, M. S. 2013.** Phylogeographic pattern of *Jenynsia multidentata* (Cyprinodontiformes: Anablepidae) in the southern boundary of the Brazilian Subregion, Argentina. *Neotropical Ichthyology*, 11 (3):477-486.
- Bruno, M. C. 2014.** Filogeografía de Teleosteos de las cuencas de pendiente Atlántica: su

- correlación con fenómenos tectónicos y paleoclimáticos que afectaron el Área Pampeana Austral. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires 174 pp.
- Buckup, P. A. 1998.** Relationships of the Characidiinae and phylogeny of the characiform fishes (Teleostei: Ostariophysii). En: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M. & Lucena, C.A.S. (eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, 123-144 pp.
- Cabrera, A. 1927.** Sobre un pez fósil del Lago San Martín. *Revista del Museo de La Plata*, 30: 317-319.
- Cabrera, A. 1944.** Dos nuevos peces ganoideos del triásico argentino. *Notas del Museo de La Plata (Paleontología)* 9: 569-576.
- Calcagnotto, D.; Schaefer, S. A. y DeSalle, R. 2005.** Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36: 135-153.
- Canevari, P.; Blanco, D. E.; Bucher, E.; Casero, G. y Davidson, I. 1998.** Los humedales de la Argentina. Clasificación, situación actual, conservación y legislación. *Wetlands International*, SRNYDS, Buenos Aires, publ. N° 46:i-xiii, 1-208.
- Carbonari, C.; Huarte, R. y Figini, A. 1992.** Miembro Guerrero, Formación Luján (Pleistoceno, Provincia de Buenos Aires) Edades 14C. La Plata. 2° Jornadas Geológicas Bonaerenses, *Actas*: 245-247, Bahía Blanca.
- Carlini, A. A. y Tonni, E. P. 2000.** Mamíferos fósiles del Paraguay. Buenos Aires: Cooperación Técnica Paraguayo-Alemana, La Plata, 108 pp.
- Casatti, L. 2003.** Sciaenidae (Drums or croakers). p. 599-602. En R.E. Reis, S.O. Kullander y C.J. Ferraris, Jr. (eds.) *Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Porto Alegre: EDIPUCRS, Brasil.
- 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.
- Casciotta, J. R., Almirón, A. E. y Azpelicueta, M. M. 2005a.** *Astyanax pampa* (Characiformes, Characidae), a new species from the southernmost boundary of the Brazilian subregion, Argentina. *Revue Suisse de Zoologie*, 112: 401-408.
- Casciotta, J.; Almirón, A. y Bechara, J. 2005b.** *Peces del Iberá. Hábitat y Diversidad*. La Plata, 244 p.
- Castro, R. M. C. y Vari, R. P. 2003.** Prochilodontidae (Fannel mouth characiforms). p. 65-70. En R.E. Reis, S.O. Kullander y C.J. Ferraris, Jr. (eds.) *Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Porto Alegre: EDIPUCRS, Brasil.
- Cenizo, M. M. e Ibáñez, M. B. 2006.** Primer registro para el género *Oxyura* Bonaparte, 1928

- (Anatidae, Anseriformes) en el Pleistoceno medio-tardío de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 43 (4): 29 R.
- Chardon, M. 1968.** Anatomie comparée de l'appareil de Weber et des structures connexes chez les Siluriformes. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sér. In 8°, Sciences zoologiques* 169: 1-277.
- Chardon, M. y Vandewalle, P. 1991.** Acoustico-lateral system. In: *Cyprinid fishes. Systematics, Biology and Exploration*. I.J. Winfield & J.S. Nelson (eds.). Chapman and Hall, New York, NY, pp. 332-352.
- Chao, L. N. 2003.** Sciaenidae. En: R.E. Reis, S.O. Kullander y C.J. Ferraris (eds). *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Brazil: EDIPUCRS, pp. 599-602.
- Cione, A. L. 1978.** Aportes paleoictiológicos al conocimiento de la evolución de las paleotemperaturas en el área austral de América del Sur durante el Cenozoico. Aspectos zoogeográficos y ecológicos conexos. *Ameghiniana* 15 (1 y 2): 183-208.
- Cione, A. L. 1982.** Peces del Pleistoceno tardío de la provincia de Buenos Aires. Consideraciones biogeográficas. *Circular informativa de la Asociación Paleontológica Argentina* 8: 12.
- Cione, A. L. 1986.** Los peces continentales del Cenozoico de Argentina. Su significación paleoambiental y paleobiogeográfica. *Actas IV Congreso Argentino Paleontología y Bioestratigrafía*, Mendoza *Actas* 2: 101-106.
- Cione, A. L. 1987.** The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos Patagonia, Argentina, II- The fish. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. Bernardino Rivadavia, Paleont.* 3 3, 111-120.
- Cione, A. L. y Azpelicueta, M. M. 2013.** The first fossil species of *Salminus*, a conspicuous South American freshwater predatory fish (Teleostei, Characiformes), found in the Miocene of Argentina, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33 (5): 1051-1060.
- Cione, A. L. y Báez, A. M. 2007.** Peces continentales y anfibios cenozoicos de Argentina: los últimos 50 años. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina. 11. *Ameghiniana* 50° aniversario: 195-220. Buenos Aires.
- Cione, A. L. y Barla, M. J. 1997.** A new locality for the Synbranchid ell *Synbranchus marmoratus* (Teleostei, Percomorpha) in Southern Buenos Aires Province, Argentina. *Neotropica* 43 (109): 113-115.
- 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: 616-619.
- 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 Lafitte, G. 1980.** El primer Siluriforme (Pisces Ostariophysii) del Cretácico de

- Patagonia, Consideraciones sobre el area de diferenciación de los Siluriformes. Aspectos biogeográficas. *Actas II Congr. Argent. Paleont. Bioestr. I Congr. Lat. Paleont.* II, 35-46.
- Cione, A. L. y López Arbarello, A. 1995.** Los peces fósiles del Cenozoico tardío de la región pampeana. En: Alberdi, M.T., Leone, G., Tonni, E.P. (Eds.), *Registro continental de la evolución climática y biológica de los últimos 5 millones de años en el Hemisferio Norte (SO de Europa) y el Hemisferio Sur (Argentina)*. Monografías CSIC, Argentina, pp. 129–142.
- Cione A. L. y Pereira, S. M. 1987.** Los peces del Jurásico de Argentina. El Jurásico anterior a los movimientos intermálmicos. En: W. Volkheimer (ed.) *Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur* 1: 287-298.
- Cione A. L. y Pereira, S. M. 1990.** Los peces del Jurásico de Argentina. El Jurásico posterior a los movimientos intermálmicos y el Cretácico inferior de Argentina. En: W. Volkheimer (ed.) *Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico en América del Sur* 2: 385-402.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995a.** Chronostratigraphy and "Land mammal-ages": The Uquian problem. *Journal of Paleontology* 69: 135-159.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P., 1995b.** El estratotipo de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32: 369-374.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P., 1995c.** Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la región pampeana. En: Alberdi, M.T., 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 CSIC 12: 47-74.
- Cione A. L. y Tonni, E. P. 1996.** Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of southern South America. Correlation of the Chapadmalalan with Bolivian sections. *Journal of South American Earth Sciences* 9:221-236.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1999.** Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean area, Argentina En: Tonni, E.P. y Cione, A.L. (Eds.). *Quaternary vertebrate paleontology in South America. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12:23-51.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 2001.** Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. En: Rook, L. & Torre, D. (Eds.): *Neogene and Quaternary continental stratigraphy and mammal evolution. Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 40 (2): 167-173.
- 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. Llambias (eds.). *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. XVI Congreso*

Geológico Argentino. La Plata. *Relatorio* 11: 183-200.

- Cione, A. L. y Torno, A. E. 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 marino de Entre Ríos. Argentina. *VI Jornadas Argentinas de Zoología. Resúmenes*: 178.
- Cione, A. L. y Torno, A. 1988.** Assignment of the bony fish “*Propygidium primaevus*”, a supposed siluriform from the Tertiary of Patagonia to order Perciformes. *Journal of Paleontology* 62: 656-657.
- Cione, A. L.; Lorandi, A. M y Tonni, E. P. 1979.** Patrón de subsistencia y adaptación ecológica en la aldea prehispánica “El Veinte”, Santiago del Estero. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología*, XIII: 103-116.
- Cione, A. L.; Pereira, S. M.; Alonso, R. y Arias, J. 1985.** Los bagres (Osteichthyes: Siluriformes) de la formación Yacoraite (Cretácico tardío) del noroeste argentino. Consideraciones biogeográficas y bioestratigráficas. *Ameghiniana*, 21(2): 294-304.
- Cione, A. L.; Azpelicueta, M. M. y Casciotta, J. R. 1998.** Revision of the clupeid genera *Ramnogaster*, *Platanichthys* and *Austroclupea* (Teleostei: Clupeiformes). *Ichthyological Explorations of Freshwaters* 8 (4): 335-348.
- 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-Yane, G. J.; Soibelzon, L.; Tonni, E. P.; Verzi, D. y Vucetich, G. 2000.** Miocene vertebrates from Paraná, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* N° 14: 191-237.
- Cione, A. L.; Tonni, E. P. y Soibelzon, L. 2003.** The Broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and turtle extinction in South America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5: 1-19.
- Cione, A. L.; Casciotta, J.; Azpelicueta, M. M.; Barla, M. J. y Cozzuol, M. 2005a.** Peces marinos y continentales del Mioceno del área mesopotámica argentina, procedencia estratigráfica y relaciones biogeográficas. *Miscelánea INSUGEO* 12: 49-64.
- Cione, A. L.; Azpelicueta, M. M.; Casciotta, J. y Dozo, M. T. 2005b.** Tropical freshwater teleosts from Miocene beds of Eastern Patagonia, southern Argentina. *Geobios* 38: 29-42.
- Cione, A. L.; Dahdul, W.; Lundberg, J. y Machado-Allison, A. 2009.** *Megapiranha paranensis*, a new genus and species of Serrasalminae (Characidae, Teleostei) from the Upper Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 350-358.
- Cione, A. L.; Cabrera, D. A.; Azpelicueta, M. M.; Casciotta, J. R. y Barla, M. J. 2013.** Peces del Mioceno marino y continental de Entre Ríos, oriente central de Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.). *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación especial 14: 71-83.

- Cockerell, T. D. 1925.** A fossil fish of the family Callichthyidae, *Science* 62: 397-398.
- Cockerell, T. D. 1936.** The fauna of the Sunchal (or Margas Verdes) Formation, Northern Argentina. *American Museum Novitates* 886: 1-9.
- Código Argentino de Estratigrafía, 1992.** Comité Argentino de Estratigrafía. Asociación Geológica Argentina, Serie B (didáctica y complementaria), 20: 1-64. Buenos Aires.
- Cordivola de Yuan, E. y Pignalberi de Hassan, C. 1985.** Fish populations in the Paraná River: Lenitic environments of Diamante and San Pedro areas (Argentine Republic). *Hydrobiologia* 127: 213-218.
- Costa, W. J. E. M. 1998.** Phylogeny and classification of the Cyprinodontiformes (Euteleostei: Atherinomorpha). A reappraisal. En L.R. Malabarba, L.R. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena y C.A.S. Lucena (eds.). *Phylogeny and classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, p.519-536.
- Costa, W. J. E. M. 2003.** Family Rivulidae (South American Annual Fishes). In: Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. (eds.). *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, p. 526-548.
- Cronin, T. M. 1985.** Speciation and stasis in marine Ostracoda: climatic modulation of evolution. *Science*, 227: 60-63
- 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. v. 2: i-xviii + 1-532.
- Daget, J. 1964.** Le crane des Téléostéens. *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat. Serie A* 31 (2): 163-341.
- Dangavs, N. 2005.** La Formación La Postrera I, II, III y IV de la laguna Las Barrancas de Chascomús, Provincia de Buenos Aires. 16° Congreso Geológico Argentino, *Actas* 4: 115-122, La Plata
- Dangavs, N. 2008.** Los paleoambientes Cuaternarios del arroyo La Horqueta, Chascomús, provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64 (2): 249–262.
- Darlington Jr., P. J. 1957.** Fresh-water fishes. In: Zoogeography, The Geographical Distribution of Animals. Wiley, New York, pp. 39–127.
- Darwin, C. 1846.** Geological observations on South America, being the third part of the geology of the voyage of the “Beagle” during 1832 to 1836, London (Smith Elder) 279 pp.
- De Buen, F. 1953.** Los pejerreyes (familia Atherinidae) en la fauna Uruguaya, con descripción de nuevas especies. Universidade Sao Paulo, *Bol. Inst. Ocea.* 4 (12): 3-80.
- De los Reyes, L. M.; Cenizo, M. M.; Agnolin, F.; Lucero, S.; Bogan, S.; Lucero, R.; Pardiñas, U. F. J.; Prevosti, F. y Scanferla, A. 2006.** Aspectos paleofaunísticos y estratigráficos preliminares de las secuencias plio-pleistocénicas de la localidad de Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires, Argentina. 9° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Academia Nacional de Ciencias, *Resúmenes*: p. 105.

- Deschamps, C. M. y Borromei, A. M. 1993.** La fauna de vertebrados pleistocenos de Bajo San José (provincia de Buenos Aires, Argentina). Aspectos Paleoambientales. *Ameghiniana* 29 (2): 177-183.
- Deschamps, J. R., Otero, O. y Tonni, E. P. 2003.** Cambio climático en la pampa bonaerense: las precipitaciones desde los siglos XVIII al XX. *Documentos de Trabajo*, Universidad de Belgrano, Área de estudios agrarios 109: 1-18.
- Deynat, P. P y Brito, P. M. 1994.** Révision des turbecules cutanés de raies (Chondrichthyes, Batoidea) du bassin du Paraná, Tertiaire d'Amérique du Sud. *Annales de Paléontologie* 80: 237-251.
- Dillon, C. y Rabassa, J. 1985.** Miembro La Chumbiada, Formación Luján (Pleistoceno, provincia de Buenos Aires): Una nueva unidad estratigráfica del valle del Río Salado. 1° Jornadas Geológicas Bonaerenses, *Actas*: 27, Tandil.
- Diogo, R.; Oliveira, C. y Chardon, M. 2001.** On the osteology and myology of catfish pectoral girdle, with a reflection on catfish (Teleostei: Siluriformes) plesiomorphies. *Journal of morphology* 249: 100- 125.
- Dolgopol de Sáez, M. 1939.** Noticias sobre peces fósiles argentinos. Un nuevo leptolepidido ("*Neolycoptera gracilis*" n. gen. n. sp.) de la provincia de Jujuy. *Notas del Museo de La Plata* 4(19): 427-432.
- Dolgopol de Sáez, M. 1940a.** Noticias sobre los peces fósiles argentinos. Leptolepididos del Titoniense de Plaza Huincul. *Notas del Museo de La Plata* 5(26): 299-305.
- Dolgopol de Sáez, M. 1940b.** Noticias sobre peces fósiles argentinos. Celacantidos titonienses de Plaza Huincul. *Notas del Museo de La Plata* 5(25): 295-298.
- Dolgopol de Sáez, M. 1941.** Noticias sobre peces fósiles argentinos. Siluroideos terciarios de Chubut. *Notas Museo de La Plata, Paleontología* 6 (35): 451-457.
- Dolgopol de Sáez, M. 1949a.** Noticias sobre peces fósiles argentinos. I. Peces cretácicos de Mendoza y Chubut. *Notas Museo de La Plata, Paleontología* 14(96): 443-453.
- Dolgopol de Sáez, M. 1949b.** Noticias sobre peces fósiles argentinos. II. Un nuevo género de Perciformes del Terciario Argentino. *Notas Museo de La Plata, Paleontología* 14 (96): 454-461.
- Donnelly, B. G. 1973.** Aspect of behaviour in the catfish *Clarias gariepinus*, during periods of habitat dissection. *Arnoldia Rhod* 6:1-8.
- Dyer, B. S. 1997.** Phylogeny revision of Atherinopsinae (Teleostei, Atherinopsidae), with comments on the systematic of the South American freshwater fish genus *Basilichthys* Girard. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 185: 1-64.
- Dyer, B. S. 1998.** Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical silverside family Atherinopsidae (Teleostei: Atheriniformes). En: L.R. Malabarba, R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*,

- BIDPUCRS, Porto Alegre, 519-536 pp.
- Dyer, B. 2000.** Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos* 19: 77-98.
- Dyer, B. 2006.** Systematic revision of the South American silversides (Teleostei, Atheriniformes). *Biocell* 30: 69-88.
- Eigenmann, C. H. 1909.** The freshwater fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata- Archelenis theory. Reports of the Princeton Expedition to Patagonia 1896-1899, III (I), *Zoology* 3: 255-374.
- Eigenmann, C. H. 1917.** The American Characidae. *Memoir of the Museum of Comparative Zoology (Harvard University)* 43, 1–102.
- Eigenmann, C. H. 1925.** A review of the Doradidae, a family of South American Nematognathi, or catfishes. *Transactions of the American Philosophical Society (N. S.)*, 22 (5):280–365, pls. 1–27.
- Eschmeyer, W. N. y Fong, J. D. 2014.** Catalog of fishes. Species by Family/Subfamily. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>). Electronic version accessed October 2014.
- Evermann, B. W. & W. C. Kendall. 1906.** Notes on collection of fishes from Argentina, South America, with descriptions of three new species. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, USA, 31: 67-108.
- Fajardo, D.; Isla, F.; Iriondo, M. y Kröhling, D. 2009.** Volumen XIII. Cuaternario. (Léxico Estratigráfico de Argentina). *Servicio Geológico Minero de Argentina (SEGEMAR)*, Buenos Aires, p. 180.
- Faveri, S. 1978.** Geología, estratigrafía y paleontología de la Formación San José (grupo Santa María), provincias de Salta, Tucumán y Catamarca. Seminary (Unpublished). *Facultad de Ciencias Naturales, Universidad de Tucumán*, 174 pp. Tucumán, Argentina.
- Favorito, S. E.; Zanata, A. M. y Assumascio, M. I. 2005.** A new *Synbranchus* (Teleostei: Synbranchidae) from the ilha de Marajó, Pará, Brazil, with notes on its reproductive biology and larval development. *Neotropical Ichthyology* 3 (3): 319-328.
- Fernández, J.; Pascual, R. y Bondesio, P. 1973.** Restos de *Lepidosiren paradoxa* (Osteichthyes, Dipnoi) de la Formación Lumbrera (Eógeno, Eoceno?) de Jujuy. Consideraciones estratigráficas, paleoecológicas y paleogeográficas. *Ameghiniana* 10 (2): 152-172.
- Ferraris, C. J. 2007.** Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa* 1418: 1–628.
- Fidalgo, F. 1992.** Provincia de Buenos Aires –Continental. En: El Holoceno en la Argentina (M. Iriondo ed.), Vol. 1: 23-38. CANDIQUA, Paraná.
- Fidalgo, F.; Colado, U. R. y De Francesco, F. O., 1973a.** Sobre ingresiones marinas cuaternarias en los partidos de Castelli, Chascomús y Magdalena (Provincia de Buenos

- Aires.) V Congreso Geológico Argentino, *Actas* 3: 227-240.
- Fidalgo, F.; De Francesco, F. y Colado, U. 1973b.** Geología superficial en las hojas Castelli, J. M. Cobo y Monasterio (Provincia de Buenos Aires). *Actas V Congreso Geológico Argentino*, 4: 27-39.
- Fidalgo, F.; De Francesco, F. O. y Pascual, R. 1975.** Geología superficial de la llanura bonaerense. *VI Congreso Geológico Argentino, Relatorio*: 103-138.
- Fidalgo, F. y Tonni, E. P. 1981.** Sedimentos eólicos del Pleistoceno tardío y Reciente en el área interserrana bonaerense. VIII Congreso Geológico Argentino *Actas*, 3: 33-39.
- Fidalgo, F.; Riggi, J. R.; Correa, H. y Porro, N. 1991.** Los sedimentos Postpampeanos continentales en el ámbito bonaerense. *Revista de la Asociación geológica Argentina* 45: 239-256.
- Fine, M. L.; Friel, J. P.; McElroy, D.; King, C. B.; Loesser, K. E. y Newton, S. 1997.** Pectoral spine locking and sound production in the channel catfish *Ictalurus punctatus*. *Copeia* 1997: 777-790.
- Fink, W. L. y Fink, S. V. 1981.** Interrelationships of the Ostariophysan Fishes (Teleostei). *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 72: 297-353.
- Fink, S. y Fink, W. 1996.** Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). En: *Interrelationships of Fishes*. M. Stiassny, L.R. Parenti y G.D. Johnson (eds.). *Academic Press, New York, NY*, 209-249 pp.
- Flynn, J. J. y Swisher, C. C., 1995.** Cenozoic South American Land-mammal ages: correlation to global geochronologies. In: Berggren, W.A., Kent, D.V. y Handerbol, J. *Geochronology, Time scales, and Correlation: Framework for a Historical Geology*. SEPM *Special Publication*: 317-333.
- Frailey, C. D. 1986.** Late Miocene and Holocene mammals exclusive of the Notoungulata of the Rio Acre region Western Amazonia, Brazil. *Contrib Sci* 374: 1-46.
- Frenguelli, J. 1920.** Notas sobre la ictiofauna terciaria de Entre Ríos. *Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba* 24 (1 y 2): 1-25.
- Frenguelli, J. 1950.** Rasgos generales de la morfología y geología de la provincia de Buenos Aires. LEMIT, serie II: 33: 1-72.
- Frenguelli, J. 1957.** Neozoico. En Geografía de la República Argentina. *Sociedad Argentina de Estudios Geográficos GAEA*, 2 (3): 1-115, Buenos Aires.
- Friedman, M.; Keck, B. P.; Dornburg, A.; Eytan, R. I.; Martin, C. H.; Hulsey, C. D.; Wainwright, P. C. y Near, T. J. 2013.** Molecular and fossil evidence place the origin of cichlid fishes long after Gondwanan rifting. *Proceedings of Royal Society B*, 280: 20131733. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1733>
- Froese, R. y Pauly, D. 2004** *FishBase* World Wide Web electronic Publications (www.fishbase.org) version 2004.

- Fucks, E.; Huarte, R.; Carbonari, J. y Figini, A. 2007.** Geocronología, Paleoambientes y Paleosuelos Holocenos en la Región Pampeana. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 62 (3): 425-433.
- Gainer, H. 1967.** Neuromuscular mechanisms of sound production and pectoral spine locking in the Banjo catfish *Bunocephalus* species. *Physiol. Zool.* 40: 296–306.
- Garavello, J. C. y Britski, H. A. 2003.** Family Anostomidae (headstanders), pp. 71-84 In: R. E. Reis, S. O. Kullander & C. J. Ferraris (eds.) Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Pontificia Universidad Católica do Rio Grande do Sul. EDIPUCRS. Porto Alegre, Brasil, 742 p.
- Garavello, J. C. y dos Santos, G. M. 2009.** Two new species of *Leporinus* Agassiz, 1829 from Araguaia-Tocantins system, Amazon basin, Brazil (Ostariophysi, Anostomidae). *Brazilian Journal of Biology* 69 (1): 109-116.
- García, Adriana. 1996.** Charophyta y ostrácoda asociados de cuatro localidades holocenas de Argentina: evidencias paleoambientales. *Ameghiniana* 33 (4): 409-420.
- García, M. L. y Almirón, A. E. 1991.** Presencia de *Pimelodella laticeps* en un ambiente de salinidad variable. *Neotropica* 37 (97): 66.
- Gaudent, J. 1980.** *Eurocharax tourainei* nov. gen., nov. sp. (Poisson téléostéen, Ostariophysi): nouveau Characidae fossile de “calcaire a Bythines” du Var. *Géobios* 13: 683-703.
- Gayet, M. 1982.** Découverte dans le Crétacé de Bolivies plus anciens Characiformes connus. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série 2*: 1037-1040.
- Gayet, M. 1991.** Holostean and Teleostean fishes from Bolivia. En: Suárez-Soruco, R. (ed.). *Fossiles y Facies de Bolivia. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, Cochabamba, 12 (3-4): 453-494.
- Gayet, M. 1992.** 'Holostean' and teleostean fishes of Bolivia. En: Fósiles y facies de Bolivia (Suárez-Soruco, R.; editor). *Yacimientos Petrolíferos Fiscales, Revista Técnica*, Vol. 12, Nos. 3-4, p. 453-494.
- Gayet, M. y Brito, P. 1989.** Ichthyofaune nouvelle du Crétacé supérieur du groupe Baurú (Etats de São Paulo et Mina Gerais, Brésil). *Geobios*, 22: 841-847.
- Gayet, M. y Meunier, F. 1998.** Maastrichtian to early late Paleocene freshwater Osteichthyies 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, 11-85 pp.
- Gayet, M. y Meunier, F. 2003.** Palaeontology and Palaeobiogeography of catfish. En: G. Arratia, B.G. Kapoor, M. Chardon y R. Diogo (eds.) *Catfishes*. Science Publishers, Enfield, NH, 2, 491-522.
- Gayet, M.; Jégu, M.; Bocquentin, J. y Negri, F. R. 2003.** New characoids from the Upper

- Cretaceous and Paleocene of Bolivia and the Mio-Pliocene of Brazil: Phylogenetic position and paleobiogeographic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(1): 28-46.
- Géry, J. 1961.** Contributions à l'étude des Poissons Characoides. *Bulletin of Aquatic Biology*, 2 (19): 93-111.
- Géry, J. 1969.** The freshwater fishes of South America. Biogeography and ecology in South America (ed. by J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, J.H. Schwabe & H. Sioli), pp. 828-848. W. Junk, N.V. Publishers, The Hague.
- Géry, J. 1977.** Characoids of the world. Neptune City, T. F. H. Publications, 672 p.
- Ghedotti, M. J. 1998.** Phylogeny and classification of the Anablepidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). Pp. 561-582. En: L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena & C.A.S. Lucena. 1998. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPURCS, Porto Alegre.
- Ghedotti, M. J. 2003.** Family Anablepidae (Four-eyed fishes, onesided liverbearers and the White eye) In: *Checklist of the freshwater fishes of South and Central America* (Eds. R.R. Reis, S.O. Kullander & C.J. Ferraris), pp. 582-585. Edipucrs, Porto Alegre, Brazil.
- Ghedotti, M. J. y Weitzman, S. H. 1996.** A new species of *Jenynsia* (Cyprinodontiformes: Anablepidae) from Brazil with comments on the composition and taxonomic of the Genus. *Occasional papers of the Natural History Museum*. The University of Kansas, Lawrence, Kansas 179: 1-25.
- Gosline, W. A. 1940.** A revision of the Neotropical catfishes of the family Callichthyidae. *Stanford Ichthyol. Bull.* 2 (3): 1-36.
- Gosline, W. 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 Science* 120: 1-31.
- Gosline, W. A. 1977.** The structure and function of the dermal pectoral girdle in bony fishes with particular reference to ostariophysines. *J Zool (Lond)* 183: 329-338.
- Gougnard, G. y Vandewalle, P. 1980.** Deplacements terrestres de *Clarias lazera*. *Ann Soc R Zool Belg* 109:141-152.
- Graham, R. W.; Lundelius, E. L.; Graham, M.; Schroeder, E. K.; Toomey III, R.S.; Anderson, E.; Barnosky, A. D.; Burns, J. A.; Churcher, C.; Grayson, D.; Guthrie, R. D.; Harington, C. R.; Jefferson, G. T.; Martin, L. D.; McDonald, H. G.; Morlan, R. E.; Semken, H. A. J.; Webb, S. D.; Werdelin, L. y Wilson, M. C. 1996.** Spatial response of mammals to Late Quaternary environmental fluctuations. *Science* 272: 1601-1606.
- Grande, L. 1987.** Redescription of *Hypsidoris farsonensis* (Teleostei: Siluriformes), with a reassessment of its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 24-

- Grande, L. y Eastman, J. T. 1986.** A review of Antarctic ichthyofaunas in the light of new of new fossil discoveries. *Paleontology* 29: 113-137.
- Grill, S. C.; Borromei, A. M.; Martínez, G.; Gutiérrez, M. A.; Cornou, M. E. y Olivera, D. 2007.** Palynofacial analysis in alkaline soils and paleoenvironmental implications: The Paso Otero 5 archaeological site (Necochea District, Buenos Aires province, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 24: 34-47.
- Günther, A. 1866.** Catalogue of fishes in the British Museum. Catalogue of the Physostomi, containing the families Salmonidae, Percopsidae, Galaxidae, Mormyridae, Gymnarchidae, Esocidae, Umbridae, Scombresocidae, Cyprinodontidae, in the collection of the British Museum, *Cat. Fishes* v. 6: i-xv + 1-368.
- Gutiérrez, M. A.; Martínez, G.; Luchsinger, H.; Grill, S.; Zuccol, A.; Hassan, G.; Barros, M. P.; Kaufmann, C. A. y Álvarez, C. 2011.** Paleoenvironments in the Paso Otero locality during Late Pleistocene-Holocene (Pampean region, Argentina): an interdisciplinary approach. *Quaternary International* 245, 37-47.
- Hancock, J. 1828.** Notes on some species of fishes and reptiles, from Demerara, presented to the Zoological Society by John Hancock, Esq., corr. memb. Zool. Soc. In a letter addressed to the secretary of the Society. *Zoological Journal*, London, 4: 240-247.
- Hardman, M. 2005.** The phylogenetic relationship among nondiplomystid catfishes as inferred from mitochondrial cytochrome b sequences; the search for the ictalurid sister taxon (Otophysi: Siluriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37(3): 700-720.
- Heil, C.; King, J.; Zárate, M. A. y Schultz, P. H. 2002.** Paleomagnetic and environmental magnetic studies of Pampeano Loess Deposits from Centinela del Mar, Argentina. *EOS Trans. AGU Suppl.*, 83 GP71A-0974.
- Higuchi, H.; Birindelli, J. L.; Sousa, L. y Britski, H. 2007.** *Merodoras nheco*, new genus and species from Rio Paraguay basin, Brazil (Siluriformes, Doradidae), and nomination of the new subfamily Astrodoradinae. *Zootaxa* 1446, 31-42.
- Hoedeman, J. J. 1952.** Notes on the ichthyology of Surinam (Dutch Guiana). The catfish genera *Hoplosternum* and *Callichthys*, with key to the genera and groups of the family Callichthyidae. *Beaufortia* 12, 1-12.
- Hoedeman, J. J. 1960a.** Studies on callichthyid fishes. 3. Notes on the development of *Callichthys* (1) (Pisces, Siluriformes). *Bulletin of Aquatic Biology* 1(9): 53-72.
- Hoedeman, J. J. 1960b.** Studies on callichthyid fishes. 4. Development of the skull of *Callichthys* and *Hoplosternum* (1) (Pisces, Siluriformes). *Bulletin of Aquatic Biology* 1(10): 73-84.
- Hoedeman, J. J. 1960c.** Studies on callichthyid fishes. 5. Development of the skull of *Callichthys* and *Hoplosternum* (2) (Pisces, Siluriformes). *Bulletin of Aquatic Biology* 2(13):

214–36.

- Hoedeman, J. J. 1960d.** Studies on callichthyid fishes. 6. The axial skeleton of *Callichthys* and *Hoplosternum* (Pisces, Siluriformes). *Bulletin of Aquatic Biology* 2(13): 21–36.
- Howes, G. J. 1983.** The cranial muscles of loricarioid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters (Teleostei: Siluriformes). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* 45(6): 309–345.
- Howes, G. J. y Teugels, G. G. 1989.** Observations on the ontogeny and homology of the pterygoid bones in *Corydoras paleatus* and some other catfish. *Journal of Zoology* 219: 441–456.
- Hubbs, C. L. y Hibbard, C. W. 1951.** *Ictalurus lamda*, a new catfish, based on a pectoral spine from Pliocene of Kansas. *Copeia* 1951:8–14.
- Hurtado, M.; Dillon, A. y Castillo, R. 1985.** Incidencia de factores pedogenéticos en suelos del Partido de Carlos Tejedor. Primeras Jornadas Geológicas de la Provincia de Buenos Aires, *Actas*: 23-35, Tandil.
- Huysentruyt, F. y Adriaens, D. 2005.** Descriptive osteology of *Corydoras aeneus* (Siluriformes: Callichthyidae). *Cybium* 29 (3).
- Iribarne, O (ed.) 2001.** *Reserva de la biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata, 320 pp.
- Iriondo, M. 1980.** El Cuaternario de Entre Ríos. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 11: 125-141.
- Iriondo, M. 1984.** The Quaternary of Northeastern Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 2: 51-78 A.A. Balkema, Rotterdam.
- Iriondo, M. 1994.** Los climas cuaternarios de la región pampeana. Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" (*Nueva Serie*) 4 (2): 6-46, Santa Fe.
- Iriondo, M. 1999.** Climatic changes in the South American plains: Record of a continental-scale oscillation. *Quaternary International* 57/58: 93-122.
- Iriondo, M. 2010.** *Geología del Cuaternario en Argentina*. Editorial Moglia, Corrientes, Argentina, 437 pp.
- Iriondo, M. y García, N. 1993.** Climatic variations in the Argentinian plains during the last 18.000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 101: 209-220.
- Iriondo, M. y Kröhling, D. 1995.** El sistema eólico pampeano. Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" (*Nueva Serie*) 5 (1): 5-80, Santa Fe.
- Iriondo, M. y Kröhling, D. 2007.** Geomorfología y sedimentología de la cuenca superior del río Salado (sur de Santa Fe y noroeste de Buenos Aires, Argentina). *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 14(1): 1-23.

- Iriondo, M. y Kröhling, D. 2008.** Cambios ambientales en la cuenca del Uruguay (desde el presente hasta dos millones de años atrás). *Colección Ciencia y Técnica*, Universidad Nacional del Litoral, 358 pp.
- Isla, F. I.; Rutter, N. W.; Schanck, J. E. y Zárate, M. A. 2000.** La transgresión Belgranense en Buenos Aires. Una revisión a cien años de su definición. *Rev. Cuat. y Cienc. Amb.* 1: 3-14.
- Javonillo, R.; Malabarba, L. R.; Weitzman, S. H. y Burns, J. R. 2010.** Relationships among major lineages of characid fishes (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), based on molecular sequence data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 54: 498-511.
- Jenyns, L. 1842.** Fish. Pp. 115-117. In: Jenyns, L. The zoology of the voyage of H. M. S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, R. N., during the years 1832 to 1836. London. Smith, Elder, and Co. Issued in 4 parts. Fish, Voyage Beagle: i-xvi + 1-172, Pls. 1-29.
- Johnson, G. D. 1984.** Percoidei: development and relationships. In: G. H. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall y S. L. Richardson (eds.) *Ontogeny and systematics of fish. American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, Special Publication 1: 464-498.
- Kaatz, I. M. y Stewart, D. S. 1997.** The evolutionary origin and functional divergence of sound production in catfishes: Stridulation mechanisms. *Journal of Morphology.* 232: 272.
- Kleinert, K. y Strecker, M. R. 2001.** Climate change in response to orographic barrier uplift: Paleosol and stable isotope evidence from the Neogene Santa María basin, northwestern Argentina. *Geological Society of America Bulletin* 113 (6): 728-742.
- 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.
- Kraglievich, J. L. 1953.** La llanura bonaerense a través de un perfil geológico. *Revista Mundo Atómico* 14: 88-89.
- Kraglievich, J. L. 1959.** Contribuciones al conocimiento de la geología costera en la desembocadura del arroyo Malacara (provincia de Buenos Aires). *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* Geología 1:3-9.
- Kröhling, D. 1999.** Upper Quaternary geology of the lower Carcarañá Basin, North Pampa, Argentina. *Quaternary International* 57/58: 135-148.
- Kröhling, D. e Iriondo, M. 1999.** Upper Quaternary Paleoclimates of the Mar Chiquita area. North Pampa Argentina. *Quaternary International* 57/58: 149-163.
- Kruse, E.; Deluchi, M.; Varela, L. y Laurencena, P. 1996.** Escenarios geoambientales en la llanura interserrana de la Provincia de Buenos Aires. XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Explotación de Hidrocarburos, *Actas* IV: 117-130.
- Kruse, E.; Laurencena, P.; Deluchi G. y Varela L. 1997.** Caracterización de la red de drenaje

- para la evaluación hidrológica en la región Interserrana (provincia de Buenos Aires). *Actas Congreso Nacional de Hidrogeología* 1: 133-134.
- Kukla, G. 2000.** The last interglacial. *Science*, 287: 987- 988.
- Kullander, S. O. 1998.** A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). In: Malabarba, L.R., Reis R.E., Vari, R.P., Lucena, Z.M., Lucena, C.A.S. (eds), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, Porto Alegre, Edipucrs, 461–498 pp.
- Kullander, S. O. 2003.** Familiy Synbranchidae. In: Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. (eds.). *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, p. 594-595.
- Lacépède, 1803.** Histoire naturelle des poissons, par le citoyen La Cépède, membre de l'Institut National, et Professeur du Museum d'Histoire Naturelle. 1798-1803. Vol. 5 of 5 vols.
- Ladich, F. 1997a.** Agonistic behaviour and significance of sounds in vocalizing fish. *Mar. Fresh. Behav. Physiol.* 29: 87–108.
- Ladich, F. 1997b.** Comparative analysis of swimbladder (drumming) and pectoral (stridulation) sounds in three families of catfishes. *Bioacoustics* 8:185–208.
- Lagler, K.; Bardach, R.; Miller, R. y Passino, D. 1977.** *Ichthyology*. 2nd ed. John Willey & Sons, New York, 506 pp.
- Lerliche, M. 1907.** Observations sur les Poissons du Patagonien recenment signales par M. F. Ameghino. *Annales de la Societe Geologique du Nord*, 36: 129-137.
- Lezcano, M. J.; Pardiñas, U. F. y Tonni, E. P. 1993.** Restos de vertebrados en el Holoceno del nordeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Sistemática y Paleoambientes. *Ameghiniana* 30: 332.
- Lima, F. C. T. 2006.** Revisao taxonomica e relacoes filogenéticas do genero *Salminus* (Teleostei: Ostariophysii: Characiformes: Characidae). Unpublished Ph.D. doctoral dissertation, Instituto de Biociencias, Universidade de Sao Paulo, Sao Paulo, Brazil, 253 pp.
- Liotta, J. 2005.** *Distribución geográfica de los peces de agua continentales de la Argentina*. Serie Documento. ProBiota 3: 701 pp.
- López, H. L. 2001.** Estudio y uso sustentable de la biota austral: Ictiofauna Continental Argentina. *Rev. Cubana Invest. Pesq.* (Supl. especial, versión electrónica). ISSN CUB 02138-8452.
- López, H. L.; Menni, R. C. y Ringuelet, R. A. 1981.** Bibliografía de los peces de agua dulce de Argentina y Uruguay 1967- 1981. *Biología Acuática* 1: 1-100.
- López, H. L.; Menni, R. C. y Ringuelet, R. A. 1982.** Bibliografía de los peces de agua dulce de Argentina y Uruguay, Suplemento 1982. *Biología Acuática* 3: 1-26.
- López, H. L.; Casciotta, J. R.; Miquelarena, A. M. y Menni, R. C. 1984.** Nuevas localidades

- para peces de agua dulce de la Argentina IV. Adiciones a la ictiofauna del Río Uruguay y algunos afluentes. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 19 (2): 73-87.
- López, H. L.; Casciotta, J. R.; Miquelarena, A. M. y Menni, R. C. 1986.** Especies capturadas durante los muestreos. En: L.B. Prenski & C. Baigún: Resultados de la prospección pesquera en el embalse de Salto Grande. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 6: 77-102.
- López, H. L.; Menni, R. C. y Miquelarena, A. M. 1987.** Lista de los peces de agua dulce de la Argentina. *Biología Acuática* 12: 1-50.
- López, H. L.; Menni, R. C. y Ringuelet, R. A. 1989.** Bibliografía de los peces de agua dulce de Argentina y Uruguay. Suplemento 1988. Ministerio de Asuntos Agrarios y Pesca, Provincia de Buenos Aires, 42 pp.
- López, H. L. y Miquelarena, A. M. 1991.** Los Hypostominae (Pisces: Loricariidae) de Argentina. En: Z.A. Castellanos (Dir.), *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina, Profadu*, CONICET 40 (2): 1-64.
- López, H. L. y Miquelarena, A. M. 2005.** *Biogeografía de los Peces Continentales de la Argentina*, Pp. 509-550. En: J. Llorente Bousquets y J. J. Morrone (Eds.). Regionalización biogeográfica en Latinoamérica y tópicos afines. *Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática*.
- López, H. L.; Bonetto, A. A.; Gómez, S. E. y Protogino, L. C. 1993.** Bibliografía Argentina del género *Prochilodus* (Pisces: Curimatidae). *Biología Acuática* 17: 1-27.
- López, H. L.; Menni, R. C. y Protogino, L. C. 1994.** Bibliografía de los peces de agua dulce de Argentina y Uruguay. Suplemento 1993. En: *Situación Ambiental de la Provincia de Buenos Aires. A. Recursos y rasgos naturales en la evaluación ambiental* 4 (26): 1-20.
- López, H. L.; Morgan, C. C. y Montenegro, M. J. 2002.** Ichthyological ecoregions of Argentina. *Documents Series, ProBiota*, online version (ISSN 1666-7328).
- López, H. L.; Miquelarena, A. M. y Menni, R. C. 2003.** Lista comentada de los peces continentales de la Argentina. *ProBiota, Serie Técnica y Didáctica* 5:1-87.
- López, H. L.; Menni, R. C.; Donato, M. y Miquelarena, A. M. 2008.** Biogeographical revision of Argentina (Andean and Neotropical Regions): an analysis using freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 35: 1564–1579.
- López-Arbarello, A. 2004a.** The record of Mesozoic fishes from Gondwana (excluding India and Madagascar), En: G. Arratia y A. Tintori (eds.), *Mesozoic fishes 3 Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 597-624 pp.
- López-Arbarello, A. 2004b.** Taxonomy of the genus *Percichthys* (Perciformes: Percichthyidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 15: 331-350.
- López Cazorla, A. L.; Durán, W. y Tejera, L. 2003.** Alimentación de la ictiofauna del río Sauce Grande, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Biología acuática*, 20: 73-79.

- López-Fernández, H.; Arbour, J. H.; Winemiller, K.O. y Honeycutt, R. L. 2013.** Testing for ancient adaptive radiations in neotropical cichlid fishes. *Evolution*, 67: 1321–1337.
- Lorandi, A. M. et al. 1975.** “La fase Las Lomas de la Tradición Cultural Chaco-Santiagoense”. *Etnia* n° 31, art. 84: 1-12.
- Lucinda, P. H. F. 2003.** Family Poeciliidae (Livebearers). *In*: Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. (eds.). *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, p. 555-581.
- Lundberg, J. G. 1975a.** Homologies of the upper shoulder girdle and temporal region bones in catfishes (Order Siluriformes), with comments on the skull of the Helogeneidae. *Copeia* 1975:66–74.
- Lundberg, J. 1975b.** The fossil catfishes of North America. *Papers on Paleontology. University of Michigan, C. W. Hibbard memorial*, 2 (11): 1-51.
- Lundberg, J. 1993.** African- South American freshwater fish clades and continental drift: problems with a paradigm *En*: P. Goldblatt (ed.), *The biotic relationships between Africa and South America*. Yale University Press, 156-199 pp.
- Lundberg, J. 1997.** Fishes of the La Venta fauna: additional taxa, biotic and paleoenvironmental implications. Pp. 67–91. *In*: R.F. Kay, R.L. Madden, R.H. Cifelli & J.J. Flynn (Eds.). *Vertebrate paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta. Smithsonian Institution Press*, 608p.
- Lundberg, J. 1998.** The temporal context for the diversification of Neotropical fishes. *In*: Malabarba, L.R.; Reis, R.E., Vari, R.P.; Lucena, Z.M. y Lucena, C.A.S. (Eds.). *Phylogeny and classification of Neotropical Fishes*, Porto Alegre, Edipucrs. Pp. 49-68.
- Lundberg, J. 2005.** *Brachyplatystoma promagdalenae*, new species, a fossil goliath catfish (Siluriformes: Pimelodidae) from the Miocene of Colombia, South America. *Neotropical Ichthyology* 3 (4): 597-605.
- Lundberg, J. y Baskin, J. N. 1969.** The caudal skeleton of the catfishes, order Siluriformes. *American Museum Novitates*, 2398: 1–49.
- Lundberg J.; Machado-Allison, A. y Kay, R. F. 1986.** Miocene characid fishes from Colombia: evolutionary stasis and extirpation. *Science* 234: 208-209.
- Lundberg, J.; Linares, O.; Nass, P. y Antonio, M. E. 1988.** *Phractocephalus hemiolepis* (Pimelodidae: Siluriformes) from the Late Miocene Urumaco formation, Venezuela: a further case of evolutionary stasis and local extinction among South American fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 8(2): 131-138.
- Lundberg, J., Linares, M. E. y Mago-Leccia, F. 1991a.** *Gladioglanis conquistador* n. sp. (Siluriformes: Pimelodidae) from Ecuador and diagnoses of two subfamilies, Rhamdiinae and Pseudopimelodinae. *Copeia* 1991: 190-209.
- Lundberg, J., Mago-Leccia, F. y Nass, P. 1991b.** *Exallooduntus aguanai*, a new genus and

species of Pimelodidae (Pisces: Siluriformes) from deep river channels of South América, and delimitation of the subfamily Pimelodinae. *Proceedings of the Biological Society Washington*, 104 (4): 840-869.

Lundberg, J.; Marshall, L.; Guerrero, J.; Horton, B.; Malabarba, M. C. y Wesselingh, F. 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. En: L.R. Malabarba, R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, BIDPUCRS, Porto Alegre, 13-48.

Lundberg, J. y Aguilera, O. 2003. The late Miocene *Phractocephalus* catfish (Siluriformes: Pimelodidae) from Urumaco, Venezuela: additional specimens and reinterpretation as a distinct species. *Neotropical Ichthyology* 1 (2): 97-109.

Lundberg, J. y Littmann, M. W. 2003. Family Pimelodidae (Longwhiskered catfishes). Pp. 432-446. In: Reis, E.R.; S.O. Kullander & C. Ferraris Jr. (Eds.). *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Edipucrs. 729p.

Lundberg, J., Sabaj Pérez, M. H., Dahdul, W. M. y Aguilera, O. 2010. The Amazonian Neogene fish fauna; pp. 281–300 en C. Hoorn y F. Wesselingh (eds.), *Amazonia: Landscape and Species Evolution. A Look into the Past*. Wiley-Blackwell, Chichester, U.K.

Lütken, C. F. 1874. Siluridae novae Brasiliae centralis a clarissimo J. Reinhardt in provincia Minas-geraës circa oppidulum Lagoa Santa, praecipue in flumine Rio das Velhas et affluentibus collectae, secundum caracteres essentielles, breviter descriptae. Oversigt over Selskabets verksomhed, Kongelige Danske Videnskabernes selskab., Kjobenhavn, 1873, 29–36.

MacAllister, D. E. 1968. Evolution of the branchiostegal rays and classification of teleostome fishes. *Bull. Natl. Mus. Canada* 221: 239 pp.

Mai, A. C., A. M. y Vieira, J. P. 2005. Salinity influence on the growth of *Jenynsia multidentata* Jenyns (Pisces). *Revista Brasileira de Zoologia*, 22 (3): 780-783.

Maisey, J. 1991 Santana Fossils, an Illustrated Atlas. *T.F.A. Publications*, 459 pp., Neptune City, New Jersey.

Malabarba, L.; Reis, R.; Vari, R.; Lucena, Z. y Lucena, C. (eds.) 1998. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, BIDPUCRS, Porto Alegre, 613 pp.

Malabarba, L. R. 1998b. Monophyly of the Cheroidontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). Pp. 193-233. In: *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena & C.A.S. Lucena (eds.) EDIPURCRS Porto Alegre, 602pp.

Malabarba, L. R. y Weitzman, S. H. 2003. Description of new genus with six new species from southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Sér. Zool.*, Porto Alegre, 16(1):67-151.

- Malabarba, M. C. S. L. 1988.** Loricariid dermal plate and pectoral fin spines (Osteichthyes, Siluriformes). *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, Sér. Zool.*, 5: 1-5.
- Malabarba, M. C. 1998a.** *Megacheiroidon*, a new fossil genus of characiform fish (Ostariophysi: Characidae) from Tremembé Formation, Tertiary of Sao Pablo Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 8: 193-200.
- Malabarba, M. C.; Zuleta, O. y del Papa, C. 2006.** *Proterocara argentina*, a new fossil cichlid from the Lumbrera Formation, Eocene of Argentina. *Journal of vertebrate Paleontology* 26: 267-275.
- Malabarba, M. C. y Lundberg, J. G 2007.** A fossil loricariid catfish (Siluriformes: Loricarioidea) from the Taubaté Basin, eastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 5 (3): 263-270.
- Malabarba, M. y Malabarba, L. 2008.** A new cichlid *Tremembichthys garciae* (Actinopterygii, Perciformes) from the Eocene-Oligocene of eastern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11:59–68.
- Malabarba, M. C. y Malabarba, R. L. 2010.** Biogeography of Characiformes: an evaluation of the available information of fossil and extant taxa; pp. 317–336 en J. S. Nelson, H. P. Schultze, and M. V. H. Wilson (eds.), *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- Malabarba, M. C.; Malabarba, L. R. y del Papa, C. 2010.** *Gymnogeophagus eocenicus* (Perciformes: Cichlidae), an Eocene cichlid from the Lumbrera Formation in Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:341–350.
- Malabarba, M. C.; Malabarba, L. R. y López-Fernández, H. 2014.** On the Eocene cichlids from the Lumbrera Formation: additions and implications for the Neotropical ichthyofauna, *Journal of Vertebrate Paleontology* 34:1, 49-58
- Marshall, L. G.; Webb, S.; Sepkoski Jr., J. y Raup, D. 1982.** Mammalian evolution and the great American interchange. *Science* 215, 1351–1357.
- 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.; Berta, A.; Hoffstetter, R.; Pascual, R.; Reig, O. A.; Bombin, M. y Mones, A., 1984.** Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata Mémoire Extraordinaire* 1984:1-76.
- Marshall, L. G. y Cifelli, R. L. 1990.** Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic land mammal age faunas, South America. *Palaeovertebrata* 19: 169-210.
- Marshall, L. G.; Swisher, C. C.; Lavenu, A.; Hoffstetter, R. y Curtis, C., 1992.** Geochronology of the mammal-bearing late Cenozoic on the northern Altiplano, Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences* 5:1-19.

- Marshall, L. G. y Sempere, T. 1993.** Evolution of the Neotropical Cenozoic land Mammal Fauna in its geochronologic stratigraphic, and tectonic context. Pp. 329-392. In: P. Goldblatt (ed.), *Biological Relationships between Africa and South America*. Yale University Press. New Haven.
- Martínez, G. 1999.** Tecnología, subsistencia y asentamiento en el curso medio del Río Quequén Grande: Un enfoque arqueológico. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), La Plata.
- Martínez, G. 2006.** Arqueología del curso medio del río Quequén Grande: estado actual y aportes a la arqueología de la región pampeana. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 31, 249-275.
- Mattox, G. M. T.; Toledo-Piza, M. y Oyakawa, O. T. 2006.** Taxonomic study of *Hoplias aimara* (Valenciennes, 1846) and *Hoplias macrophthalmus* (Pellegrin, 1907) (Ostariophysi, Characiformes, Erythrinidae). *Copeia* 3: 516-528.
- Menni, R. 2004.** Peces y ambientes en la Argentina continental. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5:1-316.
- Mees, G. F. 1974.** The Auchenipteridae and Pimelodidae of Suriname (Pisces, Nematognathi). *Zoologische Verhandelingen*, 132:1-256.
- Menezes, N. A. 1987.** Três espécies novas de *Oligosarcus* Günther, 1864 e redefinição taxonômica das demais espécies do gênero (Osteichthyes, Teleostei, Characidae). *Boletim de Zoologia*, Universidade de São Paulo, 11: 1-39.
- Menezes, N. A. 1988.** Implications of the distribution patterns of the species of *Oligosarcus* (Teleostei, Characidae) from central and southern South America. Pp. 295-304. En: Hyer, W.R. & P.E. Vanzolini (Eds.). *Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns*. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, 488p.
- Miquelarena, A. M. 1986.** Estudio de la dentición en peces caracoideos de la República Argentina. Contribución Científica N° 234 del Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet". *Biología Acuática* N° 8.61 pp.
- Miquelarena, A. M. y Protogino, L. C. 1996.** Una nueva especie de *Oligosarcus* (Teleostei, Characidae) de la cuenca Del Rio Paraná, Misiones, Argentina. *Iheringia, Série Zoologia*, Porto Alegre, (80): 111-116.
- Mirande, J. M. 2010.** Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology* 8: 385–568.
- Monsch, K. A. 1998.** Miocene fish faunas from the northwestern Amazonia basin (Colombia, Peru, Brazil) with evidence of marine incursions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 143: 31-50.
- Moyer, G.; Burr, B. M. y Krajewski, C. 2004.** Phylogenetic relationships of thorny catfishes (Siluriformes: Doradidae) inferred from molecular and morphological data. *Zoological*

Journal of the Linnean Society 140, 551–575.

- Muizon de, C.; Gayet, M.; Lavenu, A.; Marshall, G. y Sigé, B. 1983.** Late Cretaceous vertebrates including mammals, from Tiupampa, southcentral Bolivia. *Geobios*, 16(6): 747-753.
- Murray, A. M. 2000.** Eocene cichlid fishes from Tanzania, East Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:651–664.
- Murray, A. M. 2001.** The fossil record and biogeography of the Cichlidae (Actinopterygii: Labroidei). *Biological Journal of the Linnean Society* 74:517–532.
- Neiff, J. J. 2001.** Diversity in some tropical wetland systems of South America. En: B. Gopal, W. Junk y J. Davis (Eds.), *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*, Vol II. Backhuys Publish., The Netherlands, pp 157-186.
- Nelson, J. S. 1984.** *Fishes of the world*. New York: John Wiley.
- Nelson, J. S. 1994.** *Fishes of the World*. Tercera edición. John Wiley & Sons, 600 p.
- Nelson, J. S. 2006.** *Fishes of the world*. John Wiley & Son, Hokoken, New Jersey. 601 pp.
- Nijssen, H. e Isbrucker, I. J. H. 1979.** Chronological enumeration of nominal species and subspecies of *Corydoras* (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). *Bulletin of Zoology Museum University Amsterdam* 6(17): 129–135.
- Nijssen, H. e Isbrucker, I. J. H. 1980.** A review of the genus *Corydoras* La cépede, 1803 (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). *Bijdrage Dierkunde* 50(1): 190–220.
- Nijssen, H. e Isbrucker, I. J. H. 1983.** A review of the genus *Corydoras* from Colombia, with descriptions of two new species (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). *Beaufortia* 33(5): 53–71.
- Nijssen, H. e Isbrucker, I. J. H. 1986.** A review of the genus *Corydoras* from Peru and Ecuador (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). *Studies of the Neotropical Fauna & Environment* 21(1/2): 1–68.
- Noriega, J. I.; Carlini, A. A. y Tonni, E. P. 2004.** Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del Arroyo Ensenada (Departamento Diamante, Provincia de Entre Ríos). En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino*, INSUGEO, *Miscelánea*, 12:71-76.
- Oliveira, E., 1999.** Quaternary vertebrates and climates from southern Brazil. En: Tonni, E.P. y Cione, A.L. (Eds.). *Quaternary vertebrate paleontology in South America. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12:61-73.
- Oliveira, C.; Avelino, G. S.; Abe, K. T.; Mariguela, T. C.; Benine, R. C.; Ortí, G.; Vari, R. P. y Correa e Castro, R. M. 2011.** Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC Evolutionary Biology* 11: 275.
- Orbigny, A. D'. 1842.** Voyage dans l'Amerique meridionale, 3, part 4. Paleontologie. P.

Bertrand, 188 pp. Paris.

- Ortí, G. y Meyer, A. 1997.** The radiation of characiform fishes and the limits of resolution of mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Systematic Biology*. 46: 75–100.
- Ortiz-Jaureguizar, E. 1986.** Evolución de las comunidades de mamíferos sudamericanos: un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, *Actas 2*: 191-208.
- Oyakawa, O. T. 2003.** Family Erythrinidae (Trahiras), p. 238–240. En: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America. R. E. Reis, S. O. Kullander, and C. J. Ferraris, Jr. (eds.). EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Pardiñas, U. F. J. y Deschamps, C. 1996.** Sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) pleistocénicos del sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): aspectos sistemáticos, paleozoogeográficos y paleoambientales. *Estudios Geológicos*, 52(5-6): 367-379.
- Pardiñas, U. F. J.; Gelfo, J.; San Cristóbal, J.; Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1996.** Una tafocenosis de organismos marinos y continentales en el Pleistoceno superior en el sur de la provincia de Buenos Aires. *13° Congreso Geológico Argentino y 2° Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Buenos Aires), *Actas 5*: 95-111.
- Parenti, L. R. 1981.** A phylogenetic and biogeographic analysis of ciprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 168: 335-557.
- Pascual, R. 1970.** Evolución de comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados cenozoicos de Argentina. *Actas IV Congr. Latinoamer. Zool.*, Caracas, pp. 991–1088.
- Pascual, R. 1984a.** Las sucesión de las Edades mamíferos, de los climas y del diastrofismo sudamericano durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 36: 15-37. Buenos Aires.
- Pascual, R. 1984b.** Late Tertiary mammals of southern South America as indicators of climatic deterioration. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 2: 1-30.
- Pascual, R.; Ortega Hinojosa, E. J.; Gondar, D. y Tonni, E. 1965.** Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de Buenos Aires*, 6: 165-193.
- Pascual, R. y Fidalgo, F. 1972.** The problem of the Plio-Pleistocene boundary in Argentina (South America). International Colloquium on the Problem “The Boundary between Neogene and Quaternary”, Collection of Papers, Moscú, 2, 1-58.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. O. 1990.** Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Pascual, R.; Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J. L. 1996.** Land Mammals: Paradigm for

- Cenozoic American Geobiot Evolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 265-319.
- Patterson, C. 1975.** The distribution of Mesozoic freshwater fishes. *Mémoires du Muséum nationale d'Histoire naturelle*, Paris 88: 156-173.
- Perdices, A.; Bermingham, E.; Mantilla, A. y Doadrio, I. 2002.** Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei, Pimelodidae) in Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25(1): 172-189.
- Perdices, A.; Doadrio, I. y Bermingham, E. 2005.** Evolutionary history of the synbranchid eels (Teleostei: Synbranchidae) in Central America and the Caribbean islands inferred from their molecular phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 460-473.
- Pereira, S. M. 1988.** Revisión de *Bachmania chubutensis* Dolgopol, 1941 (Siluriformes, Teleostei) del Terciario inferior de Chubut, Argentina. Consideraciones preliminares. En: Jornadas Argentinas de paleontología de Vertebrados 5, *Resúmenes*: 13, La Plata, Argentina.
- Pianta de Risso, E. N. y Risso, F. J. J. 1953.** El «Cornalito» *Sorgentinia incisa* (Jenyns) n. g. y su ubicación sistemática (Atherinidae, Sorgentininae nueva subfamilia). *Trab. Mus. Tres Arroyos*, 1(1): 5-25.
- Pinna, M. C. C. 1992.** A new subfamily of Trichomycteridae (Teleostei, Siluriformes), lower Loricarioid relationships, and a discussion on the impact of additional taxa for phylogenetic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 106.
- Pinna, M. C. C. 1998.** Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes: historical overview and syntheses. Pp. 279-330. En: L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena & C.A.S. Lucena, *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre.
- Politis, G.; Gutiérrez, M. y Martínez, G. 1991.** Informe preliminar de las investigaciones en el sitio Paso Otero 1 (Partido de Necochea, Provincia de Buenos Aires). *Bol. Centro*, 3: 80-90.
- Ponce, J. F.; Rabassa, J.; Coronato, A. y Borromei, A. M. 2011.** Palaeogeographical evolution of the Atlantic coast of Pampa and Patagonia from the last glacial maximum to the Middle Holocene. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103: 363–379.
- Priem, F. 1911.** Poissons fossiles de la Republique Argentine. *Bulletin de la Société de Géologie, Paléontologie et Hydrologie* 11: 329-340.
- Prieto, A. R. 1996.** Late Quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa grassland of Argentina. *Quaternary Research*, 45(1): 73–88.
- Prieto, A. R. 2000.** Vegetational history of the late Glacial-Holocene transition in the grasslands of eastern Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 157: 167–188.

- Pruzsinszky, I. y Ladich, F. 1998.** Sound production and reproductive behavior of the armored catfish *Corydoras paleatus* (Callichthyidae). *Environ Biol. Fish.* 53: 183–191.
- Quattrocchio, M.; Deschamps, C.; Zavala, C.; Borromei, A.; Grill, S. y Guerstein, G.R. 1993.** Cuaternario del sur de la Provincia de Buenos Aires. Estratigrafía e inferencias paleoambientales. En: M. Iriondo (Ed.), *Quaternario de America del Sur. Holoceno*, II: 22-34. CADINQUA.
- Quattrocchio, M. E.; Grill, S. C. y Zavala, C. A. 1998.** Chronostratigraphic and palynozone chronosequences charts of Nepostá Grande Creek, southwestern Buenos Aires Province, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 11: 111-133.
- Quattrocchio, M. E.; Borromei, A. M.; Deschamps, C. M.; Grill, S. C. y Zabala, C. A. 2008.** Landscape evolution and climate changes in the Late Pleistocene-Holocene southern Pampa (Argentina): Evidence from palynology, mammals and sedimentology. *Quaternary Internacional* 181: 123-138.
- Quoy, J. R. C. & Gaimard, J. P. 1824-25.** Description des Poissons. Chapter IX. In: Freycinet, L. de, Voyage autour du Monde...exécuté sur les corvettes de L. M. "L'Uranie" et "La Physicienne," pendant les années 1817, 1818, 1819 et 1820. Paris. 192-401.
- Reed, H. D. 1924.** The morphology and growth of the spines of Siluroid fishes. *Journal of Morphology*, 38: 431-451.
- Reig, O 1961.** La paleontología de vertebrados en la Argentina. Retrospección y perspective. *Holmbergia* VI (17): 1-127.
- Regan, C. T. 1911a.** The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi I. Cyprinoidea. *Ann Mag Nat Hist* 8:13–34.
- Regan, C. T. 1911b.** The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi: 2. Siluroidea. *Ann Mag Nat Hist* 8:35–57.
- Reis, R. E. 1998.** Systematics, biogeography and the fossil record of the Callichthyidae: a review of the available data; pp. 351–362. En: L. R. Malabarba, R. Reis, R. P. Vari, Z. M. Lucena, and C. A. Lucena (eds.), *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.
- Reis, R. E. 2003.** Family Callichthyidae (armored catfishes). Pp. 291-309. En: R.E. Reis, S. O. Kullander & C.J. Ferraris (Eds.). *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*, Edipucrs, Porto Alegre.
- Ribeiro, A. C.; Cavallaro, M. C. y Froehlich, O. 2007.** *Oligosarcus perdido* (Characiformes, Characidae), a new species of freshwater fish from Serra de Bodoquena, upper Rio Paraguay basin, Brazil. *Zootaxa*, 1560: 43-53.
- Ringuelet, R. 1955.** Panorama zoogeográfico de la provincia de Buenos Aires. *Notas Museo La Plata* (Zool.) 18, 1–15.
- Ringuelet, R. A. 1961.** Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22:

151-170.

- Ringuelet, R. A. 1967.** Contaminación o polución del ambiente acuático con referencia especial a la que afecta el área platense. *Agro* 9 (15): 5-34.
- Ringuelet, 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 (3):1-122.
- Ringuelet, R. A.; Aramburu, R. H. y Alonso de Aramburu, A. 1967.** Los peces Argentinos de Agua Dulce. Comisión Investigaciones Científicas, Provincia de Buenos Aires. La Plata, pp. 602.
- Ringuelet, R. A. y Oresanz, J. M. 1969.** Complejo bentónico y peces. Albufera mar Chiquita, estudio preliminar 1967-68. En: Trabajos técnicos, IV etapa (1968-69). *Convenio Estudio Riqueza Ictícola*, La Plata.
- Roberts, T. R. 1973.** Interrelationships of ostariophysans. En: P.H. Greenwood, R.S. Miles y C. Patterson (eds.) *Interrelationships of fishes*, pp. 373-395. Avademic Press, New York.
- Roberts, T. R. 1975.** Characoid fish teeth from Miocene deposits in the Cuenca Basin, Ecuador. *J. Zool.* (London), 175: 259-271.
- Rodiles-Hernández, R.; Hendrickson, D. A.; Lundberg, J. G. y Humphries, J. M. 2005.** *Lacantunia enigmatica* (Teleostei: Siluriformes) a new and phylogenetically puzzling freshwater fish from Mesoamerica. *Zootaxa* 1000: 1-24.
- Rodriguez-Baulo, S.; Zurita, A. E.; Carlini, A. A. y Friedrich, J. 2009.** Los Pamphtheriidae (Xenarthra, Cingulata) de la provincia de Formosa, Argentina. Un estudio sistemático y paleobiogeográfico preliminar. *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas 2009*. (versión on line www.unne.edu.ar).
- Rosen, D. E. 1975.** A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology*, 24(4):431-464.
- Rosen, D. E. y Rumney, A. 1972.** Evidence of a second species of *Synbranchus* (Pisces, Teleostei) in South America. *American Museum Novitates* 2497: 1-45.
- Rosen, D. E. y Greenwood, P. H. 1976.** A fourth Neotropical species of synbranchid eel and the phylogeny and systematic of synbranchiform fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 157 (1): 1-69.
- Rubilar, A. 1992.** Peces fósiles del Terciario continental (Mioceno) de la formación Cura-Mallín, sector central-sur de Chile. Tesis de Magister (Inédito), *Universidad de Concepción, Escuela de Graduados*, 270 p.
- 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(1): 3-29.
- Ruiz Díaz, F. 2005.** Alimentación. Pp. 41-45. En: Casciotta, J.; Almirón, A. y Bechara, J. *Peces*

del Iberá. Hábitat y diversidad.

- Rusconi, C. 1946a.** Nuevos peces triásicos de El Callao, Mendoza. *Revista de la Sociedad de Historia y Geografía de Cuyo*, 1: 1-15.
- Rusconi, C. 1946b.** Nuevos peces triásicos de Mendoza. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 141: 148-153.
- Rusconi, C. 1946c.** Un pez jurásico de Mendoza. Notas Preliminares estudios, División de Geología, Ministerio de Agricultura, Brasil, 32: 1-9.
- Rusconi, C. 1947.** Más peces triásicos de Mendoza. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 143: 21-24.
- Rusconi, C. 1948a.** Dos nuevas especies de peces triásicos del Cerro Bayo. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza*, 2: 241-244.
- Rusconi, C. 1948b.** Apuntes sobre el Triásico y el Ordovícico de El Challao, Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza*, 2: 165-198.
- Rusconi, C. 1948c.** Nuevo plesiosaurio, pez y langostas de mar del Jurásico de Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza*, 2: 3-12.
- Rusconi, C. 1949a.** Sobre un pez Pérmico de Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza*, 3: 221-230.
- Rusconi, C. 1949b.** Acerca del pez pérmico *Neochallaia minor* y otras especies. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza*, 3: 231-236.
- Rusconi, C. 1952.** El maxilar del pez triásico "*Neochallaia minor*". *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 153: 157-160.
- Ruzzante, D. E.; Walde, S. J.; Macchi, P. J.; Alonso, M. y Barriga, J. P. 2011.** Phylogeography and phenotypic diversification in the Patagonian fish *Percichthys trucha*: the roles of Quaternary glacial cycles and natural selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103: 514–529.
- Sabaj, M. H. y Ferraris, C. J. 2003.** Doradidae. p. 456–469. In: R.E. Reis, S.O. Kullander & C.J. Ferraris, Jr. (eds.). Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucrs, Porto Alegre, Brazil.
- Sabaj Pérez, M. H.; Aguilera, O. A. y Lundberg, J. G. 2007.** Fossil catfishes of the families Doradidae and Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes) from the Miocene Urumaco Formation of Venezuela. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 156: 157–194.
- Sabaj, M.; Taphorn, D. C. y Castillo, O. 2008.** Two new species of thicklip thornycats, genus *Rhinodoras* (Teleostei: Siluriformes: Doradidae). *Copeia* 2008 (1): 207-224.
- Saitoh, K.; Miya, M.; Inoue, J. G.; Ishiguro, N. B. y Nishida, M. 2003.** Mitochondrial genomics of Ostariophysan Fishes: perspectives on phylogeny and biogeography. *Journal of Molecular Evolution*, 56: 464-472.

- Sangiorgi, D. 1901.** Nuovi formi di fossili del Paraná. *Riv. Ital. Paleont.* 7 (3): 61-98.
- Santos, R. S. 1973.** *Steindachneridion iheringi* (Woodward) un siluriforme da bacia de Paraíba, Estado de São Paulo. *Ann. Acad. Bras. Cien.* 45: 667.
- Schaeffer, B. 1947.** Cretaceous Tertiary Actinopterygian fishes from Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 89: 7-39.
- Schaefer, S. A. 1984.** Mechanical strength of the pectoral spine/girdle complex in *Pterygoplichthys* (Siluriformes: Loricariidae). *Copeia* 1984: 1004–1008.
- Schaefer, S. A. 1988.** Homology and evolution of the opercular series in the loricariid catfishes (Pisces: Siluroidei). *J. Zool. (Lond.)* 214: 81-93.
- Schaefer, S. A. 1990.** Anatomy and relationships of the Scoloplacid catfishes. *Proc Acad Nat Sci (Phil)* 142:167–210.
- Schaefer, S. A., 1998.** Conflict and resolution: impact of new taxa on phylogenetic studies of the Neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae). In: Malabarba, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, Z.M.S., Lucena, C.A.S. (Eds.), *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, pp. 375–400.
- Schaefer, S. A. y Lauder, G. V. 1986.** Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricaroid catfishes. *Syst Zool* 35:489–508.
- Schnack, J. A.; De Francesco, F. O.; Colado, U. R.; Novoa, M, L. y Schnack, E. J. 2000.** Humedales antrópicos: su contribución para la conservación de la diversidad en los dominios subtropical y pampásico de la Argentina. *Ecología Austral* 10: 63-80.
- Schultz, L. P. 1948.** A revision of six subfamilies of atherine fishes, with descriptions of new genera and species. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 98 (3220): 1-48.
- Schultz, P. H.; Zárate, M.; Hames, B.; Koeberl, B. C.; Bunch, T.; Storzer, D.; Renne, P. y Wittke, J. 2004.** The Quaternary impact record from the Pampas, Argentina. *Earth and Planetary Science Letters*, 219: 221-238.
- Scillato-Yané, G. J.; Carlini, A. A.; Tonni, E. P. y Noriega, J. I. 2005.** Paleobiogeography of the Late Pleistocene Pamphtheres of South America, *Journal of South American Earth Sciences* 20:131-138.
- Shibatta, O. A. 2003.** Pseudopimelodidae (Bumblebee catfishes, dwarf marbled catfishes). p. 401-405. En R.E. Reis, S.O. Kullander and C.J. Ferraris, Jr. (eds.) *Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Porto Alegre: EDIPUCRS, Brasil.
- Shibatta, O. A. y Hoffmann, A. C. 2005.** Variação geográfica em *Corydoras paleatus* (Jenyns, 1842) (Siluriformes, Callichthyidae) do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(2): 366-371.
- Sidlauskas, B. L. y Vari, R. P. 2008.** Phylogenetic relationships within the South American fish family Anostomidae (Teleostei: Ostariophysii: Characiformes). *Zool. J. Linn. Soc.* 154

(1):70-210.

- Sidlauskas, B. L. y Vari, R. P. 2012.** Diversity and distribution of anostomoid Fishes (Teleostei: Characiformes) throughout the Guianas. *Cybium* 36: 71-103.
- Sidlauskas, B. L.; Mol, J. H. y Vari, R. P. 2011.** Dealing with allometry in linear and geometric morphometrics: a taxonomic case study in the *Leporinus cylindriformis* group (Characiformes: Anostomidae) with description of a new species from Surinam. *Zoological Journal of the Linnean Society* 162 (1): 103-130.
- Silfvergrip, A. M. C. 1996.** A systematic revision of the neotropical catfish genus *Rhamdia* (Teleostei, Pimelodidae). Stockholm. 1-156, Pls. 1-8.
- Sinha, B. M. 1962.** The morphology of *Wallago attu* (BL. Et SCHN.) (The air bladder and ossicles). *Agra. Univ. J. Res.* 11: 49- 57.
- Soibelzon, H. L.; Zurita, A. E.; Morgan, C C.; Rodríguez, S.; Gasparini, G. M.; Soibelzon, E.; Schubert, B. W. y Miño-Boilini, A. R. 2010.** Primer registro fósil de *Procyon cancrivorus* (G. Cuvier, 1798) (Carnivora, Procyonidae) en la Argentina. *Rev. Mex. Cienc. Geol.* 27 (2): 313-319.
- Sullivan, P.; Lundberg, J. G. y Hardman, M. 2006.** A phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei: Siluriformes) using *rag1* and *rag2* nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41(3): 636-662.
- Sverlij, S.; Spinach Ross, A. y Orti, G. 1993.** Sinopsis de los datos biológicos y pesqueros del sábalo *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1847). *FAO Sinopsis sobre la pesca*, N° 154, Roma, 64 p.
- Tilak, R. 1961.** The osteocranium and Weberian apparatus of *Eutropiichthys vaccha* Ham. A study of interrelationship. *Anat. Anz.* 167: 413-430.
- Tilak, R. 1963.** Studies on the nematognathine pectoral girdle in relation to taxonomy. *Ann Mag Nat Hist* 13:145–155.
- Tilney, R. L. y Hecht, T. 1990.** The food habits of two co-occurring marine catfish *Galeichthys feliceps* and *G. ater* along the Southeast coast of South Africa. *J Zool (Lond)* 221:171–193.
- Toledo, M. 2005.** Secuencias pleistocenas “lujanenses” en su sección tipo: Primeras dataciones C14 e implicancias estratigráficas, arqueológicas e históricas- Luján- Jáuregui. *R.A.G.A.*, 60 (2): 417- 424.
- Tomassini, R. L. 2012.** Estudio tafonómico y bioestratigráfico de los vertebrados de la Formación Monte Hermoso (Plioceno) en su localidad tipo, provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur, 300 pp. [Inédita].
- Tomassini, R. L.; Montalvo, C. y Deschamps, C. 2013.** Biostratigraphy and biochronology of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene) at its type locality, Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 48: 31-42.
- Tonni, E. P. 2006.** Cambio climático en el Holoceno tardío de la Argentina. Una síntesis con

énfasis en los últimos 1000 años. *Folia Histórica del Nordeste* 16, 187-195.

- Tonni, E. P. 2009.** Las unidades portadoras de vertebrados del Cuaternario de las regiones Mesopotámica y Pampeana oriental de la Argentina. Ensayo de correlación. En: A.M. Riberio, S.G. Bauermann, C.S. Scherer (org) Quaternário do Rio Grande do Sul: integrando conhenimentos. *Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia*, 57-66.
- Tonni, E. y Fidalgo, F 1978.** Consideraciones sobre los cambios climáticos durante el Pleistoceno tardío- Reciente en la provincia de Buenos Aires. Aspectos ecológicos y zoogeográficos relacionados. *Ameghiniana* 15 (1 -2): 235-253.
- Tonni, E. P. y Laza, J. H. 1980.** Las aves de la fauna local Paso de Otero (Pleistoceno tardío) de la provincia de Buenos Aires. Su significación ecológica, climática y zoogeográfica. *Ameghiniana* 17, 313–322.
- Tonni, E. y Cione, A. L. 1984.** A thanatocenosis of continental and marine vertebrates in the Las Escobas Formation (Holocene) of Northeastern Buenos Aires Province, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 2(6): 93-113.
- Tonni, E. y Cione, A. 1997.** Did the Argentine Pampean Ecosystem Exist in the Pleistocene? *Current Research in the Pleistocene*, 14: 131-133.
- Tonni, E. P.; Prado, J. L.; Menegaz, A. N. y Salemme, M. C. 1985.** La Unidad Mamífero (Fauna) Lujanense. Proyección de la estratigrafía mamaliana al Cuaternario de la Región Pampeana. *Ameghiniana* 22 (3-4): 255-261.
- Tonni, E. P.; Alberdi, M. T.; Prado, J. L.; Bargo, M. S. y Cione, A. L.1992.** Changes of mammal assemblages in the Pampean region (Argentina) and their reation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 95: 179- 194.
- Tonni, E. P., Cione, A. L. y Figini, A. J. 1999a.** Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 147: 257-291.
- Tonni, E. P., Nabel, P., Cione, A. L., Etchichury, M., Tófaló, R., Scillato-Yané, G. J., San Cristóbal, J., Carlini, A. A. y Vargas, D. 1999b.** The Ensenada and Buenos Aires formations (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 12: 273- 291.
- Tonni, E. P., Cione, A. L. y Figini, A. J. 2001.** Chronology of Holocene Pedogenetic Events in the Pampean area of Argentina. *Current Research in the Pleistocene* 18: 124-127.
- Tonni, E. P.; Huarte, R. A.; Carbonari, J. E. y Figini, A. J. 2003.** New radiocarbon chronology for the Guerrero Member of the Lujan Formation (Buenos Aires, Argentina): paleoclimatic significance. *Quaternary International* 109-110: 45-48.
- Trajano, E.; Reis, R. E. y Bichuette, M. E. 2004.** *Pimelodella spelaea*: A new cave catfish from central Brazil, with data on ecology and evolutionary considerations (Siluriformes: Heptapteridae) *Copeia* (2): 315-325.

- Tyler, J. C. y Feller, I. C. 1996.** Caribbean marine occurrence in mangroves of a typically fresh-water Synbranchidae fish. *Gulf of Mexico Science*, 14(1):26-30, 1996.
- Vaillant, M. L. 1895.** Sur les habitudes terricoles d'un siluroide african, *Clarias lazera*. *Bull Mus Hist Nat* (Paris) 1985: 271–272.
- Vandewalle, P. 1874.** Contribution a l'étude anatomique et fonctionnelle de la region céphalique de *Gobio gobio* (L.) (Pisces, Cyprinidae). 1. L'appareil de Weber et les structures connexes. *Forma et functio* 7: 47-124.
- Vari, R. P. 1979.** A filogenetic study of the Neotropical characiform family Curimatidae (Pisces: Ostariophysi). *Smithson. Contrib. Zool.*, 471: 1-71.
- Vari, R. P. 1983.** Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae, and Chilodontidae. *Smith. Contrib. Zool.*, 378: 1-60.
- Vari, R. P. y L. R. Malabarba. 1998.** Neotropical ichthyology: An overview. En: L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. Lucena, y C. A. S. Lucena (eds.) *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, 1-111 pp.
- Verzi, D. H. y Lezcano, M. J. 1996.** Status sistemático y antigüedad de "*Megactenomys*" *kraglievichi* Rusconi, 1930 (Rodentia, Octodontidae). *Revista del Museo de La Plata* (Nueva Serie), Paleontología 9: 239-246.
- Verzi, D. H., Deschamps, C. M. y Tonni, E. P. 2004.** Biostratigraphic and paleoclimatic meaning of the Middle Pleistocene South American rodent *Ctenomys kralievivhi* (Caviomorpha, Octodontidae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 212: 315-329.
- Vezzosi, R. I. 2007.** Cingulata Illiger, 1811 (Mammalia: Xenarthra) de la provincia de Santa Fe, Argentina. *Ameghiniana* 44(4): 85R (Suplemento resúmenes).
- Vezzosi, R. I. 2008.** Nuevos aportes al conocimiento de la diversidad de vertebrados fósiles cuaternarios en la provincia de Santa Fe. *74° Reunión de Comunicaciones Científicas de la ACNL*. Libro de Resúmenes. Santa Fe, Argentina. Pág. 16.
- Vezzosi, R. I. 2009a.** First postcranial record of *Didelphis* sp. (Didelphidae, Mammalia) in the Pleistocene of Chacopampean region, Argentina. *The 10th International Mammalogical Congress*. Mendoza. Abstracts, 296 p.
- Vezzosi, R.I. 2009b.** Contribución al conocimiento de los Canidae fósiles del Cuaternario de la provincia de Santa Fe, Argentina. *X Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral y II Reunión Argentina de Ciencias Naturales*. Santa Fe. Libro de Resúmenes. Pág. 24.
- Vezzosi, R.I. 2010.** Capibaras en el Pleistoceno superior del centro de la provincia de Santa Fe, Argentina. Primer Congreso Uruguayo de Zoología y X Jornadas de Zoología del Uruguay "Prof. Federico Achaval". Libro de Resúmenes. Montevideo, Uruguay. Pág. 276.
- Webb, S. D. y Rancy, A. 1996.** Late Cenozoic evolution of the Neotropical mammal fauna. In: J. B. C. Jackson, A. F. Budd, A. G. Coates (Eds.), *Evolution and Environment in Tropical*

- America*. University of Chicago, Chicago, pp. 335–358.
- Webb, S. D. 1976.** Mammalian Faunal Dynamics of the Great American Interchange. *Paleobiology* 2: 216-234.
- Webb, S. D. 2003.** El Gran Intercambio Americano de Fauna, pp. 107-136. En: *Paseo Pantera, Una Historia de la Naturaleza y Cultura de Centroamérica*. Compilado por G.G. Montgomery. *Smithsonian Institution Press*, Washington D. C.
- Webb, S. D. 1985.** Main pathways of mammalian diversification in North America. En: F.G. Stehli and S.D. Webb (eds.) *The Great American Biotic Interchange*, pp. 201- 217. Plenum Press, New York.
- Webb, S. D. 1991.** Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology* 17: 266-280.
- Weitzman, S. H. y Malabarba, L. R. 1998.** Perspectives about the phylogeny and classification of the Characidae (Teleostei: Characiformes). 161-170 Pp. In: L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena, and C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Edipucrs*, Porto Alegre, 603p
- Weitzman, S. H. 1962.** The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin* 8: 1–77.
- White, B. N. 1985.** Evolutionary relationships of the Atherinopsinae (Pisces: Atherinidae). *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Contrib. Sci.* 368:1-20.
- Winemiller, K. O. 1987.** Feeding and reproductive biology of the currito, *Hoplosternum littorale*, in the Venezuelan llanos with comments on the possible function of the enlarged male pectoral spines. *Environmental Biology of Fishes* 20 (3): 219–227.
- Woodward, A. S. 1901.** Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). *British Museum (Natural History)*, part 4: 1-213.
- Woodward, A. S. 1897.** Observations on senior Ameghino's notes on the geology and paleontology of Argentina. *Geological Magazine*, Dec. 4, 4: 20-23. London.
- Woodward, A. S. 1900.** On some fish remains from the Parana Formation, Argentina. *Annals and Magazine of Natural History*, Ser. 7, 6: 1-7.
- Yrigoyen, M. 1975.** Geología del subsuelo y plataforma continental. *Relatorio Congreso Geológico de Argentina*, Bahía Blanca: 139-1698.
- Zanata, A. M. y Vari, R. P. 2005.** The family Alestidae (Ostariophysi, Characiformes): a phylogenetic analysis of a trans-Atlantic clade. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 145:1-144.
- Zárate, M.; Espinosa, M. y Ferrero, L. 1996.** La Horqueta II, Río Quequén Grande: Ambientes sedimentarios de la transición Pleistoceno-Holoceno. 4th Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses *Actas*, 1, 195–204.
- Zárate, M.; Espinosa, M. y Ferrero, L. 1998.** Palaeoenvironmental implications of a

- Holocene diatomite, Pampa Interserrana, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 11, 135–152.
- Zárate, M.; Kemp, R. A.; Espinosa, M. y Ferrero, L. 2000.** Pedosedimentary and palaeo-environmental significance of a Holocene alluvial sequence in the southern Pampas, Argentina. *The Holocene*, 10 (4): 481–488.
- Zárate, M.; Kemp, R. A. y Blasi, A. M. 2002.** Identification and differentiation of Pleistocene paleosols in the northern pampas of Buenos Aires, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 15: 303-313.
- Zavala, C.; García, L. y Di Meglio, M. 2005.** Redes de drenaje y paleoclimas en el Cuaternario del sur de la provincia de Buenos Aires. *XVI Congreso Geológico Argentino*, CD-ROM, Artículo N° 156. 2pp. La Plata.
- Zucol, A.; Brea, M.; Lutz, A. y Anzotegui, L. M. 2004.** Aportes al conocimiento de la paleobiodiversidad del Cenozoico superior del Litoral argentino: estudios paleoflorísticos, *Miscelánea*, 12: 01-102.
- Zurita, A. E.; Carlini, A. A.; Scillato-Yané, G. J. y Tonni, E. P. 2004.** Mamíferos extintos del Cuaternario de la provincia del Chaco (Argentina) y su relación con aquellos del este de la región Pampeana y de Chile. *Revista Geológica de Chile* 31(1): 65–87.
- Zurita, A. E.; Miño-Boilini, A. R.; Carlini, A. A.; Iriando, M. y Alcaraz, M. A. 2009.** Paleontología del Chaco Oriental. Una nueva localidad con mamíferos fósiles pleistocenos del río Bermejo (Formosa, Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 26 (2): 277-288.
- Zurita, A. E.; Rodríguez-Bauló, S. M.; Bogan, S.; Miño-Boilini, A. R.; Alcaraz, M. A.; Lutz, A. I. y Friedrichs, J. 2011.** A latest Pleistocene- early Holocene paleofaunal association in Northern Argentina. *IV° Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Resúmenes*: p. 48.