

Los crocodylia (Mesoeucrocodylia, Neosuchia) de la Argentina: estado actual de su registro fósil

Paula BONA¹, Francisco BARRIOS² & Zulma GASPARINI¹

¹CONICET. División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Argentina. paulabona26@gmail.com; gasparinizulma@gmail.com.

²CONICET. Museo Municipal Carmen Funes, Plaza Huinca. Av. Córdoba 55, Q8318EBA Neuquén, Argentina. fbarrios84@gmail.com

Abstract. The crocodylia (Mesoeucrocodylia, Neosuchia) of Argentina: an update of its fossil record. Here we present an update of the fossil record of Crocodylia of Argentina, which is represented by Caimaninae alligatorids and Gavialoidea. Less diverse, gavialoids are recorded by a single species, *Gryposuchus neogaeus*, from the late Miocene of Northeast Argentina. On the other hand, alligatoroids recorded two important moments in its natural history, one at the beginning of the Paleogene (Late Paleocene–Middle Eocene) and the other in the Neogene (Late Miocene). The most ancient record of alligatoroids in South America comes from the Early Paleocene of Patagonia. It includes basal forms of caimanines such as *Necrosuchus ionensis*, *Eocaiman palaeocenicus*, *Eocaiman cavernensis*, and probably a new species of alligatoroid, which provide key morphological information on the evolutionary and biogeographic history of these crocodylians. Another important moment of the evolutionary history of caimanines is the diversification of the lineage observed during the Miocene. Although there is some isolated cranial material of this group from the Late Miocene of northwestern Argentina, the most abundant and diverse fossil material comes from the northeast, from a level called “Conglomerado Osífero”. Two genera of caimanines are known from this stratigraphic level (*Caiman* and *Mourasuchus*) with at least five valid species.

Key words. Crocodylia, Alligatoroidea, Gavialoidea, Cenozoic, Argentina, South America.

Resumen. Presentamos una actualización del conocimiento del registro fósil de los Crocodylia de Argentina, el cual está constituido por aligatóridos Caimaninae y Gavialoidea. Menos diverso, el registro de Gavialoidea se reduce a una sola especie, *Gryposuchus neogaeus*, representada por ejemplares aislados del Mioceno tardío del noreste argentino. Por lo contrario, el linaje de los Alligatoroidea documenta dos momentos importantes de su historia natural, uno al comienzo del Paleógeno (Paleoceno tardío/Eoceno medio) y otro en el Neógeno (Mioceno tardío). El registro más antiguo de aligatórideos en América del Sur proviene del Paleoceno temprano de Patagonia y es muy relevante porque incluye formas de caimaninos basales como *Necrosuchus ionensis*, *Eocaiman palaeocenicus*, *Eocaiman cavernensis* y probablemente una nueva especie de aligatórideo, los que en su conjunto proporcionan información morfológica clave en la historia evolutiva y biogeográfica de este grupo de crocodylianos. Durante el Mioceno en América de Sur este linaje se diversifica. Aunque se conocen ejemplares aislados del Mioceno tardío en el noroeste de Argentina, el material mioceno más abundante y diverso proviene del noreste, de un nivel estratigráfico frecuentemente llamado “Conglomerado Osífero”. Allí se reconocen dos géneros de caimaninos (*Caiman* y *Mourasuchus*) con al menos cinco especies válidas. Aquí presentamos una actualización del conocimiento de los Crocodylia del Cenozoico de Argentina.

Palabras clave. Crocodylia, Alligatoroidea, Gavialoidea. Cenozoico, Argentina, América del Sur.

INTRODUCCIÓN

Los Crocodylia (*sensu* Benton y Clark, 1988) son un clado que incluye a los cocodrilos vivos, distribuidos a su vez en tres grandes grupos: Crocodyloidea, Gavialoidea y Alligatoroidea. Si bien en la actualidad en Argentina habitan exclusivamente aligatórideos Caimaninae del género *Caiman* (*C. latirostris* y *C.*



Figura 1. Mapa de ubicación de la distribución geográfica de los Crocodylia argentinos fósiles y actuales.

yacare), el registro fósil de Crocodylia en este territorio es notablemente más diverso. Caracterizándose por la ausencia completa de crocodyloideos, este registro (que abarca desde el Paleógeno temprano hasta el Cuaternario) está representado por una especie de gavialoideo y distintos taxones de aligatoideo.

A pesar de que todo el linaje de gavialoideos se extinguió en América del Sur, y que en la actualidad su diversidad quedó reducida a una sola especie asiática

(*Gavialis gangeticus*), el Mioceno Tardío fue un momento de diversificación de este linaje en América del Sur, con al menos cinco géneros descritos. Entre éstos, el género *Gryposuchus* Gürich, 1912, es el taxón con mayor número de especies (Riff y Aguilera, 2008) y el de distribución geográfica más austral, siendo *Gryposuchus neogaeus* (Burmeister, 1885) la única especie reconocida al momento para el Mioceno tardío de Argentina (área de Paraná; Gasparini 1968, 1985). Restos de *Gryposuchus* sp. también fueron dados a conocer para el Noroeste argentino (Gasparini 1986, Fortier 2011).

Los Alligatoidea constituyen un clado que comprende a los Caimaninae y Alligatorinae, actualmente distribuidos en América y Asia (e.g., Brochu 1999). En América del Sur registran dos momentos principales en la historia evolutiva de este grupo, uno en el Paleógeno temprano, y otro durante el Neógeno, cuando este linaje se diversifica.

El registro más antiguo de *Crocodylia* de la Argentina es de aligatoideos del Paleoceno inferior de Patagonia (Kuhn, 1933; Simpson, 1933, 1937; D´Erasmus, 1934; Rusconi, 1937; Langston, 1965; Bonaparte *et al.*, 1993; Bona, 2004, 2007). Este registro es extremadamente relevante ya que incluye formas basales (principalmente de caimaninos) del Paleoceno y del Eoceno Temprano, que presentan información morfológica clave para la interpretación de la historia evolutiva del grupo (*i.e.*, *Eocaiman paleocenicus*, *E. cavernensis*, *Necrosuchus ionensis* y un nuevo alligatoideo bajo estudio (Bona y Barrios 2016). Cabe destacar que los ejemplares fósiles de aligatoideos de Argentina son en general fragmentarios y que hasta hoy eran todos asignados al clado Caimaninae (Brochu, 1999, 2011; Bona, 2007). Luego del Eoceno, su registro se interrumpe hasta el Mioceno tardío, no existiendo evidencia del grupo durante el Oligoceno en este territorio (Gasparini y Báez, 1975; Gasparini, 1981).

Durante el Neógeno, el Mioceno sudamericano muestra una gran diversidad morfológica de *Crocodylia*, en coincidencia con la diversidad de paleoambientes relacionados, en parte, con cambios generales como cuando el humedal amazónico occidental pasó de un sistema principalmente lacustre (Sistema Pebas) a un sistema fluvial (Sistema Acre) asociado con la orogenia Andina (Riff *et al.* 2010; Bona *et al.* 2013a,b; Salas-Gismondi *et al.* 2015). El registro excepcional de cocodrilos fósiles de la cuencas sedimentarias amazónicas del Mioceno de Colombia, Brasil, Perú y Venezuela, ha mostrado una gran diversidad de Aligatoideos, que incluye una frecuencia interesante de formas gigantes (e.g., grandes depredadores como *Purussaurus* o habitantes especializados de aguas someras con morfotipos “bizarros” como *Mourasuchus*) y comunidades endémicas dominadas por morfotipos de pequeño tamaño, de rostro corto y dentición de tipo triturante (Langston, 1965; Aguilera *et al.*, 2006; Scheyer *et al.*, 2013; Bona *et al.*, 2012, 2013a,b; Tineo *et al.*, 2014; Salas-Gismondi *et al.*, 2015).

Si bien esta diversidad Amazónica es remarcable, una visión integral y actualizada del registro de los aligatoideos neógenos de las latitudes más altas de América del Sur es de suma importancia para comprender, no solo la historia evolutiva, sino también la historia biogeográfica de este grupo (Bona *et al.*, 2013 a, 2015). Esta idea cobra aún más relevancia si se tiene en cuenta que el registro más rico de Alligatoidea en Argentina también pertenece al Mioceno Tardío. Más allá de algunos restos craneanos aislados de caimaninos procedentes del Noroeste Argentino (Starck y Anzótegui, 2001; Bona *et al.*, 2014), el registro más abundante de cocodrilos miocenos proviene de un nivel informalmente llamado “Mesopotamiense” o “Conglomerado Osífero” que aflora en el área de Paraná (Cione *et al.*, 2000; Bona *et al.*, 2013a, b). Este registro corresponde a restos craneanos y postcraneanos de distintos taxones de diversos tamaño que han sido estudiados por numerosos autores desde mediados del siglo

XIX (Bravard, 1858; Burmeister, 1883; Ambrosetti, 1887; Scalabrini, 1887; Rovereto, 1912; Rusconi, 1933, 1935; Patterson, 1936; Langston, 1965; Gasparini, 1968, 1973, 1981, 1985; Langston y Gasparini, 1997). A diferencia de lo que ocurre en los ecosistemas actuales, en donde en general la diversidad de aligatoideos está disminuyendo y frecuentemente no habitan más de dos especies simpátricamente (Scheyer *et al.*, 2013), el “Conglomerado Osífero” concentra al menos seis especies de caimanines (y un gavialoideo), que habrían habitado en el área (Gasparini, 1996; Bona *et al.*, 2012, 2013a, b; Bona y Paulina Carabajal, 2013). Finalmente, durante el Plioceno–Pleistoceno, los aligatoideos argentinos se encuentran representados por un espécimen bien preservado procedente de la provincia de Salta (Barrios, 2013) y algunos materiales fragmentarios del Pleistoceno de Salta y Entre Ríos (Patterson, 1936; Noriega *et al.*, 2004).

A continuación presentamos, entonces, una puesta al día sobre el registro fósil de los Crocodylia en Argentina (ver Bona y Barrios 2015). Gran parte de la información aquí plasmada es el resultado de una línea de investigación que durante los últimos años se viene desarrollando en el Museo de La Plata, con el objetivo de aportar a la historia evolutiva y biogeográfica de este linaje de Mesoeucrocodylia continentales.

Abreviaturas Institucionales

AMNH, American Museum Natural History, New York, USA; FMNH-P, Field Museum of Natural History, Paleontology, Chicago, USA; MACN-PV, Museo Argentino de Ciencias Naturales, “Bernardino Rivadavia”, Paleontología Vertebrados, Buenos Aires, Argentina; MASPALCO, Museo Antropológico de Salta, Colección Paleontológica, Salta, Argentina; MLP, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; MPEF-PV, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Paleontología Vertebrados, Trelew, Chubut, Argentina; PVL, Colección Paleontología Vertebrados, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina;

CROCODYLIA PALEÓGENOS

Paleoceno

El material de Crocodylia fósil del Paleoceno de Argentina proviene de la Formación Salamanca (Lesta y Ferello, 1972) y Formación Las Violetas (*sensu* Raigemborn *et al.*, 2010), del Paleoceno Inferior y Medio de la costa de Chubut de la Patagonia argentina, respectivamente (e.g., Andreis, 1977; Bertels, 1977; Iglesias *et al.*, 2007; Woodburne *et al.*, 2014) (Fig. 1). Este registro está caracterizado por la presencia exclusiva de Aligatoideos, representados por restos aislados de cráneo y postcráneo (Simpson, 1937; Bonaparte *et al.*, 1993; Rusconi, 1937; Bona, 2004, 2007; Bona *et al.*, 2016; Fig. 2). Estos materiales fueron asignados a las especies de Caimaninae *Eocaiman palaeocenicus* Bona, 2007, *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937 y *Notocaiman stromeri* Rusconi, 1937 y, recientemente, Bona y Barrios (2015) dieron a conocer una tabla craneana (MLP 80-X-10-1, en estudio) refiriéndola un aligatoideo basal aún indeterminado (Bona y Barrios, 2015).

Eocaiman fue erigido por Simpson (1933), en base a un cráneo incompleto con mandíbula (AMNH 3158, Fig. 2.5) del Eoceno de Patagonia. Este autor lo comparó con *Allognathosuchus* Mook, 1921 (un aligatino de América del Norte) dando soporte a la hipótesis del origen norteamericano de los aligatídeos de América del Sur (Patterson, 1936). *Eocaiman* es un Caimaninae basal (e.g., Brochu, 1999, 2011; Bona, 2007) con una mandíbula baja en la región sinfisal y una sínfisis larga que alcanza al 5º alveolo dentario. Está representado por tres especies, *E. palaeocenicus*, *E. itaboraiensis* y *E. cavernensis* y distribuido en América del Sur desde el Paleógeno de Patagonia y Brasil (Simpson, 1933; Bona, 2007; Pinheiro *et al.*, 2013) hasta el Mioceno Medio de Colombia (Langston, 1965). *E. palaeocenicus* (MPEF-PV 1933;



Figura 2. Aligatarioideos argentinos paleógenos. En vista dorsal: 1, *Necrosuchus ionensis* (AMNH 3219), dentario derecho (modificado de Brochu, 2011); 2, *Eocaiman palaeocenicus* (MPEF-PV 1933), fragmento mandibular; 3, *Notocaiman stromeri* (PVL 752), dentario izquierdo; 4, Alligatoridae indet. (MLP 80-X-10-1), tabla craneana; 5, *Eocaiman cavernensis* (AMNH 3158), mandíbula y rostro. Escala = 5cm.

Fig. 2.2) es un caimán de mediano porte y de mandíbula robusta que junto con *Necrosuchus ionensis* MLP 80-X- 10-1, constituyen el registro más antiguo de Crocodylia en Sudamérica.

Necrosuchus ionensis está representada por una mandíbula incompleta (AMNH 3219, Fig. 2.1) y restos postcraneanos asociados. Simpson (1937) consideró esta especie como un Crocodylidae, proponiendo una relación cercana entre ésta y el género norteamericano *Leidyosuchus* Lambe, 1907. Posteriormente Brochu (1997, 1999) consideró a *N. ionensis* como un “caimán” basal, reforzando la presencia de caimaninos en América del Sur Austral tempranamente en el Cenozoico (Bona 2004, 2007; Brochu, 2011). Esta hipótesis cobra aún más relevancia con la presencia de un nuevo taxón de Alligatoidea en el Paleoceno temprano de Patagonia (Bona y Barrios, 2015; en estudio). Éste está representado por un ejemplar (MLP 80-X-10-1) que preserva la tabla craneana (Fig. 2.4), con caracteres presentes en aligatoideos más basales.

Finalmente, *Notocaiman stromeri* Rusconi, 1937 es otra especie descrita para el Paleógeno (Paleoceno Medio) de Patagonia representada por un fragmento anterior de hemimandíbula izquierda (PVL 752, Fig. 2. 3). Luego de la descripción original dada por Rusconi (1937), otros autores reinterpretaron algunos caracteres dentarios y discutieron la situación taxonómica de este taxón, comparándolo con *Eocaiman* (ver Langston, 1965, p. 123–124) o bien considerándolo como un “Eusuchia indet” (Gasparini 1973, p. 71). Al igual que en *Eocaiman*, la sínfisis se extiende por detrás del 5º alveolo (probablemente incluyendo al 6º alvéolo *sensu* Brochu, 2011: fig. 7C), y si bien el material se encuentra ligeramente deformado, el dentario parece ser más bajo y menos festoneado anteriormente (no hay óndulas marcadas en vista lateral por delante del 14º alveolo) en comparación con otras especies de caimaninos. Dadas las similitudes morfológicas que observamos entre *N. stromeri* y *E. paleocenicus*, no descartamos una sinonimia entre ambas especies, aunque esta hipótesis será testeada en futuras revisiones.

Eoceno

Con respecto al Eoceno de Argentina, el registro de Crocodylia conocido al momento se restringe al material originalmente publicado por Simpson (1933), y que corresponde al holotipo de *Eocaiman cavernensis* (AMNH 3158; Figs. 1 y 2.5). Éste proviene de la Formación Sarmiento (Feruglio, 1938; *sensu* Raigemborn et al., 2010; Eoceno tardío *sensu* Gelfo et al. 2009). *Eocaiman cavernensis* fue el primer “caimán” descrito para Patagonia y comparado con otras especies del género está representado por el material craneano más completo, con caracteres preservados que han permitido proponer una posición basal del género dentro de los Caimaninae (Brochu.1999).

CROCODYLIA NEÓGENOS Y DEL PLEISTOCENO

Mioceno

Los restos de Crocodylia del Mioceno de Argentina provienen de niveles fosilíferos que afloran en el Noreste y el Noroeste del país (Fig. 1). Allí se registran gavialoideos y aligatoideos, estos últimos a veces en asociaciones taxonómicamente diversas (i.e. “Conglomerado Osífero”).

El “Conglomerado Osífero” (*sensu* Frenguelli, 1920; ver Cione et al., 2005) aflora discontinuamente en las barrancas marginales del Río Paraná, hacia el Norte de la ciudad del mismo nombre, suprayace a la Formación Paraná (marina) y está caracterizado por la presencia de numerosos fragmentos aislados de vertebrados marinos y continentales (Brandoni y Scillato-Yané, 2007; Brandoni, 2011). En base a evidencia estratigráfica y en las asociaciones de vertebrados registrados, Cione et al. (2000) sugieren una correlación de esta unidad con el Huayqueriense para América del Sur y Tortoniense para la escala internacional (Mioceno Tardío). Este conglomerado es considerado por numerosos autores como un nivel de la Formación

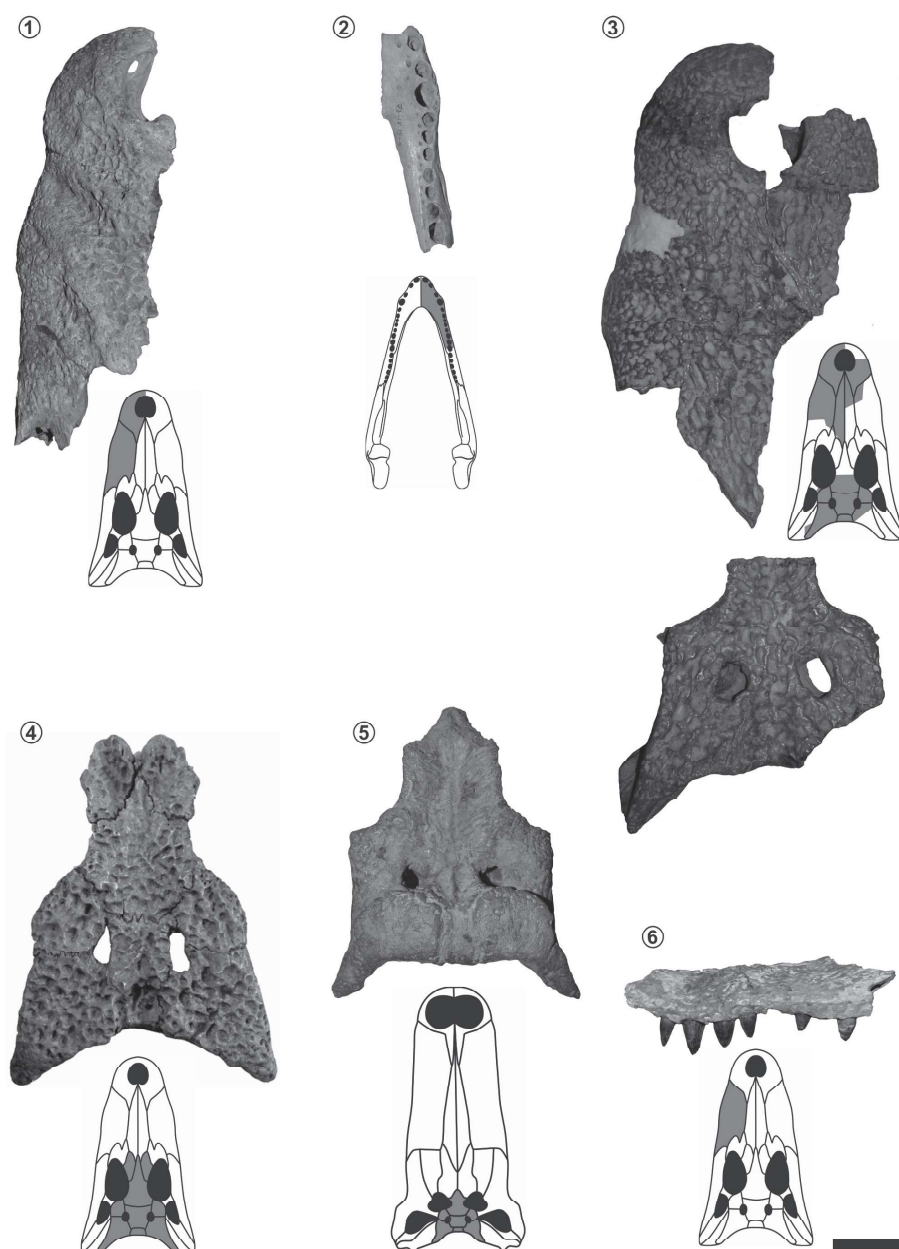


Figura 3. Aligatorioideos argentinos miocenos. En vista dorsal: 1, *Caiman latirostris* (MACN-PV 5416), fragment izquierdo de rostro; 2, *Caiman* cf. *C. yacare* (MLP 73-IV-15-5), fragmente dentario derecho; 3, *Caiman gasparinae* (MLP 73-IV-15-1), hocico y table craneana; 4, *Caiman lutescens* (MACN-PV 13551), table craneana; 5, *Mourasuchus nativus* (MLP 73-IV-15-8), table craneana; 6, *Caimanaustralis* (MACN-PV 258), maxilar izquierdo en vista lateral. Escala = 5cm.

Ituzaingó (Plioceno; De Alba, 1953; Herbst, 1971; Cione *et al.*, 2000; Brandoni, 2011; Brunetto *et al.*, 2013), que aflora más al norte en las provincias de Corrientes y Entre Ríos. Este conglomerado registra una diversa asociación de cocodrilos, con al menos seis especies de caimaninos y un gavialoideo (Bravard, 1858; Burmeister, 1883;

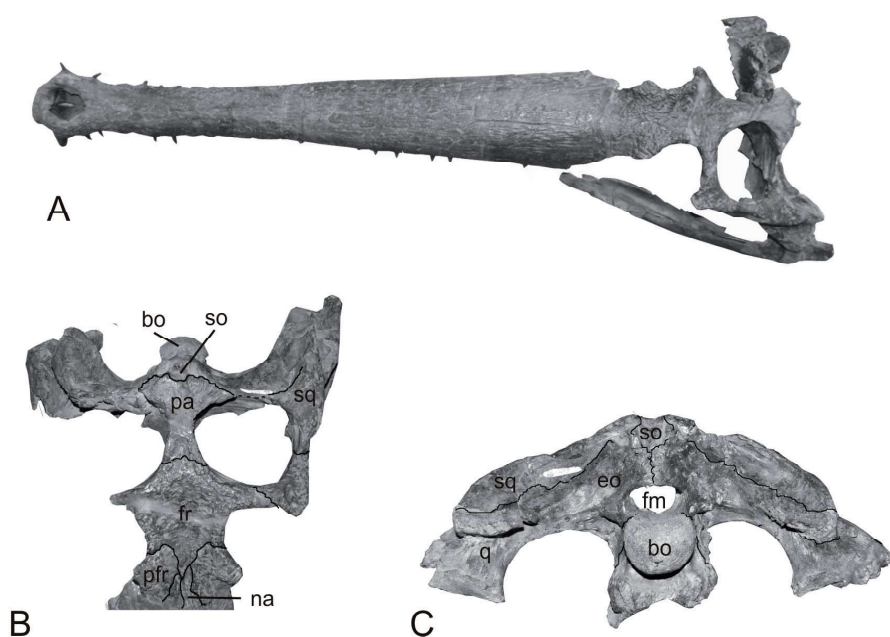


Figura 4. *Gryposuchus eogaesus* (MLP 26-413). A, cráneo en vista dorsal; B, tabla craneana en vista dorsal y C, cráneo en vista occipital. Abreviaturas: bo, basioccipital; eo, exoccipital; fm, foramen magnum; fr, frontal; na, nasal; pa, parietal; pfr, prefrontal; q, cuadrado; sq, escamosal; so, supraoccipital. Escala = 10cm.

Ambrosetti, 1887; Scalabrini, 1887; Rovereto, 1912; Rusconi, 1933, 1935; Patterson, 1936; Langston, 1965; Gasparini, 1968, 1973, 1981, 1985; Langston y Gasparini, 1997; Bona y Paulina Carabajal, 2013; Bona *et al.*, 2013a,b; Bona y Barrios 2015; Fig. 3). Las interpretaciones tafonómicas sugieren que habría sido depositado por un canal que habría colectado restos de estos cocodrilos desde áreas adyacentes del “Proto-Paraná”, como arroyos y humedales. Bona *et al.* (2013b) lo consideran como un depósito fluvial que concentró, en un mismo lapso temporal, restos de cocodrilos que fueron transportados de diferentes sectores de una región geográfica lo suficientemente amplia como para albergar estas poblaciones con tan diferentes requerimiento ecológicos.

Gryposuchus neogaesus es un gavialoideo de mediano porte (Fig. 4). Si bien el material tipo originalmente descrito por Burmeister (1885: 151; un fragmento rostral) se encuentra perdido, esta especie fue redescrita por Gasparini (1968) sobre la base de dos especímenes actualmente alojados en el MLP (MLP 68-IX-V-1, una caja craneana y MLP 26-413 un cráneo parcialmente completo). *G. neogaesus* presenta ciertos caracteres craneanos diagnósticos y otros compartidos con otras especies del género (e.g., *G. croizati* Riff *et al.* 2008, y *Gryposuchus* sp.) es necesario realizar una revisión sistemática de esta especie en un marco filogenético (Bona *et al.* en estudio). Finalmente, cabe mencionar un fragmento posterior de hemimandíbula procedente del Noroeste argentino (Río Caraparí, provincia de Salta), al momento considerado como *Gryposuchus* sp.

El registro de Alligatoroidea del Mioceno tardío de Argentina se concentra mayormente también en el área de Paraná (“Conglomerado Osífero”), aunque hay restos aislados de *Caiman* cf. *C. latirostris* (un fragmento de hemimandíbula izquierda; Fig 5.1) en el Noroeste Argentino (Formación Palo Pintado, Quebrada de Salta, Sur del Valle Calchaquí; Bona *et al.*, 2014). Este registro comprende a las

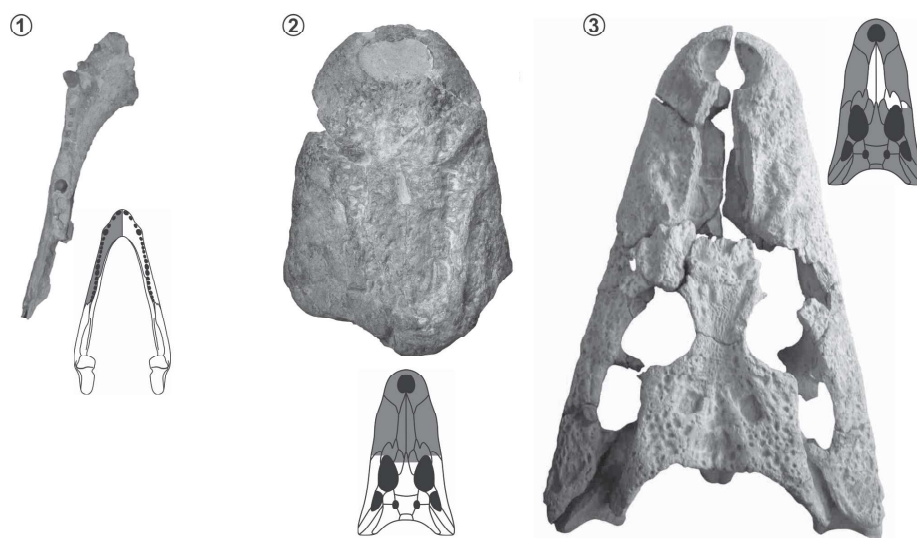


Figura 5. Aligatorioideos Mio/Pleistoceno del noroeste de Argentina, *Caiman latirostris* en vista dorsal; 1, MLP 89-XII-5-1, dentario izquierdo; 2, FMNH-P 15029, rostro; 3, MAS-PALEO 001/2011, cráneo. Escala = 5cm.

especies de caimaninos *Mourasuchus nativus* (Gasparini, 1985); *Caiman australis* (Burmeister, 1885), *Caiman gasparinae* Bona and Paulina Carabajal, 2013, *Caiman lutescens* (Rovereto, 1912), *Caiman latirostris* (Daudin, 1802) y *Caiman cf. C. yacare* (Bona et al., 2013a).

El género *Mourasuchus* Price, 1964 agrupa 4 especies de “caimanes” (aunque estudios recientes proponen que esta diversidad habría sido menor; Mendes Cidade, 2015). Éstas presentan un morfotipo general del cráneo muy particular y se distribuyen en América del Sur, desde el Mioceno Medio al Mioceno Tardío (e.g., Price, 1964; Langston, 1965; Gasparini, 1985; Bocquentin and Souza-Filho, 1990; Bona et al., 2012; Bona et al., 2013a, b; Mendes Cidade, 2015). *M. nativus* (Gasparini, 1985) es la especie de distribución más austral, se registra en el Mioceno Tardío de la Cuenca Amazónica, desde Venezuela hasta el Noreste de Argentina (Bona et al., 2013a, b; Scheyer et al., 2013). Presenta un hocico largo, ancho y deprimido, de márgenes laterales rectos y mandíbula extremadamente gráciles, con una dentición homodonta de dientes numerosos, pequeños y cónicos. Desde el punto de vista paleobiológico, estos cocodrilos han sido postulados como “filtradores” (e.g. Langston 1965 y autores posteriores), aunque recientemente están siendo reinterpretados como activos recolectores de ambientes de aguas someras (pantanosas), con una dieta principalmente “durófaga” (Tineo et al. 2014; Mendes Cidade et al. 2015)

Al momento, el género de caimaninos más diverso del Mioceno de Argentina es *Caiman* con 5 especies, 2 de las cuales llegan hasta la actualidad (*C. latirostris* y *C. yacare*) (e.g., Bravard, 1858; Rovereto 1912; Rusconi, 1933; Langston, 1965; Gasparini, 1973, 1981; Bona et al., 2013a,b; Bona y Paulina Carabajal, 2013; Bona y Barrios, 2016). Este género se habría diversificado en el Mioceno Tardío y se encuentra representado por especies con ejemplares que habrían alcanzado grandes tamaños (e.g. *C. gasparinae*; *C. lutescens* incluso ejemplares de *C. latirostris*; Bona et al., 2013 a,b; Fig. 3. 2, 5,6).

Plioceno/Pleistoceno

Este registro corresponde a restos aislados de caimanes. Barrios (2013) describió un cráneo parcialmente completo de *Caiman latirostris* (MAS-PALEO 001/2011; Fig. 5.3), procedente de niveles de la Formación Piquete (Plioceno/ Pleistoceno Temprano, Gebhard *et al.*, 1974; Reynolds *et al.*, 1994). Esta especie también fue documentada para el Pleistoceno de la Quebrada Agua Blanca, Este de la Provincia de Salta, Argentina (Patterson, 1936; Fig. 5.2).

DISCUSIÓN Y CONSIDERACIONES FINALES

El estudio del registro fósil de Crocodylia en Argentina ha provisto valiosa información que ha dado soporte a numerosas hipótesis relacionadas con la historia evolutiva y biogeográfica, no solo de linajes como los aligatorioideos y los gavialoideos, sino también de otros vertebrados continentales (*e.g.*, Simpson, 1933, 1937; Langston, 1965; Sill, 1968; Pascual y Odreman Rivas, 1971; Báez y Gasparini, 1977, 1979; Pascual, 1986; Taplin y Grigg, 1989; Gasparini, 1996; Brochu, 1999, 2004). En América del Sur, la historia evolutiva y biogeográfica de los Alligatoroidea está mejor documentada que la de los Gavialoidea, la cual a su vez es controvertida. Una hipótesis frecuentemente considerada para explicar las relaciones de los gavialoideos sudamericanos con el resto de los Gavialoidea, postula la migración de un *stock* ancestral desde África durante el Oligoceno (Buffetaut, 1982; Langston y Gasparini, 1997; Vélez-Juarbe *et al.*, 2007). Los restos fósiles registrados en el Mioceno Temprano de la Formación Castillo, en Venezuela (Brochu y Rincón, 2004; Scheyer y Moreno-Bernal, 2010), y en el Oligoceno tardío en Puerto Rico, presentarían afinidades morfológicas con el resto de las formas sudamericanas (Vélez-Juarbe *et al.*, 2007). Aunque no hay consenso al respecto (Riff *et al.*, 2010), el registro fósil de este grupo en América del Sur es relevante ya que es en este continente donde se documenta su mayor diversificación taxonómica (Riff y Aguilera, 2008).

En Argentina, el registro Paleógeno de aligatorioideos se concentra en la provincia de Chubut siendo el más antiguo para América del Sur (Bona y Barrios, 2015). Por este motivo su conocimiento es esencial para la comprensión de la historia biogeográfica de este linaje. Históricamente los Alligatoroidea sudamericanos estuvieron representados exclusivamente por Caimaninae, no obstante el espécimen MLP 80-X-10-1 (Fig. 2.4) del Paleoceno Inferior de Patagonia, dado a conocer por Bona y Barrios (2015), revela que formas de aligatorioideos más basales ya habrían estado presentes en América del Sur en ese momento. Durante muchos años un solo evento de dispersión de Norte a Sur América fue suficiente para explicar la presencia de aligatorioideos en esta parte del continente (Simpson, 1933, 1937; Sill, 1968; Gasparini, 1973; Brochu, 1999, 2010; Hastings *et al.*, 2013). El reciente hallazgo de un Caimaninae (*Tsoabichi greenriverensis* Brochu 2010) en el Eoceno de América del Norte y la controvertida posición del *Orthogenysuchus* Mook, 1924, una forma longirostra del Eoceno de América del Norte “anidada” dentro de un clado derivado de Caimaninae (Brochu, 1999), hacen este escenario “dispersalista” más complejo (Brochu 1999, 2010; Bona *et al.*, 2013a). Sin embargo, la presencia más temprana de este aligatorioideos en América del Sur austral, junto con la ausencia de Alligatorinae en esta parte del continente, permiten proponer un modelo biogeográfico vicariante, que supone la presencia de un *stock* ancestral de Alligatoroidea ampliamente distribuido y una posterior cladogénesis (Alligatorinae y Caimaninae) producto de una separación geográfica durante el Cretácico (Brochu, 1999; Bona, 2004; Bona y Ezcurra, en estudio). Estos escenarios biogeográficos deben aclararse en el futuro mediante la prospección y estudio de nuevos registros de aligatorioideos en Patagonia, junto con nuevas interpretaciones sobre las relaciones filogenéticas de los Caimaninae,

especialmente de las formas basales (Brochu, 2010).

Otro momento importante de la historia evolutiva de los Alligatoidea es en el Mioceno, cuando este linaje se diversifica (Langston, 1965; Gasparini, 1996; Brochu, 2003; Riff *et al.* 2010; Bona *et al.*, 2013a, b). La diversidad taxonómica de aligatósidos miocenos en el área de Paraná no es igual a la de zonas coetáneas del norte de Sudamérica, no obstante el registro Neógeno Argentino de este linaje se distingue por la amplia diversificación del género *Caiman*. Hoy en día, excepto *C. crocodilus*, que se distribuye principalmente en el norte de América del Sur, *C. latirostris* y *C. yacare* ocupan un área, que en la Argentina coincide con el sistema del actual Río Paraná (Medem, 1983; Fig. 1). La interpretación del registro Mioceno - Pleistoceno de *C. latirostris* en Argentina (Patterson, 1936; Barrios, 2013; Bona *et al.*, 2014) sugiere que la dinámica paleoambiental en el Noroeste de Argentina durante el Neógeno tardío fue fuertemente influenciada por el avance de la orogenia Andina. Por lo tanto, la actual distribución geográfica de *Caiman* en estas latitudes podría explicarse en términos de una retracción de las faunas tropicales, vinculada a los cambios climáticos relacionados con causas orogénicas (Bona *et al.*, 2014; Bona y Barrios 2015).

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a A. Kramarz, S. Álvarez (MACN), M. Reguero (MLP), E. Ruigómez (MEF) y W. Simpson (FMNH) por facilitar el acceso a los materiales a su cargo. Este trabajo fue parcialmente financiado por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT PICT-2012-0748 to M. Fernández), y por la Municipalidad de Plaza Huincul.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilera, O.A., Riff, D. y Boquentin-Villanueva, J. 2006. A new giant *Purussaurus* (Crocodyliformes, Alligatoridae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 221–232.
- Ambrosetti, J.B. 1887. Observaciones sobre los reptiles fósiles Oligocenos de los terrenos Terciarios del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 4: 409–426.
- Ameghino, F. 1899. Sinopsis geológico-paleontológica. En: J.A. Torcelli (Ed.), *Segundo Censo de la República Argentina*. Taller de Impresiones Oficiales, Buenos Aires, 1, p. 111–255.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé et du Tertiaire de Patagonie entre les faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 15: 1–568.
- Andreis, R.R., Mazzoni, M.M., y Spalletti, L.A. 1975. Estudio estratigráfico y paleoambiental de las sedimentitas terciarias entre Pico Salamanca y Bahía Bustamante, Provincia de Chubut, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 30: 85–103.
- Andreis, R.R. 1977. Geología del área de Cañadón Hondo. Departamento de Escalante, Provincia del Chubut, República Argentina. *Obra del Centenario del Museo de La Plata* 4: 77–102.
- Arias, J.E., Alonso, R. y Malanca, S. 1978. Un gliptodontoideo de la Formación Piquete (Grupo Orán), provincia de Jujuy, República Argentina. *Revista del Instituto de Ciencias Geológicas* 3: 175–188.
- Barrios, F. 2013. Presencia de *Caiman latirostris* (Daudin, 1802) (Crocodylia, Alligatoridae) en la Formación Piquete (Plioceno–Pleistoceno temprano) de la provincia de Salta, Argentina: implicancias paleoambientales y sistemáticas. *Ameghiniana* 50:522–534.
- Báez, A.M. y Gasparini, Z. 1977. Orígenes y evolución de los Anfibios y Reptiles del Cenozoico de América del Sur. *Acta Geológica Lilloana* 14: 149–232.
- Báez, A.M. y Gasparini, Z. 1979. The South American Herpetofauna: an evaluation of the fossil record. En: W.E. Duellman (Ed.), *The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal*. Museum of Natural History, University of Kansas, p.29–54.

- Barbosa-Rodrigues, B. 1892. Les Reptiles fossiles de la vallée del'Amazone. *Vellosia* 2: 41–46.
- Benton, M.J., y Clark, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. En: M. Benton (Ed.), *The Phylogeny and Classification of Tetrapods*. Clarendon Press, Oxford, p. 295–338.
- Bertels, A. 1977. Paleogene foraminifera - South Atlantic. En: F.M. Swain (Ed.), *Stratigraphic micropaleontology of Atlantic Basins and borderlands*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, p. 411–439.
- Bocquentin, J.C., y Souza Filho, J. 1990. O crocodiliano *Carandaisuchus* como sinonimia de *Mourasuchus* (Nettosuchidae). *Revista Brasileira de Geociências* 20: 230–233.
- Bona, P., Cladera, G., y de la Fuente, M.S. 1998. Las tortugas pleurodiras de la Formación Salamanca (Paleoceno Inferior) en el área de Cerro Hansen, Provincia de Chubut, Argentina. *10º Congreso Latinoamericano de Geología y 6º Congreso Nacional de Geología Económica* (Buenos Aires), *Actas* 1: 269–274.
- Bona, P. 2004. [Sistemática y biogeografía de las tortugas y los cocodrilos paleocenos de la Formación Salamanca, provincia de Chubut, Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, 185 p. Unpublished].
- Bona, P. 2007. Una nueva especie de *Eocaiman* Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia. *Ameghiniana* 44: 435–445.
- Bona, P., Degrange, F.J. y Fernández, M.S. 2012. Skull anatomy of the bizarre crocodylian *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). *The Anatomical Record* 296: 227–239.
- Bona, P. y Desojo, J.B. 2011. Osteology and cranial musculature of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). *Journal of Morphology* 272: 780–795.
- Bona, P. y Paulina Carabajal, A. 2013. *Caiman gasparinae* sp. nov. a huge alligatorid (Caimaninae) from the late Miocene of Paraná, Argentina. *Alcheringa: An Australian Journal of Palaeontology* 37: 1–12.
- Bona, P., Riff, D. y Gasparini, Z.B. 2013a. Late Miocene crocodylians from northeast Argentina: new approaches about the austral components of the Neogene South American crocodylian fauna. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 103, p. 551–570. Doi: 10.1017/S175569101300042X
- Bona, P., Riff, D. y Gasparini, Z.B. 2013b. Los Alligatoridae del Mioceno tardío de Argentina: el registro más austral de cocodrilos neógenos en América del Sur. En: D. Brandoni, y J.I. Noriega (Eds.). *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires, p. 84–96.
- Bona, P., Starck, D., Galli, C., Gasparini, Z. y Reguero, M. 2014. *Caiman* cf. *latirostris* (Alligatoridae, Caimaninae) in the Late Miocene Palo Pintado Formation, Salta province, Argentina: paleogeographic and paleoenvironmental considerations. *Ameghiniana* 51: 26–36.
- Bona, P. y Barrios, F. 2015. The Alligatoroidea of Argentina: an update of its fossil record. En M. Fernández y Y. Herrera (Eds.) *Reptiles Extintos – Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini*. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 15(1): 143 – 158.
- Bonaparte, J., Van Valen, L. y Kramarz, A. 1993. La fauna local de Punta Peligro, Paleoceno inferior, de la provincia del Chubut, Patagonia, Argentina. *Evolutionary Monographs* 14: 1–61.
- Bond, M., Carlini, A., Goin, F., Legarreta, L., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R., y Uliana, M. 1995. Episodes in South Land Mammal evolution and sedimentation: testing their apparent concurrence in a Palaeocene succession from Central Patagonia. *6º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Trelew), *Actas*: 47–58.
- Brandoni, D. 2011. The Megalonychidae (Xenarthra, Tardigrada) from the late Miocene of Entre Ríos Province, Argentina, with remarks on their systematics and biogeography. *Geobios* 44:33–44.
- Brandoni, D. y Scillato-Yané, G.J. 2007. Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada) del Terciario de Entre Ríos, Argentina: aspectos taxonómicos y sistemáticos. *Ameghiniana* 44: 427–434.
- Bravard, A. 1858. *Monografía de los terrenos marinos terciarios del Paraná*. Imprenta del Registro Oficial, Paraná, 107 p.
- Brochu, C.A. 1997. A review of “*Leidyosuchus*” (Crocodyliformes, Eusuchia) from the late Cretaceous through Eocene of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 679–697.
- Brochu, C.A. 1999. Phylogenetics, taxonomy and historical biogeography of Alligatoroidea. En:

- T. Rowe, C.A. Brochu, y K.Kishi (Eds.), *Cranial morphology of Alligator mississippiensis and phylogeny of Alligatoroidea*. Society of Vertebrate Paleontology, Memoir 6, New York, 6, p. 9–100.
- Brochu, C.A. 2003. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31: 357–396.
- Brochu, C.A. 2004. Alligatorine phylogeny and the status of *Allognathosuchus* Mook, 1921. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:857–873.
- Brochu, C.A. 2010. A new alligatorid from the Lower Eocene Green River Formation of Wyoming and the origin of caimans. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1109–1126.
- Brochu, C.A. 2011. Phylogenetic relationships of *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937 and the early history of caimanines. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 228–256.
- Brochu, C.A. y Rincón, A.D. 2004. A gavialoid crocodylian from the Lower Miocene of Venezuela. En: Sánchez-Villagra y Clack, J.A. *Fossils of the Miocene Castillo Formation, Venezuela: contributions on neotropical palaeontology*. Special Papers in Palaeontology 71: 61 – 80.
- Brunetto, E., Noriega, J.I. y Brandoni, D. 2013. Sedimentología, estratigrafía y edad de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni, y J.I. Noriega (Eds.). *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina, 14, p. 13–27.
- Buffetaut, E. 1982. Systematique, origine et évolution des Gavialidae Sud-Américains. *Geobios, Memory Special* 6: 127 – 140.
- Burmeister, G. 1883. Reprint of Bravard, 1858: Monografía de los terrenos marinos terciarios del Paraná. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 3: 45–94.
- Burmeister, G. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por Don Augusto Bravard y mencionados en su obra precedente. *Annales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 95–173.
- Bywater-Reyes, S., Carrapa, B., Clementz, M., y Schoenbohm, L. 2010. Effect of late Cenozoic aridification on sedimentation in the Eastern Cordillera of northwest Argentina (Angastaco basin). *Geology* 38: 235–238.
- Cei, J.M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. *Museo Regionale di Historia Naturali di Torino, Monografie* 14: 1–949.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A., Casciotta, J., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F., Noriega, J., Scillato-Yané, G., Soibelzon, L., Tonni, E., Verzi, D., y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos Province, Argentina. En: F.G. Aceñolaza, y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina*. Serie de Correlación geológica del Instituto Superior de Correlación Geológica, Tucumán, Argentina, 14, p. 191–238.
- Cione, A.L., Casciotta, J.R., Azpelicueta, M.M., Barla, M.J. y Cozzuol, M.A. 2005. Peces marinos y continentales del Mioceno del área Mesopotámica Argentina, procedencia estratigráfica y relaciones biogeográficas. *Miscelánea INSUGEO* 12: 49–64.
- Coutand, I., Carrapa, B., Deeken, A., Schmitt, A.K., Sobel, E. y Strecker, M.R. 2006. Orogenic plateau formation and lateral growth of compressional basins and ranges: Insights from sandstone petrography and detrital apatite fission-track thermochronology in the Angastaco Basin, NW Argentina. *Basin Research* 18: 1–26.
- Cuvier, G.L.C.F.D. Baron. 1807. Sur les différentes espèces de crocodiles vivants et sur leur caractères distinctifs. *Annales du Muséum National d'Histoire Naturelle* 10: 8–66.
- Daudin, F.M. 1802. *Histoire naturelle, générale et particulière des Reptiles*. De L'Imprimerie de F. Dufart, Paris, 452 p.
- De Alba, E. 1953. Geología del Alto Paraná, en relación con los trabajos de derrocamiento entre Ituzaingó y Posadas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 8: 129–161.
- D'Erasmus, G. 1934. Sopra alcuni avanzi di vertebrati fossili della Patagonia raccolti da Dott. E. Feruglio. *Accademia della Scienze Físiche e Matematiche Napoli*, Atti (2) 20 (8): 1–26.
- Deschamps, C.M., Vucetich, M.G., Montalvo, C.I. y Zárate, M.A. 2013. Capybaras (Rodentia, Hydrochoeridae, Hydrochoerinae) and their bearing in the calibration of the late Miocene-Pliocene sequences of South America. *Journal of South American Earth Sciences* 48: 145–158.
- Díaz, J.I. y Malizzia, D. 1983. Estudio geológico y sedimentológico del Terciario Superior del Valle Calchaquí (Dpto. San Carlos, Pcia. de Salta). *Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, Boletín Sedimentológico* 2: 8–28.
- Feruglio, E. 1938. Relaciones estratigráficas entre el Patagoniano y el Santacruciano en la

- Patagonia Austral. *Revista del Museo de La Plata (nueva serie) I, Geología* 4: 129–159.
- Frenguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55–256.
- Fortier, D., Brochu, C.A. y Souza Filho, J.P. 2009. The oldest record of *Caiman yacare*. *Journal of Vertebrate Paleontology (Supplement)* 29: 97.
- Gasparini, Z. 1968. Nuevos restos de *Rhamphostomopsis neogaeus* (Burm) Rusconi, 1933, (Reptilia, Crocodilia) del “Mesopotamiense”(Plioceno medio-superior) de Argentina. *Ameghiniana* 5: 299–311.
- Gasparini, Z. 1973. [Revisión de los Crocodilia (Reptilia) fósiles del Territorio Argentino: su evolución, sus relaciones filogenéticas, su clasificación y sus implicancias estratigráficas. Tesis Doctoral Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de LaPlata, La Plata, 158 p. Unpublished.].
- Gasparini, Z. 1981. Los Crocodilia fósiles de la Argentina. *Ameghiniana* 18: 177–205.
- Gasparini, Z. 1985. Un Nuevo cocodrilo (Eusuchia) Cenozoico de América del Sur. *MME-DNPM Série Geología Paleontología, Estratigrafía* 2: 51–53.
- Gasparini, Z. 1996. Biogeographic evolution of the South American crocodilians. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30:159–184.
- Gasparini, Z., y Báez, A.M. 1975. Aportes al conocimiento de la herpetofauna terciaria de la Argentina. 1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Tucumán), *Actas* 2: 377–415.
- Gasparini, Z., de la Fuente, M., y Donadío, O. 1986. Los reptiles cenozoicos de la Argentina: implicancia paleoambientales y evolución biogeográfica. 2º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Buenos Aires), *Actas* 2: 119–130.
- Galli, C.I., Ramírez, A., Barrientos, C., Reynolds, J., Viramonte, J.G. y Idleman, B. 2008. Estudio de proveniencia de los depósitos del Grupo Payogastilla (Mioceno Medio-Superior) aflorantes en el río Calchaquí, provincia de Salta, Argentina. 17º Congreso Geológico Argentino (San Salvador de Jujuy), *Actas* 1: 353–354.
- Gebhard, J.A., Giudici, A.R. y Gascon, J.O. 1974. Geología de la comarca entre el Río Juramento y Arroyo Las Tortugas, provincia de Salta y Jujuy, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 24: 359–375.
- Gelfo, J.N., Goin, F.J., Woodburne, M.O. y De Muizon, C. 2009. Biochronological relationships of the Earliest South American Paleogene Mammalian Faunas. *Palaeontology* 52: 251–269.
- Gilmore, C.W. 1911. A new fossil alligator from the Hell Creek beds of Montana. *Proceedings of the United States National Museum* 9: 297–302.
- Gmelin, J. 1789. *Linnei Systema Naturae*. Beer, G. E. Leipzig, 1057 p.
- Gray, J.E. 1862. A synopsis of the species of alligators. *Annals and Magazine of Natural History* 3: 327–331.
- Gürich, G. 1912. *Gryposuchusjessei*, ein neues schmalschmauziges Krokodile aus dens jüngeren Ablagerungen des oberen Amazonas-Gebietes. *Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Aulalten* 29: 59 – 71.
- Hastings, A.K., Bloch, J.I., Jaramillo, C.A., Rincón, A.F. y Macfadden, B.J. 2013. Systematics and biogeography of crocodylians from the Miocene of Panama. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 239–263.
- Head, J.J., Bloch, J.I., Hastings, A.K., Bourke, J.R., Cadena, E.A., Herrera, F.A., Polly, P.D. y Jaramillo, C.A. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457: 715–717.
- Herbst, R. 1971. Esquema estratigráfico de la Provincia de Corrientes, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26: 221–243.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. y Antonelli, A. 2010. Amazonia through time: andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927–931.
- Iglesias, A., Wilf, P., Johnson, K.R., Zamuner, A., Cúneo, N.R., Matheos, S. y Singer, B.S. 2007. A Paleocene lowland macroflora from Patagonia reveals significantly greater richness than North American analogs. *Geology* 35: 947–950.
- Kuhn, O. 1933. Über Reste procoeler Crocodilier aus der obersten Kreide von Patagonien. *Palaeontologische Zeitschrift* 15: 81–93.

- Lambe, L.M. 1907. On a new crocodylian genus and species from the Judith River Formation of Alberta. *Transactions of the Royal Society of Canada* 4: 219–244.
- Langston, W. Jr. 1965. Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *University of California Publications in Geological Sciences* 52: 1–15.
- Langston, W. Jr. y Gasparini, Z. 1997. Crocodylians, *Gryposuchus*, and the South American gavials. En: R.F. Kay, N.H. Madden, R.L. Cifelli, y J.J. Flinn (Eds.), *Vertebrate paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution, Washington D.C., p. 113–154.
- Legarreta, L., y Uliana, M.A. 1994. Asociación de fósiles y hiatos en el Supracretácico-Neógeno de Patagonia: una perspectiva estratigráfica-secuencial. *Ameghiniana* 31: 119–120.
- Lesta, P., y Ferello, R. 1972. Región extraandina de Chubut y Norte de Santa Cruz. En: A. Leanza (Ed.), *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, p. 601–654.
- Mauri, E. 1948. [Observaciones geológicas en el sudoeste de la Provincia de Salta, departamentos Cafayate, San Carlos, Molinos, Guachipas y La Viña. Y.P.F. internal report. Buenos Aires, 87 p. Unpublished.].
- Medem, F. 1983. *Los Crocodylia de Sur América*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 270 p.
- Méndez, I. 1966. Foraminíferos, edad y correlación estratigráfica del Salamanquense de Punta Peligro (45° 30 S; 67° 11 W) Provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 21: 127–157.
- Méndez Cidade, G. 2015. [Revisão sistematica do gênero *Mourasuchus* (Alligatoroidea, Caimaninae), com comentários sobre filogenia, biogeografia e paleoecologia de Caimaninae. Tesis de Maestría, Departamento de Biología, Universidade de São Paulo, São Paulo, 263 p. Unpublished.].
- Mendez Cidade, G., Barrios, F., Souza, R. y Bona, P. 2015. A new diagnosis, phylogenetic relationships and taxonomy of *Caiman lutescens* (Rovereto, 1912), Late Miocene, Argentina. 5º Congreso Latinoamericano de Paleontología Vertebrados (Montevideo), *Actas*: 80.
- Mook, C.C. 1921. *Allognathosuchus*, a new genus of Eocene crocodylians. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 44:105–110.
- Mook, C.C. 1924. A new crocodylian from the Wasatch Beds. *American Museum Novitates* 137: 1–4.
- Norell, M.A. 1988. [Cladistic approaches to paleobiology as applied to the phylogeny of alligatorids. Ph.D. dissertation, Yale University, New Haven, Connecticut, 279 p. Unpublished.].
- Norell, M.A., Clark, J.M. y Hutchison, J.H. 1994. The Late Cretaceous alligatoroid *Brachychampsia Montana* (Crocodylia): new material and putative relationships. *American Museum Novitates* 3116: 1–26.
- Noriega, J.L., Carlini, A.A. y Tonni, E.P. 2004. Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del Arroyo Ensenada (Departamento Diamante, provincia de Entre Ríos, Argentina). *Serie de Correlación Geológica (INSUGEO)* 12: 71–76.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372–412.
- Pascual, R. 1986. Evolución de los vertebrados cenozoicos: sumario de los principales hitos. 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 209–218.
- Patterson, B. 1936. *Caiman latirostris* from the Pleistocene of Argentina, and a summary of South American Cenozoic Crocodylia. *Herpetologica* 1: 43–54.
- Pinheiro, A.E.P., Fortier, D.C., Pol, D., Campos, D.A. y Bergqvist, L.P. 2013. A new *Eocaiman* (Alligatoridae, Crocodylia) from the Itaboraí Basin, Paleogene of Rio de Janeiro, Brazil. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology* 25: 327–337.
- Piña, C.I. y Argañaraz, B. 2000. Presencia del género *Caiman* (Crocodylia: Alligatoridae) en la Formación Ituzaingó (Mioceno Sup.–Plioceno), Entre Ríos, Argentina. En: F.G. Aceñolaza, and R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina*. Serie de Correlación geológica del Instituto Superior de Correlación Geológica, Tucumán, 14, p. 255–262.
- Price, L.I. 1964. Sobre o crânio de um grande crocodilídeo extinto do Alto Rio Juruá, Estado do Acre. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 36: 59–66.

- Raigemborn, M.S., Krause, J.M., Bellosi, E. y Matheos, S.D. 2010. Redefinición estratigráfica del Grupo Río Chico (Paleógeno Inferior), en el Norte de la Cuenca del Golfo San Jorge, Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 67: 239–256.
- Reynolds, J.H., Idleman, B.D., Hernández, R.M. y Naeser, C.W. 1994. Preliminary chronostratigraphic constraints on Neogene tectonic activity in the Eastern Cordillera and Santa Bárbara System, Salta Province, NW Argentina. *Annual Meeting Geological Society of America* (Seattle), Abstracts 26: A503.
- Riff, D. y Aguilera, O. 2008. The world's largest gharials *Gryposuchus*: Description of *G. croizati* n. sp. (Crocodylia, Gavialidae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Palaeontologiae Zeitschrift* 82: 178–195.
- Riff, D., Romano, P.S.R., Oliveira, G.R. y Aguilera, O.A. 2010. Neogene crocodile and turtle fauna in Northern South America. En: C. Hoorn, y F.P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. Wiley-Blackwell, Oxford, p. 259–280.
- Ringuélet, R.A. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22: 151–170.
- Rovereto, C. 1912. Los cocodrilos fósiles en las capas del Paraná. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 22: 339–368.
- Rusconi, C. 1933. Observaciones críticas sobre reptiles Terciarios de Paraná (Familia Alligatoridae). *Revista de la Universidad Nacional de Córdoba* 20: 1–52.
- Rusconi, C. 1935. Observaciones sobre los gaviales fósiles Argentinos. *Anales de la Sociedad de Ciencias Argentina* 119: 203–214.
- Rusconi, C. 1937. Nuevo aligatorio del Paleoceno de Patagonia. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 8: 1–5.
- Salas-Gismondi, R., Flynn, J.J., Baby, P., Tejada-Lara, J.V., Wesselingh, F.P. y Antonie, P.-O. 2015. A Miocene hyperdiverse crocodylian community reveals peculiar trophic dynamics in proto-Amazonian mega-wetlands. *Proceedings Royal Society B* 282: 20142490. Doi: 10.1098/rspb.2014.2490.
- Sánchez-Villagra, M. y Aguilera, O. 2006. Neogene Vertebrates from Urumaco, Falcon State, Venezuela: diversity and significance. *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 213–220.
- Scalabrini, P. 1887. *Cartas científicas al General Eduardo Racedo*. Museo de la Provincia de Entre Ríos, Tipografía y Encuadernación La Velocidad, Paraná, 209 p.
- Scheyer, T.M. y Moreno-Bernal, J.W. 2010. Fossil crocodylians from Venezuela in the context of South American faunas. En: M.R. Sánchez-Villagra, O.A. Aguilera, y A.A. Carlini (Eds.), *Urumaco & Venezuelan Paleontology: The fossil record of the Northern Neotropics*. Indiana University Press, Bloomington & Indianapolis, p. 192–213.
- Scheyer, T.M., Aguilera, O.A., Delfino, M., Fortier, D.C., Carlini, A.A., Sánchez, R., Carrillo-Briceño, J.D., Quiroz, L. y Sánchez-Villagra, M.R. 2013. Crocodylian diversity peak and extinction in the late Cenozoic of the northern Neotropics. *Nature Communications* 4: 1907. Doi: 10.1038/ncomms2940.
- Sill, W.D. 1968. The Zoogeography of the Crocodylia. *Copeia* 1: 76–88.
- Simpson, G.G. 1933. A new crocodylian from the *Notostylops* Beds of Patagonia. *American Museum Novitates* 623: 1–9.
- Simpson, G.G. 1937. An ancient eusuchian crocodile from Patagonia. *American Museum Novitates* 965: 1–20.
- Somoza, R., Cladera, G. y Archangelsky, S. 1995. Una nueva taoflora paleocena de Chubut, Patagonia. Su edad y ambiente de depositación. 6° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew), *Actas*: 265–269.
- Spix, J.B. 1825. *Animalia nova sive Species novae lacertarum quas in itinere per Brasiliam annis. MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit Dr. J.B. de Spix. T.O. Weigel Lipsiae*, 26 p.
- Starck, D. y Anzótégui, L.M. 2001. The late Miocene climatic change- Persistence of a climatic signal through the orogenic stratigraphic record in northwestern Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 763–774.
- Taplin, L.E. y Grigg, G.C. 1989. Historical zoogeography of the eusuchian crocodylians: a physiological perspective. *American Zoologist* 29: 885–901.
- Tineo, D.E., Bona, P., Pérez, L.M., Vergani, G.D., González, G., Poiré, D.G., Gasparini, Z. y Legarreta, P. 2014. Palaeoenvironmental implications of the giant crocodylian *Mourasuchus* (Alligatoridae, Caimaninae) in the Yecua Formation (late Miocene) of Bolivia. *Alcheringa*:

- An Australasian Journal of Palaeontology*. DOI: 10.1080/03115518.2015.967162.
- Vélez-Juarbe, J., Brochu, C.A. y Santos, H. 2007. A gharial from the Oligocene of Puerto Rico: transoceanic dispersal in the history of a non-marine reptile. *Proceeding of the Royal Society B* 274: 1245 – 1254.
- Vizcaíno, S.F., Cassini, G.H., Toledo, N., y Bargo, M.S. 2012. On the evolution of large size in mammalian herbivores of Cenozoic faunas of South America. En: B.D. Patterson, y L. Costa (Eds.), *Bones, Clones and Biomes. The History and Geography of Recent Neotropical Mammals*. University of Chicago Press, Chicago, p.76–101.
- Vucetich, M.G., Arnal, M., Deschamps, C.M., Pérez, M.E. y Vieytes, E.C. 2015. A brief history of caviomorph rodents as told by the fossil record. En: A. Vassallo y D. Antonucci (Eds.), *Biology of caviomorph rodents; diversity and evolution*. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, p. 11–62.
- Woodburne, M.O., Goin, F.J., Bond, M., Carlini, A.A., Gelfo, J.N., López, G.M., Iglesias, A. y Zimicz, A.N. 2014. Paleogene land mammal faunas of South America; a response to global climatic changes and indigenous floral diversity. *Journal of mammalian Evolution* 21: 1–73.