

ORIGENES Y EVOLUCION DE LOS ANFIBIOS Y REPTILES DEL CENOZOICO DE AMERICA DEL SUR

por ANA MARÍA BÁEZ ⁽¹⁾ y ZULMA B. DE GASPARINI ⁽²⁾

SUMMARY

Origins and evolution of the Cenozoic amphibians and reptiles of South America. — The earliest Cenozoic record of amphibians and reptiles in South America consists of remains of turtles and crocodiles from the Lower Paleocene. But they do not, however, constitute a representative sample of the herpetofauna then inhabiting that continent, for the deposits of that age that have hitherto yielded fossils correspond to a peculiar facies. Fortunately a rich and diversified assemblage of Late Paleocene age gives a more complete picture of the groups living at that time. Within this assemblage it is possible to recognize elements of different historical background that joined the South American fauna heterochronously.

All the families recorded in the Lower Tertiary are represented in the present-day fauna, except meiolaniids and sebecids, both of which are extinct. According to paleontological data many of those groups were also present in Mesozoic time: Pipidae, Iguanidae, Pelomedusidae, Meiolaniidae and possibly Leptodactylidae, Sebecidae and Crocodylidae. The affinities, and past and present distribution of some groups, seem to indicate that continental drift could have played a significant role in their evolution. Pipids have been recorded in South America in the Cretaceous and the relationships of the known Paleocene representatives with those from Africa suggest a former connection of both continents. This is in agreement with the African affinities of the caecilian from the Upper Paleocene of Brazil, although this is the only known record of the family.

Leptodactylids, chelids and iguanids are considered Gondwanian groups. Bufonid, liylid and sebecid differentiation could have originally occurred in South America, although according to paleontological evidence alligatorids and crocodylids reached the continent from the north. It is possible that the teiids are also of

(1) Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Argentina.

(2) Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

holarctic origin. The present record of boids, anilids and pelomedusids is still inadequate to ascertain their geographic center of origin.

At the beginning of Tertiary time the herpetofauna of South America seems to have been different from that living north of the Isthmus of Panama, despite the continuity of mesic tropical environments. Different opinions on the connection of both Americas existing at that time have been given. Available paleoherpetological data are consistent with the lack of a direct connection, although the knowledge of the fauna of the northern part of South America at that time is still poor. Some groups, such as crocodylids and alligatorids and perhaps teiids, came from the north and could have been carried by natural rafts.

Prior to the connection of the Americas in Plio-Pleistocene times other families are recorded: Testudinidae Trionychidae, Colubridae, Nettosuchidae and possibly Emydidae, according to the available data. Except nettosuchids, those groups reached the continent from the north by waif transport and their arrival was not synchronous. Testudinids made their first appearance in Lower Miocene deposits of Patagonia and it is supposed that they have arrived at least by Oligocene times. Colubrids and possibly also emydids had probably arrived by Middle Miocene. An unsuccessful entry was that of the trionichids which are recorded in the Pliocene of Venezuela, but are not part of the present fauna. Among crocodiles a peculiar groupe differentiated—the nettosuchids—which lived exclusively in South America since Miocene to Pleistocene times. South American gavialids constitute a particular case as their origin and relationships are still uncertain.

It is evident that many families comprising the present herpetofauna are not recorded as fossils. Some of them, such as Plethodontidae, Ranidae, Anguillidae, Chelydridae and Kinosternidae are late immigrants that arrived through the Isthmus of Panama. Other groups according to their degree of endemism and phylogenetic relationships seem to be older members of the South American fauna, despite their absence in the fossil record. That would be the case of Dendrobatidae, Pseudidae, Scincidae and Microhylidae.

Regarding the distribution of the different groups that constituted the South American herpetofauna during Cenozoic times, it is most important to point out that: 1) in general, their range was more extensive, evidencing more generalized climatic-ecological conditions; 2) the dispersal of certain groups at the beginning of Cenozoic time indicates that a great portion of the continent had warm and humid climate, with a fundamentally low relief; 3) as a consequence of this pipids, chelids, boids and crocodiles reached Patagonia, a region further south from the southern border of their present range; 4) throughout the Cenozoic geological events of different magnitude provoked physiographic, and consequently climatic and floristic changes, that although restricting the dispersal of some groups, multiplied the available environments promoting the appearance of new adaptive types; 5) even in Late Pleistocene times outstanding climate changes occurred; many areas now quite dry had mesic climates according to the recorded herpetofaunas.

INTRODUCCION

El propósito fundamental de esta revisión ha sido considerar los hallazgos paleoherpetológicos del Cenozoico de América del Sur con el interés de valorar el aporte que ellos hacen al conocimiento de la evolución de los grupos representados, así como también la de los ambientes en las áreas donde fueron registrados.

Distintos hechos han contribuido a que dicho aporte fuera escaso en muchas oportunidades, quedando aún sin dilucidar numerosos problemas planteados en la historia de la herpetofauna de ese continente. A pesar que las menciones de anfibios y reptiles fósiles en la literatura son abundantes, con frecuencia sólo se trata de fragmentos difíciles o imposibles de ubicar taxonómicamente. En muchos casos el material permanece todavía sin ser estudiado, y en otros los restos fueron coleccionados y descritos a fines del siglo pasado, a veces con criterios muy diferentes a los actuales, lo que hace necesaria su revisión. A diferencia de lo ocurrido con los mamíferos, prácticamente no se han efectuado búsquedas sistemáticas de aquellos grupos, siendo su registro muy incompleto hasta el momento.

En la primera parte del trabajo se mencionan los hallazgos ordenados cronológicamente, habiéndose puesto énfasis en su procedencia estratigráfica y geográfica. A continuación se hace una puesta al día de los problemas sobre orígenes y evolución de los grupos registrados, tomando en consideración las evidencias paleontológicas. Finalmente el material fue evaluado desde el punto de vista ecológico, aportando datos complementarios al panorama ofrecido ya por los vegetales y los mamíferos.

I — LA HERPETOFAUNA DEL CENOZOICO SUDAMERICANO:
SU REGISTRO*Paleoceno.*

Los más antiguos restos del Cenozoico sudamericano, tortugas y coodrilos, provienen de las distintas facies de la transgresión marina denominada "Salamanquense", asignada al Paleoceno inferior (Méndez, 1966; Bertels, 1973) y que aflora en Patagonia, en el extremo austral del continente. En las proximidades de Punta Peligro, al norte de Pico Salamanca, provincia del Chubut, Argentina, se han registrado fragmen-

tos de cocodrilos y caparazones de tortugas. Los primeros fueron estudiados por Kuhn (1933) y recientemente revisados por Gasparini (1973) quien los ha considerado como Eusuchia, indeterminables a niveles taxonómicos inferiores. Por su parte Staesche (1929) determinó la presencia de dos Pelomedusidae: *Naiadochelys patagonica* y *Naiadochelys maior*, y de dos Cryptodira: *Osteopygis* y cf. *Gyremys*. Según Wood (1972:8) la validez del primer género es muy dudosa en vista de que el material tipo, proveniente de América del Norte, no puede ser adecuadamente caracterizado. Tanto es así que considera a *Naiadochelys* como *nomen vanum*. En cuanto a la presencia de *Osteopygis* y cf. *Gyremys* es descartada por Romer (1966). Es posible que cf. *Gyremys* represente alguna forma de Pelomedusidae y no un Emydidae (Wood, 1971).

También en la provincia del Chubut, en las localidades de Punta Peligro, Cerro Redondo, Hansen Oeste y Puerto Visser, se hallaron fragmentos de tortugas (aún sin determinar) y de cocodrilos (D'Erasmus, 1934; Rusconi, 1937; Gasparini, 1973) de la misma antigüedad. Estos últimos son considerados por Gasparini como Eusuchia indeterminables.

Simpson (1937) ha descrito un nuevo género y especie de cocodrilo sobre la base de un dentario, siendo éste el resto más completo de esta antigüedad de los hallados hasta el momento en la zona. El mismo proviene de los alrededores de Malaspina, provincia del Chubut:

Eusuchia

Crocodylidae

Necrosuchus ionensis Simpson, 1937

La presencia de tortugas se ha registrado también en la provincia de Río Negro, en la margen derecha del Río Negro frente a General Roca, en sedimentos que Frenguelli asignó al "Pehuenchense" (Simpson, 1941).

En Brasil, sedimentitas atribuidas al Paleoceno superior de la localidad de San José de Itaboraí, estado de Río de Janeiro, son portadoras de numerosos restos de vertebrados (Price y Paula Couto, 1946; Paula Couto, 1948, 1949, 1958, 1962, 1963, 1970). El estudio de los mamíferos contenidos en esos depósitos indicaría que los mismos pueden ser referidos a la Edad Riochiquense (Paleoceno superior). Cabe señalar que los restos han sido transportados y depositados hasta donde se los encuentra

“...por distancias relativamente grandes a través de las galerías e semiduros del calcáreo...” (Paula Couto, 1949: 9). Se han hallado allí:

AMPHIBIA

Anura

Aglossa

Pipidae

Xenopus romeri Estes, 1975

Neobatrachia

Leptodactylidae (Estes, 1970)

Bufonidae (Estes, 1970)

Hylidae (Estes, 1970)

Gymnophiona

Ceciliidae

Apodops pricei Estes y Wake, 1972

REPTILIA

Testudines

Pleurodira

Pelomedusidae

Podocnemis sp.

Gen. nov. (v. Paula Couto, 1970)

Squamata

Sauria

Iguanidae (Estes, 1970)

Teiidae (Paula Couto, 1970; Estes, 1970)

Gekkonidae (Estes, 1970)

Serpentes

Boidae (Paula Couto, 1970; Estes, 1970)

Crocodilia

Mesosuchia

Sebecosuchia

Sebecidae

Sebecus sp.

Cuatro formas nuevas (f. Paula Couto, 1970)

Eusuchia

Alligatoridae

“Un caimán” (f. Paula Couto, 1970)

En la Argentina, en cambio, sólo unos pocos restos de reptiles se han registrado en depósitos atribuidos al Riochiquense por sus mamíferos (Paleoceno superior, v. Simpson, 1935 *a, b*; Feruglio, 1949). Las sedimentitas portadoras provienen del este de la provincia de Chubut, de las localidades de Bajo Palangana (cocodrilos indeterminados) y Cerro Pan de Azúcar (cocodrilos y tortugas indeterminadas; vértebras de un ofidio que recuerdan a *Madtsoia*, v. Simpson, 1935*a*; Feruglio, 1949). Proveniente de la misma localidad y nivel estratigráfico, Hoffstetter (1959) describió un fragmento del dentario de un ofidio:

Boidae

Madtsoia cf. *M. bai* Simpson, 1933

En estratos continentales de Laguna del Hunco y Cerro Mirador, Río Chubut medio, han sido coleccionados restos de anuros, plantas, peces y tortugas. Dichos depósitos, sobre la base de su posición estratigráfica, fueron considerados del Paleoceno superior o Eoceno inferior (Casamiquela, 1961, 1965). Dataciones radimétricas recientes indicarían que corresponden al Paleoceno superior (Archangelsky, 1974).

AMPHIBIA

Anura

Aglossa

Pipidae

Xenopus pascuali (Casamiquela) 1960

Este material fue designado *Shelania pascuali* por Casamiquela (1960, 1961, 1965) y está siendo revisado por A. M. B. y Richard Estes, coincidiendo ambos en considerarlo una especie del género *Xenopus*.

También en Laguna del Hunco y presumiblemente en sedimentitas de la misma antigüedad se ha registrado la presencia de probables pleurodirios. Este material está siendo estudiado por Roger Wood.

La presencia de quelonios y cocodrilos también se ha registrado en el noroeste de la Argentina, en sedimentitas atribuidas al Cretácico superior o Terciario inferior. En la provincia de Jujuy, en la zona del río Casa Grande, provenientes de la Formación Maíz Gordo, se exhumaron recientemente fragmentos de cocodrilos y dos caparazones de tortugas pleurodiras. La antigüedad de esta Formación es aún discutida (v. Pascual y Odreman Rivas, 1973). En una localidad cercana, también se cita la presencia de cocodrilos y tortugas pero en depósitos de la Formación Lumbera atribuida al Terciario inferior (v. Pascual y Odreman Rivas, *op. cit.*).

En 1958 Cattoi y Freiberg describieron los restos de un Pelomedusidae al que denominaron *Podocnemis argentinensis*, provenientes de las "Margas Multicolores" de Queñoal, Quebrada de Humahuaca, provincia de Jujuy, desconociéndose el nivel estratigráfico preciso. Wood y Gamero (1971) consideraron a este material como Pelomedusidae, *gen. et sp. indet.* Restos más completos depositados en el American Museum of Natural History, de Estados Unidos, provenientes de la misma zona, probablemente correspondan a *Podocnemis argentinensis* y a un nuevo género de pelomedúsido (Wood, com. epist.). También ha sido referido como cf. *Podocnemis argentinensis* material coleccionado en Río Tala, provincia de Salta, en las "Margas Multicolores" (Wood, com. epist.).

Eoceno

Los depósitos portadores de anfibios y reptiles fósiles de esta época en Argentina se encuentran en la provincia del Chubut (Patagonia), según los datos disponibles hasta el presente.

En sedimentitas atribuidas a la Edad Casamayorensis (Eoceno inferior), en las proximidades de Paso Niemann, este de la provincia del Chubut, han sido registrados varios taxa:

AMPHIBIA

Anura

Neobatrachia

Leptodaetylidae

Caudiuverbera casamayorensis (Schaeffer) 1949

Schaeffer (1949) describió a la forma precedente como *Eophractus casamayorensis*. En 1963 Hecht consideró que se trataba de un representante del género *Calyptocephalella*, el que, de acuerdo a Myers (1962), debe ser designado *Caudiuverbera* por prioridad. Posteriormente Lynch (1971) aceptó esta última denominación, incluyendo a *Eophractus* en la lista de sinonimia de *Caudiuverbera* y reconociendo tentativamente a la forma de Chubut como una especie válida de ese género.

REPTILIA

Testudines

Amphichelydia

Meiolaniidae

Crossochelys corniger Simpson, 1937

Pleurodira

Chelydae

Hydromedusa sp. (Wood, com. epist.)

Crocodilia

Mesosuchia

Sebecosuchia

Sebecidae

Sebecus icacorhinus Simpson, 1937

En estratos asignados también al Casamayorensis (Simpson, 1933a), en la localidad de Cañadón Vaca, geográficamente próxima a la anterior, se han hallado las siguientes formas:

REPTILIA

Squamata

Serpentes

Boidae

Madtsoia bai Simpson, 1933

Simpson (*op. cit.*) hace referencia también a otros restos algo diferentes del ejemplar tipo de la especie citada precedentemente, correspondientes a un boido hallado en sedimentos más viejos pero "clearly early Tertiary" (*op. cit.*: 9). Esto concuerda con la información brindada por Hoffstetter (1959).

Asimismo en aquel trabajo Simpson menciona la presencia de otro género de boido, sin nominar por su conservación precaria, proveniente de estratos coetáneos o probablemente algo más jóvenes (capas con *Pyrotherium* = Edad Deseadense) y que fuera registrado en Cabeza Blanca, provincia del Chubut.

Crocodilia

Mesosuchia

Sebecosuchia

Sebecidae

Sebecus icacorhinus Simpson, 1937

Restos de otro cocodrilo de igual antigüedad fueron registrados al sur del Lago Colhué-Huapí, provincia del Chubut (Simpson, 1933 b):

Eusuchia

Alligatoridae

Eocaiman cavernensis Simpson, 1933

En Perú se ha citado la presencia de un quelonio en la localidad de Mogollón al noreste de Negritos, departamento de Piura, en sedimentitas de origen marino costanero del Grupo Salina, atribuidas al Eoceno medio (Schmidt, 1931):

Pleurodira

Pelomedusidae

Taphrosphys olssoni (Schmidt) (v. Zangerl, 1947)

Sedimentitas de Edad Divisaderense (convencionalmente Eoceno superior, Pascual *et al.*, 1965) en el departamento de Las Heras, provincia de Mendoza, Argentina, son portadoras de restos de ofidios, tortugas y cocodrilos (Simpson, Minoprio y Patterson, 1962), en gran parte indeterminables. Entre ellos:

REPTILIA

Crocodilia

Mesosuchia

Sebecosuchia

Sebecidae?

Ilchunaia parca Rusconi, 1946 (v. Gasparini, 1972)

Recientemente, en los mismos depósitos de Mendoza se exhumaron restos de un lacertilio (Contreras, com. pers.).

En el departamento de Santander, Colombia, en sedimentitas de la Formación Mugrosa en las localidades de Tama y Campo Waldo se exhumaron restos de tortugas y cocodrilos respectivamente. La Formación Mugrosa ha sido considerada por Stirton (1953) como eocena (Fauna Tama), por Olsson (1956) como oligocena, por Langston (1965) como eocena superior? y por van der Hammen como oligocena inferior (v. Bürgl, 1961). Sólo los cocodrilos fueron determinados:

Mesosuchia

Sebecosuchia

Sebecidae

Sebecus sp.

Eusuchia

Crocodylidae *Incertae sedis*

Crocodylidae gen. et sp. indet. (v. Langston, 1965)

En sedimentitas del Eoceno superior en las cercanías de Ancon, provincia de Guayas, Ecuador, se ha constatado la presencia de un ofidio marino:

Serpentes

Palaeophiidae

Pterosphenus sheppardi Hoffstetter, 1958

Romer (1956; 1966) considera a la familia Palaeophiidae como un grupo de lacertilios y la incluye en la superfamilia Varanoidea.

Oligoceno

Provenientes de sedimentitas de la Edad Deseadense (Oligoceno inferior) de la localidad de Scarritt Pocket, oeste de Sierra Canquel, provincia del Chubut, Argentina, han sido descriptos varios anuros fósiles:

Neobatrachia

Leptodaetylidae

Caudiverbera caudiverbera (Linneo) (v. Lynch, 1971)

Esta forma fue descripta originalmente como una nueva especie del género *Calyptocephalella*: *C. canqueli* (Schaeffer, 1949).

Eupsophus sp. (v. Schaeffer, 1949)

Neoprocoela edentatus Schaeffer, 1949 (v. Parte II)

En el extremo sur del Lago Colhué-Huapi, provincia del Chubut, en sedimentitas atribuídas al Colhuchupense también se ha registrado la presencia de *Caudiverbera*. Ese género persistiría entonces en el Oligoceno superior en aproximadamente las mismas latitudes de Patagonia (v. Schaeffer, *op. cit.*; Báez, en prensa).

Restos de Chelyidae han sido citados (Wood y Patterson, 1973) en el Oligoceno inferior (Deseadense) de Tremembé, estado de San Pablo, Brasil (v. Paula Couto y Mezzalira, 1971).

Conjuntamente con restos de mamíferos se ha coleccionado material, en su mayor parte fragmentario, de anuros, tortugas y cocodrilos

en los alrededores de Chaparral, departamento de Tolima, Colombia (Stirton, 1953). Sólo los últimos han sido estudiados (Langston, 1965). Las sedimentitas portadoras corresponden a la Formación Mugrosa (ex Formación Tuné, Stirton, 1946) del Grupo Gualanday. Según aquel autor (1953: 610) la fauna mamalífera permitiría su asignación a la Edad Deseadense de Argentina (Oligoceno inferior).

Eusuchia

Alligatoridae *insertae sedis*

Balanerodus logimus Langston, 1965

Gavialidae

gen. et sp. indet. (v. Langston, 1965)

Varias localidades fosilíferas se han citado en las proximidades de Coyaima, departamento de Tolima, Colombia, de donde se han extraído numerosos restos de vertebrados constituyendo lo que Stirton (1953: 610) denominó Fauna Coyaima y asignó al Oligoceno superior. Esta opinión ha sido aceptada por Langston (1965) y Hoffstetter (1970 *a*), no así por Estes y Sill (1966: 311) quienes la asignaron al Mioceno sobre la base de la presencia de "scleromyid rodents" y de gaviales. La asignación cronológica atribuida a estos últimos se basó en que en Brasil en sedimentitas de edad supuestamente mio-pliocena se hallaron restos de *Mourasuchus* (= *Nettosuchus*) y de gaviales. Sin embargo la antigüedad de esos sedimentos oscilaría entre Mioceno superior y Pleistoceno (Price, 1956) o bien Plio-Pleistoceno (Paula Couto, 1970).

REPTILIA

Squamata

Sauria

Teiidae

cf. *Tupinambis* (v. Estes, 1961)

Crocodylia

Mesosuchia

Sebecosuchia

Sebecidae

Sebecus sp. (v. Langston, 1965)

Eusuchia

Alligatoridae

gen. et sp. indet. (v. Langston, 1965)

Crocodylidae

gen. et sp. indet. (v. Langston, 1965)

Gavialidae

Gavialis colombianus Langston, 1965

Stirton (1953) citó la presencia de fragmentos de tortugas, aún sin determinar.

Mioceno

Son muy escasos los depósitos del Mioceno inferior de América del Sur que han brindado restos de anfibios o reptiles.

Provenientes de la parte meridional del valle del río Chubut, provincia del Chubut, Argentina, se han estudiado restos de un Testudinidae hallados en sedimentitas de origen marino, asignadas al "Patagoniense", convencionalmente Mioceno inferior u Oligoceno superior (v. Pascual y Odreman Rivas, 1971, 1973):

REPTILIA

Testudines

Cryptodira

Testudinidae

Geochelone gringorum (Simpson) 1942 (v. William, 1950; Auffenberg, 1971)

En sedimentitas marinas de la Formación Pirabas, muy probablemente Mioceno inferior (Paula Couto, 1970), en el litoral atlántico de los estados de Pará y Maranhao, Brasil, fueron hallados restos de tortugas y cocodrilos (Camargo Mendes y Petri, 1971). Según Paula Couto (op. cit: 919) los quelonios fueron posiblemente acarreados a la costa marina, habiéndose citado la presencia de:

Pleurodira

Pelomedusidae

Podocnemis sp.

Hasta el presente sólo se conocen reptiles del Mioceno inferior en sedimentitas provenientes de la parte más austral del continente, provincia de Santa Cruz, Argentina, pertenecientes a la Formación Santa Cruz. Han sido descritos restos de iguánidos, desconociéndose su procedencia geográfica precisa (Ameghino, 1899):

Sauria

Iguanidae

Erichosaurus debilis Ameghino, 1899

Erichosaurus bombimaxila Ameghino, 1899

Erichosaurus diminutus Ameghino, 1899 (v. Parte II)

Asimismo en esa Formación fue registrada la presencia de otros lacertilios, descritos sobre la base de material muy fragmentario. *Diasemosaurus occidentalis* Ameghino 1893, considerado originalmente un agárido, fue referido a la familia Teiidae (Romer, 1966). Es aún incierta la ubicación taxonómica de *Dibolosodon typicus* Ameghino, 1893 y la presencia del género *Saniwa*, del que se describió *S. australis* Ameghino, 1899 (v. Parte II). También Ameghino (1899) menciona la existencia de vértebras pertenecientes a un ofidio de la talla de una gran boa.

Provenientes de sedimentitas de la Serie Zaraza en el estado de Guárico, Venezuela, asignadas al Mioceno medio, Simpson (1943 b) describió una nueva especie de Pelomedusidae: *Podocnemis geologorum* que, en opinión de Wood y Gamero (1971), debe ser considerada como *Pleurodira incertae sedis*.

La mayor parte de los registros de anfibios y reptiles del Mioceno superior provienen de Colombia, de sedimentitas del Grupo Honda (Fields, 1959). Dos faunas contemporáneas fueron reconocidas: Carmen de Apicalá y La Venta (Stirton, 1953), las que incluyen numerosos mamíferos. La primera de ellas brindó fragmentos de tortugas y cocodrilos:

Testudines

Pleurodira

Pelomedusidae (v. Stirton, *op. cit.*)

Podocnemis sp. (v. Royo y Gómez, 1945-1946)

Crocodylia

Eusuchia

Alligatoridae

Eocaiman sp. (v. Langston, 1965)

Caiman neivensis (Mook) 1941 (v. Langston, 1965)

Los haliázgos herpetológicos correspondientes a la Fauna La Venta son, en cambio, abundantes y provienen de diversas localidades del departamento de Huila. Los restos de anfibios son escasos, limitados a anuros que originalmente fueron mencionados como leptodactílicos con dudas (Stirton, 1953; Savage D., 1951) y posteriormente determinados como bufónidos (Estes, 1961, 1963):

Neobatrachia

Bufo

Bufo marinus (Linneo)

Los reptiles son comparativamente numerosos:

Testudines

Pleurodira

Pelomedusidae

Podocnemis expansa (Schweigger) 1912 (v. Medem, 1966, 1968)

Chelyidae

Chelus sp. nov. (Wood, comp. pers.)

Cryptodira

Testudinidae

Geochelone (Chelonoides) hesternae Auffenberg, 1971

Emydidae

gen. et sp. indet. (v. Medem, 1968)

Restos de tortugas de igual procedencia y aún no estudiadas, fueron mencionados por Royo y Gómez (1945-1946), Stirton (1953) y Bürgl (1961). Gran variedad de Squamata han sido registrados también en esos depósitos:

Sauria

Iguanidae (v. Estes, 1961)

Teiidae

Tupinambis cf. *T. teguixin* (v. Estes, 1961)

Dracaena colombiana Estes, 1961

Serpentes

Aniliidae (v. Hoffstetter, 1967 a; b)

Boidae

Eunectes sp. (v. Hoffstetter, 1967 b)

Colubridae (v. Hoffstetter, 1971 b)

Es interesante destacar que en la fauna La Venta coexistieron cocodrilos *Sebecosuchia* con *Eusuchia*. Todo el material citado a continuación ha sido estudiado por Langston (1965)

Mesosuchia

Sebecosuchia

Sebecidae

Sebecus huilensis Langston, 1965

Sebecus sp.

Eusuchia

Crocodylidae

Characosuchus fieldsi Langston, 1965

Alligatoridae

Eocaiman sp.

Caiman neivensis (Mook) 1941

Caiman sp.

Caiman cf. *C. lutescens* (Rovereto) 1912

Una de las autoras (Gasparini, 1973) considera a *C. lutescens* Roverto, 1912 como sinónimo de *C. latirostris*.

Nettosuchidae

Mourasuchus atopus (Langston) 1965

Originalmente Langston describió a la especie precedente como *Nettosuchus atopus* (v. Langston, 1966).

Gavialidae

cf. *Rhamphostomopsis*

En depósitos del Mioceno superior (Edad Friasense), en las provincias de Santa Cruz y Río Negro, Argentina, se han hallado restos de anuros (Casamiquela, 1958, 1963):

Neobatrachia

Leptodaetylidae

Caudiverbera caudiverbera (Linneo) (v. Lynch, 1971)

El material anteriormente citado, proveniente del norte del lago Buenos Aires, provincia de Santa Cruz, fue descrito originalmente como *Gigantobatrachus parodii* por Casamiquela (1958). La misma especie fue registrada en Barranca de los Loros, costa meridional del río Colorado, provincia de Río Negro (Casamiquela, 1963). También en la provincia de Río Negro, al sudoeste de Ingeniero Jacobacci, se ha hallado otro leptodaetílido:

Wawelia gerholdi Casamiquela, 1963

En depósitos del Mioceno superior (Colluncurensis), en la parte occidental de la provincia del Chubut, se ha exhumado un resto de quelonio que, según Wood (com. epist.), podría considerarse como cf. *Geochelone gringorum*. En sedimentitas de la misma antigüedad de la provincia de Río Negro, en la zona de Pilcaniyeu Viejo, se registró la presencia de testudines.

Otros quelonios han sido citados en Ecuador en la región amazónica en la cuenca del Curaray (Hoffstetter, 1970 b). Según Tschopp (1953), los depósitos portadores pertenecen a la Formación Curaray (Mioceno).

Recientemente, en sedimentitas del Mioceno, probablemente superior, en la cuenca del río Inuya, tributario del Urubamba, Perú, ha sido registrada la presencia de *Sebecus* (News Bull. Soc. Vert. Paleont., 106; 49, 1976).

Plioceno

Los reptiles más antiguos registrados en el Plioceno provienen de sedimentitas asignadas al Plioceno medio de Venezuela y Argentina. Del miembro superior de la Formación Urumaco, al noroeste de Venezuela (Royo y Gómez, 1960; González de Juan *et al.*, 1970), se han exhumado restos de numerosos vertebrados. Los depósitos portadores podrían referirse a la Edad Huayqueriense (Plioceno medio) según Pascual y Gamero (1969).

Se han citado:

REPTILIA

Testudines

Pleurodira

Pelomedusidae

gen. nov. (Wood, com. pers.)

Chelyidae

Chelus sp. (v. Wood y Patterson, 1973)

Trionychidae

gen. et sp. indet. (v. Wood y Patterson, 1973)

Testudininae indet. (v. Wood y Patterson, 1973)

Testudinae

Crocodylia

Eusuchia

Gavialidae

Ikanogavialis gameroi Sill, 1970

Otro material de Crocodylia proveniente de la Formación Urumaco recientemente coleccionado y aún inédito está siendo estudiado por Bryan Patterson. En forma preliminar, se han registrado (com. pers.):

Eusuchia

Crocodylidae?

Gryposuchus sp.

Alligatoridae

Balanerodus sp.*Dinosuchus* sp.*Melanosuchus fisheri* Medina, 1976

Nettosuchidae

Mourasuchus amazonensis Price, 1964

Proveniente de depósitos referidos a la Edad Huayqueriense (Plioceno medio) del valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina, Rovereto (1914) describió un Testudinidae que denominó *Testudo gallardoi*. El material tipo es fragmentario y ha sido estudiado posteriormente por Auffenberg (1974), quien la consideró una especie válida del género *Geochelone*: *G. gallardoi*. Asimismo ese autor incluyó a *Testudo praestans* (Rovereto, 1914) en la sinonimia de esa especie.

Abundante material de vertebrados fósiles ha sido exhumado de la margen izquierda del Río Paraná, provincia de Entre Ríos Argentina, desde fines del siglo pasado. Muchos de ellos, evidentemente redepositados, provienen de un complejo conjunto de sedimentos terrestres, fluviales y marinos, habiendo variado notablemente el reconocimiento de unidades litológicas según los diversos autores (v. Frenguelli, 1920, 1922, 1937, 1950; Reig, 1957; Pascual y Odreman Rivas, 1973). La incierta proveniencia estratigráfica del material complica esta situación.

Las formas mencionadas a continuación provendrían del denominado "Mesopotamiense" (Plioceno medio-superior, *vide* Pascual y Bondasio, 1961). En la mayor parte de los casos se requeriría una revisión de las mismas a la luz de los conocimientos actuales. La presencia de tortugas está documentada por el hallazgo de gran cantidad de fragmentos aislados. Algunas de ellas fueron determinadas específicamente (Bravard, 1858; Burmeister, 1883; 1885; Ambrosetti, 1893; Ameghino, 1898). Sin embargo lo fragmentario del material sólo permite asegurar la existencia de pleurodiros indeterminados y, entre los criptodiros, de *Geochelone* sp. Wieland (1923) estudió un fragmento de caparazón de un pleu-

rodiro y lo denominó *Parahydraspis paranensis* (Chelyidae). Este material no ha sido revisado.

Squamata

Sauria

Teiidae

Tupinambis? (v. Parte II)

Serpentes

Boidae

gen. indet. (v. Bravard, 1858; Burmeister, 1883, 1885)

La mayor parte de los cocodrilos del Terciario de Argentina provienen del "Mesopotamiense". Ellos fueron dados a conocer por Bravard (1858), Burmeister (1883, 1885), Ambrosetti (1890), Scalabrini (1887), Rovereto (1912), Saez (1928), Rusconi (1933, 1935), Gasparini (1968) y revisados por Patterson (1936), Langston (1965) y Gasparini (1973). Según esta última autora pueden reconocerse:

Alligatoridae

Caiman latirostris (Daudin)

Caiman australis (Burmeister)

Caiman cf. *C. yacare* Daudin

Caiman sp.

Gavialidae

Rhamphostomopsis neogaeus (Burmeister) Rusconi 1933

Del Conglomerado Basal del Río Caraparí (Conglomerado de Galarza), en la provincia de Salta, Argentina, fueron extraídos restos de cocodrilos indeterminados y de *Rhamphostomopsis* sp. (Gasparini, 1968). La antigüedad de estos estratos es incierta, habiéndoselos correlacionado con el "Mesopotamiense" por sus fósiles. Otras evidencias indicarían, sin embargo, mayor edad (v. Pascual y Odreman Rivas, 1973: 314-315).

La presencia de varios reptiles ha sido citada en sedimentitas de Edad Montehermosense en su localidad tipo en el sur de la provincia de

Buenos Aires. Esa Edad fue asignada al Plioceno superior (v. Pascual *et al.*, 1966). Con igual procedencia geográfica y estratigráfica fueron descriptos restos de anuros (Ameghino, 1899; Rovereto, 1914). Asimismo nuevo material coleccionado se halla en estudio (A.M.B.).

AMPHIBIA

Anura

Neobatrachia

Leptodactylidae

Ceratophrys prisca Ameghino, 1899

REPTILIA

Testudines

Cryptodira

Testudinidae

Geochelone gallardoii (Rovereto) (v. Auffenberg, 1974)

Esta especie fue originalmente referida como *Testudo praestans* por Rovereto (1914).

Squamata

Sauria

Teiidae

Tupinambis preteguixin Rovereto, 1914

Tupinambis prerufescens Rovereto, 1914

Tupinambis brevirostris Rovereto, 1914

Tupinambis multidentatus Rovereto, 1914

En una revisión de los fósiles de la Formación Chapadmalal, Reig (1958) acota que el material precedente de lacertilios fue examinado, poniéndose en duda la validez de dichas especies (v. Parte II).

Material asignado a una nueva especie del género *Callopistes* (Teiidae), procede también de Monte Hermoso (Chani, 1976).

En dos localidades de la provincia de Buenos Aires, en formaciones referibles a la Edad Montehermosense: Formación Irene y Formación Chapadmalal (v. Pascual *et. al.*, 1966), se han hallado restos de una especie de bufónido. La Formación Chapadmalal ha sido referida tentativamente por Reig y Simpson (1972) a la Edad Chapadmalense, a la que diferencian de la Montehermosense y asignan al límite Plio-Pleistoceno.

Bufonidae

Bufo pisanoi Casamiquela, 1967

En la localidad de Sincelejo, departamento de Bolívar, Colombia, se exhumaron placas pertenecientes a una pequeña tortuga (Royo y Gómez, 1945-1946). Según Porta (1961) las areniscas de Sincelejo, son atribuibles al Plioceno.

Restos de tortugas indeterminadas provienen de Arazatí, departamento de San José, Uruguay, de sedimentos del Plioceno superior, Formación Kiyú? (Mones, com. epist.).

Paula Couto (1970) hizo mención de varios reptiles provenientes de sedimentitas plio-pleistocénicas de la cuenca del río Juruá, estado de Acre, Brasil:

Testudines

Pleurodira

Pelomedusidae

Podocnemis sp.

Chelyidae

Chelus sp.

gen. nov.

Cryptodira

Testudinidae

Geochelone sp.

Squamata

Serpentes

Mat. indet.

Crocodilia

Eusuchia

Crocodylidae?

Gryposuchus sp.

Gavialidae

Gavialis (v. Parte II)

Alligatoridae

Brachygnathosuchus brasiliensis Mook, 1921*Purussaurus* Barbosa (v. Price, 1967)

Nettosuchidae

Mourasuchus (v. Price, 1964; Langston, 1966)

En sedimentitas del Grupo Contamana, en la zona del río Aguaytía, al oeste del río Ucayali, Perú, se ha registrado la presencia de tortugas (Kummel, 1948), que fueron posteriormente estudiadas por Williams (1956):

Testudines

Pleurodira

Pelomedusidae

Podocnemis bassleri Williams, 1956

La falta de datos exactos sobre la procedencia estratigráfica de la especie anteriormente citada y la amplitud temporal que abarca el Grupo Contamana (Eoceno-Plioceno) hace muy incierta su asignación cronológica. Bassler (v. Kummel, 1948) consideró a esa forma del Mioceno, Simpson (1943) del Terciario medio y Williams (1956) del Plioceno superior o tal vez Pleistoceno. Esta última asignación se ve apoyada por la descripción litológica de Bassler de los estratos portadores, según la cual provendrían de la parte más alta del Grupo, y por estar estrechamente relacionada con la actual *Podocnemis expansa* (Williams, *op. cit.*).

Spillman (1949) cita en depósitos plio-pleistocénicos del río Utoquina, afluente del Yavarí, Perú, la presencia de placas de una tortuga terrestre. Al respecto dice que... "es posible que se trate de una especie de gran tamaño del género *Testudo*..." (*op. cit.*: 37). También ese

autor menciona para la misma zona (*op. cit.*: 36-37) lo que a su parecer sería un Gavialidae: "...es muy posible que estos restos pertenezcan a una especie del género *Gryposuchus*..." y un Alligatoridae "parecido al género *Caiman*".

Asimismo en Perú, en la región oriental o amazónica, en los yacimientos del río Amazonas, se cita la presencia de Crocodilia y Testudines (Hoffstetter, 1970 *c*).

Hoffstetter (1970 *b*) mencionó la presencia de tortugas y cocodrilos en el Terciario de la región andina (zona de Biblián) de Ecuador. Los cocodrilos serían Alligatoridae en opinión de de Broin (*v. Hoffstetter-op. cit.*).

En la región subandina de Bolivia, en sedimentitas cuya antigüedad y ubicación exacta se desconocen, Ortega (1970) hace mención de cocodrilos.

Rusconi (1931: 5) determinó como *Brachygnathosuchus brasiliensis* un diente de cocodrilo proveniente de terrenos de la zona denominada Acre Boliviano. Es probable que los depósitos sean plio-pleistocénicos; el diente es indeterminable.

Restos de un gigantesco Testudinidae fueron hallados en la zona de Huachipampa, en la provincia de San Juan, oeste de Argentina. Su antigüedad es incierta.

Pleistoceno

En la región costanera de Ecuador, en la península de Santa Elena, en depósitos atribuidos al Pleistoceno superior o terminal se exhumaron restos de vertebrados que constituyen la llamada fauna *carolinense* (*v. Hoffstetter, 1970 b*). Entre ellos:

REPTILIA

Testudines

Cryptodira

Testudinidae

Geochelone sp.

Emydidae

Geoemyda sp.

Squamata

Sauria

Iguanidae

Dicrodon sp.

Teiidae

Dicodron sp.

Crocodilia

Eusuchia

Alligatoridae

"Caiman" s.l.

También en Perú se han registrado anfibios y reptiles fósiles del Cuartario. Al sudeste de Talara, en impregnaciones de betún que aparecen en el tablazo marino de Mancora, se han registrado numerosos restos de anuros, tortugas, lagartos y cocodrilos que se encuentran en sedimentitas atribuidas al Pleistoceno superior (Lemon y Churcher, 1961; Hoffstetter, 1970 c).

Anfibios y reptiles pleistocénicos también han sido hallados en la localidad de Tarija, Bolivia (Hoffstetter, 1963). Los anfibios han sido estudiados por Vergnaud-Grazzini (1968).

AMPHIBIA

Anura

Neobatrachia

Bufonidae

Bufo cf. *B. marinus horribilis* Wiegmann

Leptodaetylidae

Ceratophrys sp.

REPTILIA

Squamata

Sauria

Teiidae

?*Tupinambis teguixin* (Linneo)

Otro yacimiento del Pleistoceno de Bolivia que ha brindado restos de anfibios y reptiles es el de Ñuapua, situado al sudeste de ese país, entre las localidades de Capirenda y Carandaití (Hoffstetter, 1968 *a*). En el nivel inferior (Ñuapua 1) se han hallado quelonios:

Testudines

Cryptodira

Testudinidae

Geochelone sp.

Del nivel 2 (Ñuapua 2) provienen restos de anuros (descritos por Vergnaud-Grazzini, 1968), tortugas, saurios y ofidios:

AMPHIBIA

Anura

Neobatrachia

Leptodactylidae

Ceratophrys cf. *C. ornata* (Bell)

Leptodactylus cf. *L. ocellatus* (Linneo)

Bufonidae

Bufo cf. *B. paracnemis* A. Lutz, 1926

REPTILIA

Testudines

Mat. indet.

Squamata

Sauria

Teiidae

Tupinambis teguixin (Linneo)

Serpentes

Boidae

Colubridae

Colubrinae

Viperidae

Crotalinae

Amphisbaenia

Amphisbaenidae

En Argentina son numerosas las menciones de depósitos fosilíferos del Pleistoceno. Proveniente del este de la provincia de Salta, de la parte superior del Grupo Chaco, ha sido descrito un resto de cocodrilo, determinado por Patterson (1936) como *Caimán latirostris*. Sin embargo la antigüedad de las sedimentitas portadoras es dudosa, pudiendo ser pliocénicas (v. Pascual y Odreman Rivas, 1973). En el Pleistoceno inferior (Uquiense, v. Pascual, 1970) de las cercanías de Buenos Aires fueron registrados restos de tortugas. Basándose en un fragmento de placa, Rusconi (1934) describió una nueva especie: *?Hydraspis arenarius*, que fue posteriormente considerada *Phrynops sp.* (Pascual, 1970). Sin embargo, de acuerdo a la ilustración de Rusconi (*op. cit.*), el material sería insuficiente para una asignación genérica. También en los alrededores de Buenos Aires, en sedimentos atribuidos a la Edad Ensenadense (Mesopleistoceno, v. Pascual *et al.* 1965) se ha citado la presencia de anfibios y reptiles. Restos de la columna vertebral de un pequeño saurio fueron referidos a una nueva especie de *Leiosaurus*: *L. marellii* (Rusconi, 1937, no vista). Posiblemente carezca de validez *Ceratophrys ensenadensis* n. sp. (Rusconi, 1932), de igual procedencia, y se trate de *C. ornata* (Bell). La presencia de esta última especie fue citada por Ameghino (1899) en el "Lujanense" y "Bonaerense" (Edad Lujanense *sensu* Pascual *et al.*, 1965) de la provincia de Buenos Aires (Neopleistoceno, v. Pascual *et al.*, *op. cit.*). Asimismo, según Ameghino (1898), vivió en la "Epoca Pampeana" (v. Pascual y Odreman Rivas, 1973) *Testudo elata* Gervais, 1877 y las especies por él definidas: *Platemys laevius P. robusta* y *P. antiqua*. En sedimentos aún más modernos ("Postpampeano") cita la presencia de *P. fossilis* Ameghino. Todo este material de Testudines no ha sido aún revisado. En depósitos atribuidos al "Pampeano superior"

en el sur de la provincia de Santa Fe se ha hallado parte de un caparazón de un Testudinidae de grandes dimensiones.

En el Pleistoceno de Brasil se ha registrado la presencia de anuros procedentes de Lagoa Santa, estado de Minas Gerais (Günther, 1859, Lynch, 1971):

Anura

Neobatrachia

Leptodactylidae

Ceratophrys aurita

Leptodactylus ocellatus (Linneo)

Leptodactylus pentadactylus (Laurenti)

Leptodactylus sp.

Paula Couto (1970) mencionó los siguientes reptiles, registrados en la cuenca de Paraíba, en el estado de San Pablo, Brasil:

Testudines

Pleurodira

Chelyidae

Posiblemente dos géneros

Crocodylia

Eusuchia

Alligatoridae

Un caimán

La presencia de *Geochelone* (= *Testudo*) en yacimientos del Pleistoceno superior de distintas localidades del Uruguay fue detestacada por Berro (1927). Mones (1972) citó los autores que mencionaron la presencia del género en ese país. Weiss (1830) describió los restos de un quelonio que denominó *Testudinites sellowii*, proveniente del río Quequay, departamento de Paysandú. Posteriormente Paula Couto (1948) los reestudió, designándoselos *Testudo sellowii*. Recientemente Auffenberg (1974) los asignó al género *Geochelone*: *G. sellowii*.

II — CONSIDERACIONES SOBRE SU ORIGEN Y EVOLUCION

Amphibia

El registro de los anfibios en el Cenozoico de América del Sur está integrado, hasta el momento, casi exclusivamente por anuros. Sin embargo la presencia de cecilídeos en depósitos del Paleoceno de Brasil (Estes y Wake, 1972) atestigua que son antiguos integrantes de la fauna de ese continente. Los urodelos, en cambio, serían invasores recientes (Darlington, 1957: 163; Wake, 1966). Pocas familias de las que integran la batracofauna actual se hallan representadas en el registro fósil, no obstante es evidente que la antigüedad en esas tierras de los distintos grupos es diferente, difiriendo también su origen e historia biogeográfica.

La familia Pipidae, cuyo registro es comparativamente abundante en razón de su habitat acuático, ha sido considerada como un grupo de anuros diferenciado tempranamente del stock ancestral (p. ej. Noble, 1931; Orton, 1957; Griffiths, 1963; Kluge y Farris, 1969; Savage, 1973; Morescalchi, 1973; Lynch, 1973). Se la ha registrado en el Cretácico inferior de Israel (Nevo, 1968), Cretácico superior de Níger (Vergnaud-Grazzini in Broin *et al.*, 1974), Cretácico superior de Argentina (Reig, 1959; Parodi Bustos *et al.*, 1960; Báez, 1975), Cretácico superior? de Sud Africa (Haughton, 1931), Paleoceno superior de Brasil (Estes y Reig, 1973; Estes, 1975 *a, b*), Paleoceno superior de Argentina (Casamiquela, 1960, 1961, 1965), Mioceno de Africa del sudoeste (Ahl, 1926) y Mioceno de Marruecos (Vergnaud-Grazzini, 1965). La localización geográfica de los restos fósiles a ella atribuidos y su distribución actual, América del sur y Africa, sugieren su prosapia gondwánica.

En América del Sur el registro más antiguo corresponde al Cretácico superior de la provincia de Salta, en el noroeste de Argentina. Este material fue sucintamente descripto por Reig (1959), quien lo designó *Saltenia ibañezi*, y por Parodi Bustos *et al* (1960); estos últimos lo atribuyeron al género *Eoxenopoides*, que fuera definido para una especie del Cretácico superior? de Africa (Haughton, 1931). Recientemente ha sido revisado (Báez, 1975) considerándose que no corresponde su asignación a *Eoxenopoides*, de acuerdo también al reestudio de *E. reunin-gi* realizado por R. Estes (M. S.).

La presencia del género *Xenopus* en los depósitos paleocenos de Itaboraí, Brasil, (Estes y Reig, 1973; Estes, 1975 *a, b*) plantea interesantes problemas paleobiogeográficos, ya que en la actualidad sólo se

encuentra en Africa al sur del Desierto de Sahara, representado por varias especies, y había sido señalado únicamente en sedimentitas senonianas y miocenas de ese continente. Las evidencias disponibles sugieren que el pípido de Itaboraí es un relicto de la fauna que vivió posiblemente en la parte occidental del Gondwana, aislado luego de la separación de las placas africana y sudamericana. La datación de este último evento difiere según los autores y la índole de los argumentos utilizados. Datos geofísicos recientes relativos al ordenamiento cronológico de los paleo polos magnéticos mesozoicos sugerirían que hasta el Cretácico inferior tardío dichas placas estaban unidas por sus litorales atlánticos, originándose posteriormente el Océano Atlántico Sur, tal vez en el Cretácico Superior (Valencio y Vilas, en prensa). Según datos de la propagación del fondo oceánico la separación de aquellas placas habría comenzado en el Jurásico superior (Le Pichon y Hayes, 1971), concluyendo hacia el Turoniano inferior según evidencias geológicas (Wright, 1968). No obstante ya desde el Aptiano en las cuencas de Sergipe-Alagoas, Brasil, y Gabón, Congo, Africa, aparecen complejas fluctuaciones regresivo-transgresivas, asociadas con deposición de evaporitas (Reyment y Tait, 1972).

Cabe señalar, por otra parte, que también la inclusión de *Shelania pasquali* en el género *Xenopus* (Parte I) y las similitudes de *Saltenia ibañezi* con ese mismo género, especialmente en el esqueleto post-craneano, indican que el intercambio faunístico entre esos continentes fue más activo de lo que permitiría su actual posición (Báez, 1976).

La existencia ya en el Senoniano de Niger de representantes del género *Xenopus* implica una gran antigüedad del mismo. Al respecto conviene recordar que una de las formas procedentes de los depósitos de Maktesh Ramon, Israel, asignados al Cretácico inferior, ha sido considerada próxima a *Xenopus* (Nevo, 1968).

La distribución geográfica de los pípidos en el Terciario fue diferente y posiblemente más amplia que la presente, tanto en América del Sur como en Africa. En este último continente en el Mioceno se los registra en Marruecos y en Africa del Sudoeste. La expansión allí del clima árido y la vegetación correspondiente en áreas del norte y del sudoeste desde el Mioceno en adelante (Axelrod, 1960, *vide* Savage, 1973) sin duda estuvo relacionada con su retracción geográfica. En América del Sur la existencia de climas cálidos y húmedos en la región austral durante el Terciario temprano (v. Parte III) posibilitó que la dispersión

de los pípidos se extendiera hasta Chubut (actualmente alrededor de 43° S), de acuerdo al registro. Esa situación contrasta fuertemente con la actual, ya que el límite meridional de su distribución alcanza aproximadamente los 20° S (Estado de Espíritu Santo, Brasil). No obstante, es preciso advertir que el género *Xenopus*, de acuerdo a su distribución presente, parece tolerar un rango más amplio de temperaturas que las especies sudamericanas vivientes. Estas últimas constituyen los representantes actuales de una línea tempranamente separada, la que sobrevivió en ese continente a los más generalizados xenopinos. Hasta el momento la historia de ese grupo no está documentada en el registro fósil.

Como se ha mencionado, los pípidos han sido considerados como una familia de neto abolengo gondwánico (Reig, 1968; Estes y Reig, 1973) y cuya evolución comenzó en el Jurásico (Orton, 1957; Nevo, 1968). No así por otros autores como Noble (1922), quien sugirió el ingreso del grupo a América del Sur desde el norte en el Mesozoico tardío o Cenozoico temprano. También Schaeffer (1949) postuló un genocentro holártico desconocido y Darlington (1957: 158) propuso su entrada al continente en el Cretácico tardío proveniente de las regiones tropicales del Viejo Mundo. La posible atribución a esta familia de un fragmento de húmero procedente de depósitos del Jurásico superior de Wyoming, Estados Unidos (v. Estes y Reig, 1973), debió de influir sin duda para que Savage (1973), aun reconociendo su probable origen gondwánico, considerara que hacia el Jurásico los pípidos ocupaban las regiones tropicales de Laurasia y Gondwana y los incluyera, consecuentemente, en su unidad histórica Tropical Antigua. Hasta el momento, las evidencias paleontológicas disponibles no permiten suponer la existencia de la familia en los continentes del Norte. Si la separación de Africa y Madagascar constituyó un evento ocurrido en el Cretácico tardío (Smith y Hallam, 1970; Cracraft, 1975) y la de esta última y la India se produjo en ese tiempo o en el límite Cretácico-Terciario (Mc Elhinny, 1970; Fisher *et al.*, 1971; Mc. Kenzie y Selater, 1973) los pípidos pudieron haber alcanzado esas áreas gondwánicas (Savage, 1973), dado que las evidencias paleontológicas sugerirían la existencia entonces de un clima por lo menos templado-cálido y húmedo. No obstante, no han sido registrados hasta ahora en esas regiones ni se encuentran allí en nuestros días. Hay que señalar que otros datos indicarían, en cambio, una mayor antigüedad del canal de Mozambique, el que podría haber actuado como filtro. Asimismo otros autores han sugerido una

situación de Madagascar relativa a Africa semejante a la actual desde el Paleozoico superior (Förster, 1975).

Los leptodactílidos, en sentido estricto, habitan en la actualidad en América desde el extremo austral hasta el sur del territorio de los Estados Unidos. Esa distribución y la de ciertos miobatráquidos con ellos relacionados sugiere un centro de origen y dispersión en el Hemisferio Sur (Lynch, 1971), opinión que ha sido vertida por varios autores (Metcalf, 1923; Laurent, 1942; Reig, 1960 *a*; 1968; Savage, 1973; etc.). Hasta el momento el registro paleontológico parece confirmar esa hipótesis: con excepción del discutido *Indobatrachus pusillus* (Owen) Noble, 1930 del Eoceno de India peninsular (v. Hecht, 1963; Reig, 1968; Lynch, 1971; Savage, 1973) los fósiles atribuidos a esta familia se han hallado dentro de su área de distribución actual. Además de habérsela registrado repetidamente en América del Sur, se la ha citado en América Septentrional pero su presencia allí estaría fehacientemente documentada recién en el Pleistoceno (Lynch, 1971), lo que concordaría con la sugerencia de Estes (1970) de que la entrada de los leptodactílidos a ese continente no se produjo antes del Plioceno. La atribución a la familia Leptodactylidae de formas del Cretácico inferior de Texas ha sido puesta en duda (Hecht, 1963), descartándose la de aquéllas del Cretácico superior de Wyoming (Estes, 1964; 1969). Tampoco sería correcta la asignación familiar de *Eorubeta nevadensis* del Eoceno inferior de Nevada, Estados Unidos, descrito por Hecht (1960) (v. Reig, 1968; Lynch, 1971).

La presencia de leptodactílidos en el territorio sudamericano se remontaría, en cambio, al Mesozoico. El registro más antiguo proviene del Paleoceno superior de Itaboraí, Brasil (Estes, 1970) y es posible que esté representado un género viviente (Estes y Reig, 1973). Sin embargo, se ha sugerido su presencia en depósitos del Cretácico medio de Brasil (Estes y Reig, *op. cit.*) y Cretácico superior de Perú (Sigé, 1968), lo que indicaría la gran antigüedad del stock leptodactiloideo en América del Sur. Esto estaría también sugerido por la existencia de hílidos y bufónidos (véase más adelante) en los depósitos paleocenos de Itaboraí, evidenciando una extensiva radiación mesozoica.

Diversas opiniones se han vertido sobre el origen de los leptodactílidos, si bien son aún escasos los aportes de la paleontología al problema. Lynch (1971, 1973) postuló como grupo ancestral un stock miobatráquido, actualmente representado por los Cieloraninae y Heleophryninae (incluidos primeramente en la familia Leptodactylidae y luego excluidos),

cuya penetración en América del Sur se habría producido desde Australia vía Antártida hacia el Jurásico tardío o Cretácico temprano. La relación sostenida por ese autor entre los primitivos leptodactiloideos y ciertos pelobátidos holárticos le hizo postular una migración de estos últimos a través del este de África para explicar el poblamiento del territorio australiano. Datos cariológicos sugerirían, sin embargo, que las formas australianas pudieron haber derivado de otras cuyo cariotipo era semejante al que presentan el género africano *Heleophryne* y varios leptodactílidos sudamericanos (Morescalchi, 1973). Por su parte, Savage (1973) los considera derivados de leptodactiloideos primitivos, originados de un stock central de acosmanuros (*sensu* Starrett, 1973) tropicales, y que se habrían asociado con la vegetación extratropical del continente gondwánico antes de su separación en dos masas continentales. Consecuencia de ese último evento, que dicho autor considera del Jurásico medio, habría sido la separación de tres grupos en América del Sur, África y Australia. Tanto Lynch como Savage, así como otros autores (v. gr. Vuilleumier, 1968; Heyer, 1975), coinciden en suponer que los leptodactílidos se originaron en las regiones templadas, dada la distribución de las formas vivientes más primitivas; su penetración en las áreas tropicales habría ocurrido posteriormente.

La consideración de la evolución temprana de los leptodactiloideos en el territorio sudamericano requiere tener en cuenta los marcados cambios climáticos acaecidos en el Mesozoico, especialmente en el sector austral, así como la paleogeografía de esas regiones. Indicadores paleoclimáticos biológicos sugieren que durante el Jurásico medio al Cretácico temprano la zona de clima cálido se habría extendido hasta la Patagonia central (Volkheimer, 1967, 1969, 1972). Inclusive estudios litológicos realizados en la Cuenca Austral indicarían condiciones climáticas cálidas y húmedas a fines del Jurásico (Riggi, 1969). En ese tiempo, hacia el norte, una franja árida atravesaba el continente, incluyendo el pale desierto más extenso que se conoce en el registro geológico (v. Volkheimer, *ops. cit.*), lo que debió constituir una importante barrera ecológica para los anuros y al mismo tiempo pudo estimular la aparición de tendencias progresivas hacia una existencia más terrestre. El desierto mencionado ocupaba parte del norte del actual territorio argentino y se extendía hacia lo que es hoy Uruguay y Brasil, llegando hasta el estado de Minas Gerais. A comienzos del Cretácico, en la región austral una ingresión marina cubría el extremo sur de Patagonia, contenida hacia el norte y el este por áreas de relieve fuertemente positivo (Russo y Flo-

res, 1972). Ello implicaría que, si el stock leptodactiloideo ingresó al continente desde el sur, en el Jurásico tardío o Cretácico temprano es probable que lo haya hecho utilizando medios de dispersión accidental, como lo sugiriera Lynch (1971).

Diversas evidencias indicarían que en el Cretácico superior las áreas cálidas se extendían hasta el sur del continente (Volkeimer, 1967, 1969; Cecioni y Charrier, 1974; Cazau y Uliana, 1973). Las condiciones climáticas mesozoicas pudieron posibilitar una relativamente precoz expansión del grupo hacia las zonas subtropical o tropical. El posible registro de leptodactiloideos en el Cretácico medio en Brasil y en el Cretácico superior en Perú sugeriría que en ese tiempo ya habitaban zonas cálidas del territorio sudamericano.

No puede dejar de señalarse que algunas especies parecen haber vivido en condiciones ambientales diferentes a aquéllas en que habitan las especies próximas vivientes. Tal sería el caso del telmatobino *Caudiverbera casamayorensis* que se registra en el Eoceno de Patagonia conjuntamente con restos de cocodrilos, tortugas y grandes boidos (v. Parte I). Ello hace suponer que el clima en esa zona era bastante más cálido que en la presente área de distribución del género, circunscripto al centro y sur de Chile entre los 30° y 42° S. Esto estaría también corroborado por estudios de la microfauna del mar eoceno (Malumián y Masiuk, 1973).

En depósitos del Oligoceno inferior y superior de las mismas latitudes patagónicas se ha registrado también el género *Caudiverbera*, posiblemente la especie viviente *C. caudiverbera*, aún cuando en todo el lapso que media desde el Eoceno (unos 25 millones de años) hay marcados cambios fisiográficos y climáticos en esas regiones, lo que se refleja en las faunas (v. Pascual y Odreman Rivas, 1971). En sedimentitas asignadas a la Edad Friasense (Mioceno superior) vuelve a ser registrada la misma especie en Patagonia, en las provincias de Río Negro y Santa Cruz (aproximadamente en los 39° y 46° S), a pesar de que el clima durante esa Edad se hace más frío, desapareciendo prácticamente los indicadores de clima cálido que aparecían en esas latitudes en depósitos de la anterior Edad Santaerucense, asignada al Mioceno inferior (Pascual y Odreman Rivas, 1971; 1973). Probablemente la fuerte actividad volcánica y los ambientes áridos o semiáridos que comenzaron a prevalecer en esas regiones al oriente de los Andes afectaron su persistencia allí, quedando restringida al occidente donde aún se la encuentra.

Las evidencias paleontológicas señalan la gran antigüedad de *Caudiverbera*. En ese sentido, resultados de reacciones interespecíficas de

precipitinas indicarían la temprana derivación de esta forma de un stock prototelmatobino o protoleptodaetilino común, justificando su atribución a una tribu aparte dentro de la subfamilia Telmatobinae (Ceí, 1970). Reig (1960 *b*) había considerado su inclusión en una subfamilia aparte. Sus hábitos acuáticos, si ellos fueron tempranamente adquiridos, y su persistencia en Patagonia durante millones de años bajo variadas temperaturas sugerirían que su distribución se vio afectada fundamentalmente por el desarrollo de condiciones xéricas en esa parte del continente a fines del Mioceno.

Integrante también de la batracofauna terciaria de Patagonia fue otro telmatobino: *Eupsophus* (Schaeffer, 1949), representado actualmente por especies distribuidas en dos áreas disjuntas, una en la meseta central de Perú y otra desde los 33° a 47° S, a ambos lados de la Cordillera en Chile y en Argentina. El material procede de depósitos del Oligoceno inferior del sector central de Chubut (aproximadamente 43° S) y documenta una anterior expansión mayor del género hacia el oriente, sin duda permitida por las condiciones paleoclimáticas existentes en esas regiones, muy diferentes de las actuales. En áreas relativamente próximas, sedimentitas de la misma antigüedad contienen abundantes restos de troncos petrificados certificando la presencia de bosques (Pascual y Odreman Rivas, 1971). Esto sugiere la existencia de un tipo semejante de habitats a aquél preferido, al menos, por las especies vivientes chilenas: la hojarasca de los bosques húmedos y sombríos (Ceí, 1962). Lynch (1771) señaló que la forma oligocena podría tratarse de *Telmatobius* por lo que, no obstante las consideraciones anteriores, sería interesante una revisión del material.

De los mismos niveles que *Caudiverbera caudiverbera* y *Eupsophus* proviene otro anuro, considerado un nuevo género y especie: *Neoprocoela edentatus* (Schaeffer, 1949) de la familia Leptodaetylidae. Originalmente Schaeffer (*op. cit.*) señaló las afinidades de esa forma con *Telmatobius* y *Batrachophrynus* pero notó al mismo tiempo un marcado parecido en la estructura craneana con la de *Bufo*. Posteriormente Tihen (1962) lo asignó con dudas a este último género, señalando en él características del grupo *B. calamita* del Viejo Mundo. Según Lynch (1971) se trata de un leptodaetilido próximo a *Batrachophrynus*, género de los altiplanos peruanos. La presencia del grupo *B. calamita*, no obstante, estaría documentada por nuevo material de la misma procedencia (Estes y Reig, 1973; Estes, com. pers.).

Los Ceratophryinae constituyen un grupo diferenciado precozmente del stock leptodactílido neotropical (Griffiths, 1963; Reig, 1960 *a*; Lynch, 1971), mereciendo el rango de familia según algunos autores (Barrio, 1963; Cei, 1970; Reig, 1972). Hasta el momento el registro más antiguo corresponde a la Edad Colluneurensis-Friasense (Mioceno superior), en el sector norte de la Patagonia. Sin embargo, el grado de diferenciación morfológica y especialización etológica que exhiben supone una más antigua separación del stock ancestral. Ese material friasense fue denominado *Wawelia gerholdi* (Casamiquela, 1963) y consiste en la impresión dorsal de un esqueleto incompleto. Según Lynch (1971) no puede distinguirse de *Lepidobatrachus* o *Ceratophrys*. Formas de este grupo no vuelven a registrarse sino en sedimentitas atribuidas a la Edad Montehermosense (Plioceno superior), fuera del ámbito de la Patagonia. Ameghino (1899) designó como *Ceratophrys prisca*, nueva especie, restos provenientes del sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina, sobre la base de insuficientes caracteres. Esa especie volvió a ser definida por Rovereto (1914), quien examinó otros cuatro ejemplares procedentes de la misma localidad y nivel estratigráfico, distinguiendo tres variedades que carecen de validez. Según Reig (1958, 1972) *Ceratophrys prisca* es inseparable de *C. ornata*, que habita actualmente en esas latitudes. Hay que señalar que el material de Monte Hermoso es excelente y merece su revisión. También en la Formación Chapadmalal (Plioceno superior), en la provincia de Buenos Aires, se han hallado restos de *Ceratophrys*, algunos de los cuales son asignables a *C. ornata* (Reig, 1958). Es posible que *C. ensenadensis*, procedente de depósitos del Pleistoceno medio de los alrededores de la ciudad de Buenos Aires, también se trate de *C. ornata* cuya presencia fuera señalada por Ameghino (1899) en sedimentitas del Pleistoceno superior de la misma zona, si bien no se ha localizado el material para su examen.

El género *Ceratophrys* ha sido registrado también en depósitos del Pleistoceno superior de Bolivia (Vergnaud-Grazzini, 1968), tanto al oriente como al occidente de las Cadenas Subandinas. Asimismo, en el Pleistoceno terminal del estado de Minas Gerais, Brasil, se ha señalado la presencia de la especie viviente *C. aurita* (Günther, 1959; Lynch, 1971).

Barrio y Rinaldi de Chieri (1970) hallaron dos formas vivientes de *C. ornata* en el territorio argentino: una octoploide con distribución bonaerense-mesopotámica y otra diploide en la región central y chaqueña. Hasta ahora no se han establecido las diferencias morfológicas o biológi-

cas que las caracterizan ni su status taxonómico, por lo que no es posible atribuir a una u otra el material del Plioceno y Pleistoceno.

Hasta el momento el registro de *Leptodactylus* se limita a hallazgos pleistocénicos en Bolivia y Brasil (v. Parte I), pero su origen debe ser más antiguo.

La familia Bufonidae constituye un grupo cosmopolita, excluido de la región australiana y de Madagascar, posiblemente diferenciado del stock leptodactiloideo (Darlington, 1957; Griffiths, 1963; Reig, 1960 a: 1972). Morescalchi (1973) sugirió la posible derivación de los bufónidos a partir de un stock cariológicamente semejante a los miobatraquinos, especialmente a los Cieloranini⁽¹⁾, basándose en la similitud de la morfología cromosómica de ambos grupos. Lynch (1973), de acuerdo a evidencias fundamentalmente anatómicas, consideró a los leptodactílicos, derivados del stock actualmente representado por los cieloraninos⁽²⁾ y heleofrininos, como los antecesores de aquella familia y también de los Hylidae. Por su parte, Reig (1972) sugirió que el grupo bufonidae ancestral pudo haberse originado a partir de primitivos leptodactílicos terrestres; ese stock bufonoide estaría hoy representado por *Macrogenioglottus*, un raro género monotípico que habita en el este de Brasil y de discutida posición taxonómica (v. Carvalho, 1946; Barrio y Rinaldi de Chieri, 171; Lynch, 1971; Reig, 1972; Heyer, 1975). Savage (1973), en cambio, consideró a los bufónidos como una línea independientemente derivada de un stock de acosmanuros tropicales establecidos en el continente gondwánico. Su derivación habría ocurrido con posterioridad a la primera fragmentación de ese continente.

Darlington (1957: 167) ubicó su origen en las regiones tropicales del Viejo Mundo, una opinión en conflicto con recientes estudios sobre el género *Bufo* (Blair, Ed., 1972), el que se hallaría en la base de la radiación de los bufónidos (Tihen, 1960). Esos trabajos, de diversa índole, sugieren el Nuevo Mundo, y posiblemente América del Sur, como lugar de origen de ese género (Blair, 1972 a: 329). Por otra parte, recientes hallazgos paleontológicos corroborarían esas conclusiones. Material proveniente de Itaboraí, Brasil, indica la presencia en el Paleoceno superior de integrantes de grupos de especies vivientes del género *Bufo*

(1) Ese autor los considera una tribu de la subfamilia Myobatrachinae, familia Leptodactylidae.

(2) En ese trabajo Lynch se refiere a ellos como una subfamilia de la familia Myobatrachidae.

(Estes y Reig, 1973). En cambio, fuera de América del Sur los más antiguos incuestionables bufónidos, hasta el momento, han sido citados en Estados Unidos, provenientes de depósitos asignados al Mioceno inferior (Tihen, 1972). La entrada de la familia en América del Norte debió de producirse desde el sur (Estes y Tihen, 1964; Savage, 1973; Laurent, 1975).

Una de las formas presentes en el Paleoceno de Itaboraí sería muy próxima a *Bufo spinulosus* (Estes, com. pers.), especie que integra un complejo con distribución fundamentalmente andina en la actualidad. Dicho grupo exhibe gran resistencia a la altura y a la sequedad; tanto es así que sus integrantes son los únicos miembros del género que habitan la Cordillera al sur de los 7° S (Cei, 1972). Como lo señalara Cei (*op. cit.*), su evolución ha estado estrechamente ligada a la orogenia andina cenozoica que provocó la separación de poblaciones con un alto grado de aislamiento, favoreciendo así los mecanismos de especiación. De tratarse de *B. spinulosus*, su presencia en Itaboraí indicaría una distribución pasada más amplia y en condiciones climático-ecológicas diferentes de aquellas en que vive actualmente (v. Parte III). La adaptación a condiciones montanas y relativamente frías de muchas de las formas de cráneo angosto de América del Sur, representadas por el grupo *spinulosus* (Blair, 1972 *a*), pudo ocurrir algo posteriormente. Si el stock primitivo de *Bufo* estaba constituido por formas de cráneo ancho (Reig, 1972), la existencia en el Paleoceno superior de una especie de cráneo angosto indicaría una temprana dicotomía del género.

La gran afinidad bioquímica, por ejemplo, en las secreciones de la piel, que exhiben algunas formas de cráneo ancho que actualmente viven en América del Sur (grupo *guttatus*) con especies africanas (*B. superciliaris*, *B. mauritanicus* y miembros del grupo *regularis*) (Low, 1972), podría indicar una antigua dispersión en virtud de las conexiones o mayor proximidad entre ese continente y África a fines del Mesozoico. Esa hipótesis fue considerada también por Tandy y Keith (1972), en su análisis del género *Bufo* en África, y por Blair (1972 *b*), sobre la base de datos de hibridización. Es posible que otra línea, derivada de ese mismo stock primitivo sudamericano de formas de cráneo ancho, haya alcanzado América del Norte y de allí haya pasado a Eurasia, a través del estrecho de Bering, donde está hoy representada por *B. malanostictus* (Blair 1972 *a*; Bogart, 1972). Mientras que esas especies africanas y eurasiáticas han retenido un grado de compatibilidad genética relativamente alto con las sudamericanas, no evidencian afinidades entre sí (Blair, 1972 *a*).

En el Mioceno superior de La Venta, Colombia, se registra la presencia de *Bufo marinus* (Estes y Wassersug, 1963). Esa especie es integrante de un grupo que en la actualidad habita en las regiones tropical y subtropical de América del Sur, extendiéndose hasta el sur del territorio de los Estados Unidos como resultado del establecimiento de las conexiones terrestres en el Plio-pleistoceno (Tihen, 1962). *Bufo marinus* habría constituido el tipo ancestral del cual derivaron tanto formas adaptadas a condiciones xéricas, como otras que viven en áreas húmedas de la región costanera oriental del continente (Estes y Wassersug, *op. cit.*; Cei, 1972). Asimismo se ha citado una forma próxima o coespecífica con el actual *Bufo marinus horribilis*, proveniente de sedimentitas del Pleistoceno superior de Bolivia (Vergnaud-Grazzini, 1968). Este registro documentaría una expansión de esa especie más al sur de su presente área de distribución (v. Parte III).

Restos hallados en depósitos pliocénicos de la provincia de Buenos Aires, Argentina, también fueron asignados al género *Bufo*. Según Casamiquela (1967) se trata de una nueva especie afín a *B. arenarum* y *B. paracnemis*, a la que designó *B. pisanoi*. Posteriormente Reig (1972) señaló que podría atribuirse a *B. paracnemis*, pero el estudio de material recientemente coleccionado permitirá contar con más elementos de juicio para su adecuada ubicación específica. Ejemplares de la colección del American Museum of Natural History de Nueva York, que provienen de sedimentitas del Pleistoceno de Argentina, presentan características propias del complejo *marinus*; tentativamente han sido referidos a *B. arenarum* sobre la base de su procedencia geográfica (Tihen, 1962).

Los hílidos constituyen un grupo eminentemente sudamericano, con numerosos géneros exclusivos de la fauna de ese continente. El género *Hyla* ha alcanzado una distribución casi cosmopolita, no hallándose en la mayor parte de las regiones tropicales del Viejo Mundo donde tampoco está representada la familia. En cambio, muchas son las especies de dicho género que viven en América del Sur y América Central, disminuyendo su número en América del Norte y en las regiones templadas de Eurasia. También se conoce un gran número de especies en la región australiana. Darlington (1957: 141) planteó la posibilidad de que esa distribución fuese resultado de una primitiva radiación en las regiones tropicales del Nuevo Mundo, desde donde se extendió el género *Hyla*, o bien consecuencia de radiaciones secundarias en América y en la región australiana a partir de un genocentro en los trópicos del Viejo Mundo. Su desaparición en esa última región, según ese autor, estaría relaciona-

da con la presencia allí de los Rhacophoridae (*op. cit.*). En cambio, la hipótesis de un origen austral fue sostenida por otros autores, entre ellos Laurent (1942, 1975) y Reig (1968). Recientemente ha sido postulado el origen polifilético de los hílidos (Tyler, 1968, *fide* Morescalchi, 1973); según Savage (1973) las formas de la región australopapúa constituyen una familia aparte.

El hallazgo de hílidos en el Paleoceno superior de Brasil (Estes, 1970) evidencia la antigüedad de esa familia en el continente sudamericano. Ello corroboraría las sugerencias que, en tal sentido, hiciera Cei (1968) basándose en el grado de diferenciación y el gran número de líneas filogenéticas especializadas que allí habitan actualmente. Por otra parte, este registro constituye hasta ahora el más antiguo en el orden mundial y concordaría con la derivación de los hílidos, en sentido estricto al menos, a partir de un stock leptodactílido neotropical (Savage, 1973). Asimismo Gallardo (1972) había señalado su estirpe brasileña. La presencia del género *Hyla* en el Oligoceno inferior de Canadá (Holman, 1968) podría sugerir en ese caso una migración hacia el norte del grupo (Estes, 1970). No obstante, el magro registro fósil de esta familia impide conjeturar sobre su historia biogeográfica considerando esa evidencia.

Altamente significativo es el hallazgo de ceelidos en los depósitos paleocenos de Itaboraí, Brasil. En la actualidad los representantes de ese grupo de discutidas afinidades se distribuyen en las regiones tropicales de América, África y Asia y algunas islas del Océano Índico. Darlington (1957: 158) postuló un genocentro en los trópicos del Viejo Mundo, mientras que Savage (1973) los consideró un grupo gondwánico. El material de Itaboraí fue designado *Apodops pricei* (Estes y Wake, 1972) y, además de certificar la antigüedad de los ápodos que son registrados por primera vez, evidenciaría vinculaciones con un género africano viviente, lo que podría interpretarse como relicto de las pasadas conexiones entre África y América del Sur (Estes y Wake, *op. cit.*).

Testudines

Durante el Terciario vivieron en América del Sur los representantes de tres subórdenes: Amphichelydia, Pleurodira y Cryptodira.

Los Amphichelydia, que incluyen formas primitivas donde la retracción del cuello es escasa o nula, vivieron fundamentalmente durante el Mesozoico superior, si bien perduraron pobremente representados hasta

el Pleistoceno. Los primeros registros provienen del Jurásico de Europa, Asia, América del Norte y del Sur. Hasta el momento la aparición de restos en América del Sur se limita geográficamente al sector centro-occidental de la Argentina, siendo precisamente el más antiguo uno proveniente del Jurásico superior? de Neuquén (Wood, com. pers.). Si bien la asignación familiar de esta forma no ha sido aún determinada se descarta que sea un Meiolaniidae, familia a la que pertenecen los demás Amphichelydia registrados en América del Sur. Indudables Meiolaniidae han sido registrados en el Cretácico y Eoceno de Patagonia y en el Pleistoceno de Australia. Ellos son: *Niolamia patagónica* Ameghino, 1899 (v. Moreno, 1899; Smith Woodward, 1901; Ameghino, 1906; Simpson, 1938), *Crossochelys corniger* Simpson, 1937 (v. Simpson, 1937 a; 1938), y *Meiolania* Owen, 1886 (v. Owen, 1889; Baus, 1889; Regan, 1914; Anderson, 1925). El origen de los Meiolaniidae es desconocido aún. La distribución geográfica marcadamente disyunta que exhiben los Meiolaniidae, Argentina y Australia, fue explicada por distintos autores. Algunos de ellos (v. Regan, *op. cit.*, Anderson, *op. cit.*; Simpson, 1943 a) echaron mano a presuntos antecesores mesozoicos de distribución holártica (hasta el momento no registrados); otros a probables conexiones de los continentes del Sur (Reig, 1968).

Datos provenientes de la propagación del fondo del Océano Indico sugeriran una conexión entre los subcontinentes gondwánicos Antártida y Australia hasta el Eoceno (Le Pichon, 1968). Otros autores, sin embargo, consideran que la separación entre ambos ocurrió en el Cretácico (Dietz y Holden, 1970). Si a la probable proximidad continental se agrega la posibilidad que pudieran flotar (según Simpson, 1938, fueron buenos nadadores opinión que no comparten las autoras), obtendríamos una explicación a su distribución disyunta. Por supuesto que ello es sólo una hipótesis y en ese plano quedará hasta tanto se obtenga más material y se reestudie el coleccionado.

Los actuales Pleurodira (Pelomedusidae y Chelyidae) están geográficamente limitados a los continentes del Hemisferio Sur. Los Pelomedusidae viven en América del Sur, Africa y Madagascar, mientras que los Chelyidae habitan América del Sur, Australia y Nueva Guinea (Pritchard, 1967). El hecho de que tanto los Pelomedusidae como los Chelyidae sean fundamentalmente dulceacuícolas ha sido el principal obstáculo para explicar la distribución geográfica disyunta que exhiben actualmente. Sin embargo, en el caso de los Pelomedusidae se debe tener en cuenta su

distribución mundial durante el Cretácico y Terciario y las recientes sugerencias de probables antecesores marinos (Wood, 1972). Los Chelyidae, en cambio, de acuerdo al registro, siempre tuvieron una distribución notogeica.

Resulta evidente según lo anunciado que la actual distribución de los pelomedúsidos representan un relieto de una más amplia distribución geográfica durante el Cretácico y Terciario (Romer, 1966; Jiménez Fuentes, 1971). La más extensa distribución habría sido facilitada por la adaptación a la vida marina de ciertas formas primitivas. Así, por ejemplo, el más antiguo pelomedúsido conocido: *Apodochelys lucianoi* Price, 1954, proviene de sedimentos costaneros del Cretácico superior (Turoniano) del noreste de Brasil; y no es éste el único, por cuanto Wood (1971) ha comprobado la ocurrencia de *Taphrosphis* en sedimentitas de origen costanero en Africa, América del Norte y del Sur.

Además de *Apodochelys* se registraron otros Pelomedusidae en el Cretácico de América del Sur. Ellos son: *Roxochelys wanderleyi* Price, 1953 y *Podocnemis elegans* Suárez, 1969, ambos de la Formación Baurú de Brasil; y *?Roxochelys vilavilensis* Broin, 1971 proveniente del Grupo Puca de Bolivia. Es importante destacar que, de los citados, *Podocnemis* es el único género con representantes actuales en América del Sur, siendo la especie más antigua conocida *P. elegans* procedente de sedimentos depositados en aguas continentales y "strikingly modern in aspect" (Wood, 1971).

Varias han sido las especies reconocidas del Cretácico y Terciario de América del Sur que fueron asignadas a *Podocnemis*: *P. harrisi* Pacheco, 1913; *P. olsoni* Schmidt, 1931; *P. brasiliensis* Staesche, 1937; *P. geologorum* Simpson, 1943; *P. bassleri* Williams, 1956; *P. argentinensis* Cattoi y Freiberg, 1958, *P. elegans* Suárez, 1969 y *P. venezuelensis* Wood y Gamero, 1971. Sin embargo, en una revisión del género en América del Sur, Wood y Gamero (*op. cit.*) concluyen que sólo tres de ellas tienen validez: *P. bassleri*, *P. elegans* y *P. venezuelensis*. Material coleccionado recientemente indicaría que *P. venezuelensis* debe ser referida a un género nuevo (Wood, com. pers.). Nuevos restos provenientes del Terciario inferior de la provincia de Jujuy, Argentina, sugerirían la validez de *P. argentinensis* (Wood, com. epist.).

La distribución de *Podocnemis* en América del Sur en la actualidad difiere de la que tuvo durante el Cenozoico. Paula Couto (1970) citó la presencia de ese género en el Paleoceno de Itaboraí, registro que conjun-

tamente con el proveniente del Terciario inferior de Jujuy, Argentina, se halla más al sur de su distribución actual, cuyo límite austral es la cuenca del Amazonas. La desaparición de *Podocnemis* de la zona andina se explica por los cambios ambientales acaecidos durante la orogenia de la cordillera. Otro ejemplo es la presencia de la actual *Podocnemis expansa* en el Mioceno superior de La Venta, Colombia. Esta especie no vive al norte de la Cordillera Oriental, su presencia allí fue afectada por la elevación final de esa cordillera en el Plioceno superior y Pleistoceno (Medem, 1966, 1968).

Otro pelomedúsido del Terciario sudamericano es *Taphrosphys olssoni* (Schmidt) Zangerl, 1947, proveniente del Eoceno medio de Perú (Schmidt, 1931), habiéndose registrado el género también en el Cretácico de América del Norte (Gaffney, 1975). La escasez de los registros torna imposible, por el momento, la interpretación de su origen y evolución.

En América del Sur los Cheyliidae han sido registrados desde el Eoceno. Los restos más antiguos provienen del Eoceno inferior de Chubut, Argentina (Wood, com. epist.). Este hallazgo tiene especial significación no sólo por ser el quélido de mayor antigüedad, sino por tratarse de *Hydromedusa* un género con representantes actuales. Este registro, sin embargo, se encuentra fuera del área de distribución geográfica presente. Nótese que habitaba territorios ahora en latitudes próximas a los 46° S, mientras que en la actualidad su límite más austral es la cuenca del río de la Plata, aproximadamente 35° S (Freiberg, 1967). Esta diferencia en la distribución latitudinal es explicable por la persistencia en el Eoceno en la provincia del Chubut de un clima cálido y húmedo, que permitió la coexistencia de leptodactílidos, quélidos, sebécidos y aligatóridos (v. Eoceno en Partes I y III).

Otros quélidos sudamericanos han sido citados en el Oligoceno en Tremembé, Brasil (Wood, com. epist.); Mioceno de Colombia (Medem, 1966, 1968), Plioceno de Venezuela (Wood y Patterson, 1973) y Pleistoceno de Brasil (Paula Couto, 1970). Cabe destacar que numerosas especies asignadas a esta familia y provenientes del Cenozoico superior de Argentina fueron descriptas o simplemente citadas por Bravard (1858), Burmeister (1883, 1885), Ameghino (1899), Ambrosetti (1893), Wieland (1923) y Rusconi (1934). La mayor parte de ellas fueron determinadas sobre la base de placas aisladas, no diagnósticas, de manera que es muy probable que carezcan de validez.

Los Chelyidae habitaron América del Sur y Australia desde el Terciario medio a la actualidad. Durante el Oligoceno o Mioceno vivieron en Tasmania (Warren, 1969), mientras que actualmente se los encuentra en Nueva Guinea (Pritchard, 1967). Simpson intentó explicar esa distribución disyunta, sugiriendo que la familia se habría diferenciado en América del Sur y de allí habría derivado a Australia a través de Asia (Simpson, 1943 *a*). Sin embargo, hasta el momento no se ha comprobado el hallazgo de ningún quélido fuera de las áreas mencionadas, ya que los pretendidos *Hydraspis leithii* del Eoceno de India y *Paleaspis conybearii* del Eoceno de Inglaterra han sido reestudiados y determinados por Williams (1953, 1954) como Pelomedusidae. Otra hipótesis propone considerar que su dispersión ocurrió a través del mar desde América del Sur a Australia (Darlington, 1957). En este caso habría que admitir una mayor proximidad de esos continentes durante el Terciario inferior (Raven y Axelrod, 1972). La escasez de los registros y de los conocimientos sobre esta familia limitan la interpretación de las causas de su distribución notogeica.

Las tortugas Cryptodira aparecen registradas con seguridad en América del Sur desde el Mioceno. Otras más antiguas tales como cf. *Gyremys* (Staesche, 1929) y *Trionyx argentina* (Ameghino, 1890) han sido descartadas o puestas en duda (Wood y Patterson, 1973).

El más antiguo Testudinidae conocido en América del Sur es *Geochelone gringorum* (Simpson) 1942 y proviene de sedimentitas atribuidas al Mioceno inferior de Patagonia. Cuándo y por qué vías llegó a América del Sur es aún un enigma. Según Simpson (1943 *a*) las especies de *Geochelone* (*Testudo* en su trabajo), incluyendo las de las islas Galápagos, habrían derivado de un único stock geográfico que migró desde el Hemisferio Norte a mediados del Terciario, cuando América del Norte y del Sur estaban separadas. Ellas habrían cruzado la barrera marina, hecho factible por cuanto las formas actuales pueden sobrevivir largos períodos en agua de mar. En opinión de Auffenberg (1971) el antecesor de *Chelonoides* (subgénero de *Geochelone*) debió alcanzar América del Sur durante o antes del Oligoceno. En el Oligoceno o Mioceno de Costa Rica se halló una especie designada *Geochelone costaricensis* (Segura) 1944. Probablemente este grupo arribó a América del Sur por dispersión al azar, saltando una barrera marina (Auffenberg, *op. cit.*). La amplia distribución geográfica de *Geochelone* desde el Mioceno apoyaría la opinión de un ingreso más temprano.

La persistencia de *Geochelone* en América del Sur está confirmada por los hallazgos en sedimentitas referidas al Plioceno medio y superior y Pleistoceno en distintas localidades de Argentina (v. Parte I). Una de ellas, *Geochelone praestans*, sería la más cercanamente relacionada a las vivientes *G. chilensis*, *G. denticulata* y *G. elephantopus*, según Williams (1950). Para este autor (*op. cit.*) *Geochelone praestans* (Rovereto) 1914 no es "certainly distinct" de *G. gringorum*. Williams (*op. cit.*) usó el nombre *Testudo* en lugar de *Geochelone*; posteriormente Loveridge y Williams (1957) consideraron que todo el material fósil y actual procedente de América del Sur asignado a *Testudo* debía referirse a *Geochelone*. Por su parte Auffenberg (1974) incluyó a *T. praestans* en la sinonimia de *Geochelone gallardoi* (Rovereto) 1914.

Auffenberg (1971, 1974) ha sugerido que la actual *Geochelone chilensis* derivaría del grupo *G. gringorum* habiéndose adaptado a condiciones de mayor aridez; por su parte *G. carbonaria* y *G. denticulata* habrían tenido como antecesor a *G. hesterna*.

Otros restos de pretendidos *Testudo* fueron citados por Ameghino (1880-1881, 1898). En este último trabajo hace referencia a *Testudo australis* y *Testudo formosa* Moreno "desgraciadamente no descriptas", provenientes de Monte Hermoso (Plioceno superior) del sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina, y de *Testudo paranensis* Scalabrini "hasta ahora no descripta", proveniente de Paraná (Plioceno medio-superior) sudoeste de la provincia de Entre Ríos, Argentina. Todo este material ha sido considerado por Williams (1950) como *nomina nuda*.

Los Testudinidae registrados en el Pleistoceno de América del Sur han sido pobremente estudiados, lo que impide hacer consideraciones sobre sus relaciones filogenéticas. Se los ha exhumado en Brasil (Gervais, 1877; Paula Couto, 1970), en Venezuela (Swinton, 1928), en Argentina (Ameghino, 1898), en Ecuador (Hoffstetter, 1970) y en Uruguay (Berro, 1927; Paula Couto, 1948; Mones, 1972).

La presencia de los Emydidae durante el Terciario en América del Sur no ha sido probada hasta el momento. Staesche (1929) asignó a esta familia material proveniente del Paleoceno de la provincia del Chubut, Argentina. Sin embargo Wood (com. epist.) lo supone un probable pelomedúsido. También Medem citó la presencia de la familia en el Mioceno superior de La Venta, Colombia (Medem, 1968). El conocimiento de este material reviste especial importancia porque resolvería si los Emydidae estuvieron presentes desde el Terciario o si fueron invasores holárticos tardíos llegados en el Plioceno superior o Pleistoceno, como lo ha

sugerido Estes (1970). Bravard (1858) (v. Burmeister, 1883-1885) citó una nueva especie: *Emys paranensis* de las cercanías de Paraná, Argentina, cuyas sedimentitas portadoras son actualmente asignadas al Plioceno medio-superior. Esta determinación es altamente dudosa, no habiendo sido revisado el material. El actual *Geoemyda* ha sido registrado en depósitos pleistocénicos de la región pacífica de Ecuador (Hoffstetter, 1970).

Los Trionyhidae no integran la herpetofauna sudamericana, sin embargo su presencia durante el Terciario fue señalada en dos oportunidades. Ameghino (1899) citó una nueva especie: *Trionyx argentina*, proveniente de sedimentitas de su Formación Guaranítica y en el Sehueniano? Cabe destacar que según la nomenclatura usada por Ameghino las formaciones incluían a los pisos, y que la Formación Guaranítica incluía el Piso Sehueniano. Para ese autor dicha formación representaba el Cretácico en tanto que las unidades estratigráficas que incluye modernamente abarcan el lapso Cretácico superior-Oligoceno superior. El material mencionado no ha sido hallado hasta el momento y se desconoce tanto su procedencia geográfica como estratigráfica precisas. Simpson (1943) resolvió considerar a *T. argentina nomen nudum*; Wood y Patterson (1973), en cambio, *nomen dubium*; su presencia en el Cretácico o Terciario inferior no ha quedado demostrada.

Recientemente Wood y Patterson (*op. cit.*) han descripto un resto de un aparente trioníquido, procedente de la Formación Urumaco de Venezuela asignada al Plioceno medio. Según esos autores su presencia allí podría explicarse por un arribo accidental a través de corrientes oceánicas, ya que frecuentemente estas tortugas dulceacuícolas sufren transportes de ese tipo.

Resta considerar dos familias de criptodiros con representantes actuales en América del Sur: Chelydridae y Kinosternidae (Donoso Barros, 1965). Ninguna de ellas ha sido registrada en depósitos cenozoicos de esta parte del continente, siendo probable que ingresaran tardíamente por vía terrestre cuando se produjo la conexión de ambas Américas en el Plioceno superior o Pleistoceno.

Squamata

Muy exiguo es el registro fósil de este orden, hallándose representados sus tres subórdenes: Sauria, Serpentes y Amphisbaenia.

Entre los saurios que actualmente viven en América del Sur se ha reconocido la presencia en el Cenozoico de iguánidos, téidos y gecónidos, careciéndose, en cambio, de registro de ánguinos y sínquidos.

La familia Iguanidae, a pesar de constituir un grupo importante en la herpetofauna sudamericana actual, comprendiendo cientos de especies y exhibiendo una gran plasticidad ecológica, se halla muy mal representada en el registro fósil. La revisión de varias formas que originalmente fueron asignadas a esta familia ha demostrado que la presencia de iguánidos en América del Norte es indudable recién desde el Eoceno (Estes, 1970), habiéndose puesto en duda su existencia en Europa (Hoffstetter, 1955: 607; 1962). Asimismo se ha descartado la atribución a los Iguanidae de *Isodontosaurus* del Cretácico superior de Mongolia de manera que, por el momento, no hay registro en Asia (Estes, 1970).

Hoffstetter, ya en 1962, señaló que las evidencias paleontológicas eran incompatibles con el sugerido origen norteamericano de la familia, indicando otros autores que su evolución pudo tener lugar principalmente en América del Sur (Tihen, 1964; Estes, 1970). Esta opinión está apoyada por recientes hallazgos que demuestran que su existencia en esas tierras es de antigua data, como lo sugiriera Reig (1902) al considerar a los iguánidos posibles integrantes de su cenocron meso y neomesozoico, si bien como un grupo de abolengo boreal. También Darlington (1957: 563) los mencionó como formas incorporadas tempranamente a la fauna neotropical. En este sentido, es de gran significación la presencia de *Pristiguanus brasiliensis* (Estes y Price, 1973), en depósitos del Cretácico superior del Brasil, constituyendo el registro más antiguo de la familia y exhibiendo algunos caracteres que lo sindicarían como el más primitivo iguánido conocido (Estes y Price, 1973). A ello se agrega la existencia de varias especies en el Paleoceno superior de Itaboraí, Brasil, evidencia del grado de diversificación alcanzado por el grupo en el territorio sudamericano ya en el Terciario temprano. Las características y afinidades de ese material, en estudio aún por R. Estes, constituyen importantes elementos para valorar el sugerido origen gondwánico de los Iguanidae. De comprobarse, esta hipótesis podría contribuir a dilucidar el problema de su distribución: América del Norte, América Central, América del Sur, Madagascar e Islas Fidji.

Muy exiguo es el registro en América del Sur en el resto de la columna estratigráfica lo que no permite, por ahora, discurrir sobre su evolución ulterior teniendo en cuenta los aportes paleontológicos. Hasta

el momento, recién en depósitos miocénicos vuelven a hallarse restos asignados a esta familia, certificando que en ese tiempo habían alcanzado una amplia distribución en el continente. Ameghino (1899) describió sucintamente tres especies de iguánidos que asignó a un género nuevo: *Erichosaurus*, por él definido. El material proviene de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior), aflorante en la parte austral de la Patagonia, Argentina, sin datos precisos de su procedencia geográfica. El género, basado en fragmentos mandibulares con dientes, está insuficientemente caracterizado: la condición pleurodonte de la dentición es común a toda la familia, en tanto que la presencia de dientes tricuspidados, con base elíptica y corona comprimida lateralmente es frecuente. El material tipo de *Erichosaurus bombimaxila* y de *E. debilis* fue localizado en las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia de Buenos Aires. El mismo se halla en estudio por una de las autoras (A. M. B.) y su asignación genérica y consideración de sus afinidades deben aguardar a que se cuente con suficiente material de comparación, sin que se descarte su posible atribución a algún género con representantes vivientes. La presencia de la familia ha sido constatada en el Mioceno superior en Colombia (Estes, 1961).

El género *Iguana*, cuya distribución actual se extiende desde México al sur de Brasil y Paraguay, islas de la costa de la región del Caribe e Indias Occidentales (Peters y Donoso Barros, 1970), ha sido registrado en el Pleistoceno superior de la península de Santa Elena, Ecuador, donde existían condiciones ambientales muy diferentes de las de hoy día (v. Parte III). Según Savage (1966) ciertos grupos de iguánidos, los basilicinos e iguaninos, habrían evolucionado al norte del portal panameño. El género *Iguana* de acuerdo a ese autor, habría entrado secundariamente a América del Sur luego del establecimiento de las conexiones con América del Norte en el Plio-Pleistoceno.

La familia Teiidae constituye actualmente un grupo de saurios restringido prácticamente a América del Sur, con unos pocos géneros en América Central y alcanzando sólo *Cnemidophorus* el territorio de los Estados Unidos. Incluye dos grupos naturales a los que se les ha dado rango de sub-familia: macrotéidos, subfamilia Teiinae y los microtéidos, subfamilia Gymnophthalminae (Mac Lean, 1974).

Numerosos restos atestiguan la presencia de una rica y variada fauna de téidos en el Cretácico tardío en Estados Unidos y Canadá, evidenciando algunos de ellos relaciones con diferentes macrotéidos vivientes sudamericanos (Estes, 1964; 1969). De acuerdo a este autor existían formas

probablemente vinculadas a los grupos *Teius-Dicrodon*, *Ameiva-Kentropyx* y a *Callopietes*. Los téidos, considerablemente abundantes en las regiones tropicales, estaban posiblemente asociados con la vegetación de clima méxico subtropical o templado cálido que se desarrollaba en aquellas áreas (Estes, 1970). A comienzos del Terciario la disminución del equilibrio climático o "equability" (*sensu* Axelrod y Bailey, 1968) y los cambios florísticos subsecuentes (Axelrod y Bailey, *op. cit.*; Dorf, 1970) pudieron ser responsables de su eliminación en esas latitudes, así como también de su posible migración hacia el sur. En el Mio-Plioceno de Nebraska, Estados Unidos, se registra una forma semejante a *Cnemidophorus* (Estes y Tihen, 1964) que podría haber reingresado desde un centro de diversificación en América Central o del Sur (Tihen, 1964). Esto estaría sugerido también por su presencia en el Mioceno de Florida (Estes, 1963).

Desde el Cenozoico inferior los téidos fueron integrantes de la herpetofauna sudamericana sin que, hasta el momento, se los haya registrado en sedimentitas más antiguas. El material más antiguo proviene del Paleoceno superior de Itaboraí, Brasil, y se halla aún en estudio, adelantando Estes (1970) que presenta similitudes con los primitivos géneros vivientes.

Los datos paleontológicos aún no son concluyentes en lo que respecta al origen geográfico de los téidos. El imperfecto conocimiento de las faunas terrestres del Cretácico de América del Sur constituye un serio inconveniente para demostrar cualquiera de la hipótesis que se formulen en ese sentido. De todas maneras, las evidencias indican que la evolución del grupo tuvo lugar principalmente en ese continente, sin que se descarte su origen holártico.

Restos morfológicamente semejantes al actual género *Tupinambis* aparecen en el Oligoceno de Colombia, registrándose en el Mioceno superior de la misma región el género *Tupinambis* y el especializado *Dracaena* (Estes, 1961). Estas formas alcanzaron una dispersión septentrional más amplia que la actual, posibilitada por las diferentes condiciones ambientales que existían en esas áreas antes de que se produjeran los movimientos erogénicos culminantes de fines del Terciario, como lo señalara Estes (*op. cit.*). La presencia de zonas bajas, pantanosas, en las cuencas pericratónicas de Los Llanos, Iquitos, Acre, Beni y Chaco (Harrington, 1962) pudo haber servido como excelente ruta de migración o restringida área de poblamiento para formas de hábitos semiacuáticos como *Dracaena*, la que en la actualidad vive en el noroeste

de América del Sur, cuenca del río Amazonas, región de Matto Grosso y del Chaco.

En el Mioceno temprano la distribución de los macrotéidos hacia el sur fue también más extensa que la actual, en que alcanzan aproximadamente los 40° S, favorecidos por el clima cálido y húmedo que entonces reinaba en la parte más austral del continente. Material proveniente del sur de Argentina, en estudio por A. M. B., evidencia similitudes con *Tupinambis*. El mismo fue descripto originalmente por Ameghino (1893) y designado *Diasemosaurus occidentalis*, siendo atribuido a los Agamidae por su aerodoncia. Posteriormente Romer (1966) lo refirió a los Teiidae.

Tupinambis habría formado parte también de la herpetofauna del "Mesopotamiense" de acuerdo a la descripción que Ambrosetti (1890) hace de la especie *Propodinema paranensis* Scalabrini. Romer (1956; 1966) incluyó el género *Propodinema* en la sinonimia de *Teius*, pero la morfología dentaria de *P. paranensis* no concuerda con la de *Teius*. Así, por ejemplo, la compresión lateral de los dientes, la presencia en los dientes posteriores de la mandíbula de un tubérculo central del que parten estrías, la existencia en ellos de un repliegue circular a donde van a parar las estrías, la disminución progresiva del tamaño de los "molares" hacia la parte posterior, son caracteres que sugerirían su referencia al género *Tupinambis*. La descripción de *Propodinema oligocena* Ambrosetti, 1890 también del "Mesopotamiense" es menos explícita, llamando la atención la presencia de una "excavación algo profunda, como un surco" (Ambrosetti, *op. cit.*: 413) en los dientes posteriores de la mandíbula. En ambos casos las dimensiones de los ejemplares superan las que alcanza actualmente *Teius*. Tanto Ameghino (1898) como Hoffstetter (1955) señalaron la proximidad con *Tupinambis* del material proveniente de los alrededores de la ciudad de Paraná. Lamentablemente los ejemplares no fueron figurados y no se han podido localizar hasta el momento, por lo que sólo es posible basarse en las poco claras descripciones originales.

A fines del Plioceno, lagartos del género *Tupinambis* habitaban al sur de la provincia de Buenos Aires (alrededor de 39° S) donde el clima reinante era posiblemente algo más cálido que hoy día. Tal como lo señalara Reig (1958) es probable que las especies de *Tupinambis* de allí provenientes y descriptas por Rovereto (1941): *T. preteguixin*, *T. prerufescens*, *T. multidentatus* y *T. brevirostris* no tengan validez. Muchos de los caracteres considerados por ese autor presentan una gran variabilidad

intraespecífica, de modo que es necesaria una revisión de ese material tomando en cuenta una amplia muestra de ejemplares actuales, especialmente de *T. teguixin* y *T. rufescens* que viven aproximadamente en esas latitudes. Tampoco tendría validez (Reig, *op. cit.*), la especie *Tupinambis onyoxodon* que J. L. Kraglievich (1947) describiera como proveniente de sedimentitas referibles a la Edad Chapadmalense (Plioceno tardío) de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Según ese autor el material se habría exhumado en realidad de la Formación Vorohué, asignada al Pleistoceno inferior y referida a la Edad Uquiense (Pascual *et. al.*, 1966). Posiblemente se trate de *T. teguixin*. La presencia de esa especie viviente fue señalada en depósitos del Pleistoceno superior de Bolivia (Hoffstetter, 1968 *a*) al este de las Cadenas Subandinas y sugerida al occidente (Hoffstetter, 1963). La restricción de su distribución hacia el este en esta región, de acuerdo a los datos de Peters y Donoso Barros (1970), pudo haber sido consecuencia de cambios climático-ecológicos acaecidos posteriormente. Sin duda, el desarrollo de condiciones xéricas pudo influir en la modificación que allí se verifica en la fauna.

Si bien gran parte del material atribuido a *Tupinambis* debe ser revisado para asegurar su asignación específica, es evidente la antigüedad del género en América del Sur y la amplitud que alcanzó su distribución. Posiblemente los eventos geológicos ocurridos en el Plioceno y Pleistoceno fueron restringiendo el área por él ocupada.

El género *Dicrodon* se ha registrado en el Plioceno superior de Ecuador (Hoffstetter, 1970). En la actualidad habita la zona costera de Perú y Ecuador, con especies adaptadas al clima desértico que impera en parte de esas áreas. Ya en el Cretácico superior se registran en América del Norte téidos probablemente relacionados con la línea *Teius-Dicrodon* (Estes, 1969), lo que sugeriría la presencia del género o de formas próximas en el continente sudamericano mucho antes del Pleistoceno tardío. En los depósitos de Santa Elena, Ecuador, se halla acompañado de elementos indicadores de la existencia de un ambiente méxico y que se encuentran ausentes hoy día de esa región, sugiriendo que las condiciones áridas pudieron producirse aún en tiempos post-pleistocénicos (v. Parte III).

Hay que señalar que el hallazgo de una especie nueva de *Callopietes* en el Plioceno superior del sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina (J. Chani, 1976), indica una distribución pasada muy distinta de la actual, limitada exclusivamente al occidente de los Andes, en Chile, Perú y sur de Ecuador (Peters y Donoso Barros, 1970).

La familia Gekkonidae constituye un grupo de lagartos distribuido ampliamente entre las latitudes de 50° N y 50° S en la actualidad (Kluge, 1967). Comprende cuatro subfamilias, de las cuales sólo Gekkoninae y Sphaerodactylinae habitan en el territorio sudamericano, esta última exclusivamente. Hasta el momento, el único registro fósil de la familia en América del Sur corresponde a material proveniente del Paleoceno superior de Itaboraí, Brasil, el que por ahora constituye el más antiguo resto conocido de ese taxón. Estes (1970) ha señalado que el mismo es muy fragmentario para su identificación genérica. La presencia de geconidos ha sido registrada también en depósitos terciarios de Europa: eocenos, oligocenos y miocenos (Hoffstetter, 1946), así como en América del Norte en el Mioceno (Estes, 1963) y en el norte de África en el Mioceno superior (Hoffstetter, 1961 a).

Algunas formas del Jurásico de Europa y Asia han sido consideradas geconoideos ancestrales (Hoffstetter, 1955, 1962; Kluge, *op. cit.*). Sobre la base de sus relaciones con los Gekkonidae, Kluge consideró que el origen de la familia se remontaría al Jurásico superior-Cretácico inferior, postulando además un genocentro en el sudeste asiático de acuerdo a la distribución geográfica de las formas vivientes más primitivas (*op. cit.*).

Los representantes sudamericanos actuales pertenecen a varios grupos, posiblemente de distinto origen (Vanzolini, 1968). Las afinidades de algunos de ellos con ciertas formas africanas ha sido explicada por migraciones transatlánticas (Kluge, *op. cit.*; Vanzolini, *op. cit.*). Estes (1970) no descarta la posibilidad de que se trate de relictos de antiguas conexiones con África.

Ameghino (1893) describió los restos de un pequeño saurio, al que denominó *Dibolosodon typicus*, procedente de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior) de la provincia de Santa Cruz, Argentina, y que atribuyó erróneamente a los Champsosauridae (Ameghino, 1898). La ubicación taxonómica de este material es aún incierta. De igual procedencia (*op. cit.*) describió unas vértebras que asignó a *Saniwa australis*, nueva especie. El género habitó América del Norte, donde se lo ha registrado desde el Paleoceno al Oligoceno medio (Hoffstetter, 1968 b), y corresponde a un grupo de varánidos (Subfamilia Saniwinae) conocido también en depósitos cretácicos de Mongolia y del Terciario inferior de Europa. Sería, por consiguiente, la única mención en América del Sur en donde no habita actualmente la familia. La referencia es dudosa, no habiéndose revisado el material hasta el momento.

Tal como acontece en el Terciario temprano en América del Norte y Europa (Hoffstetter, 1962; Tihen, 1964; Holman, 1964) la fauna ofidiana de América del Sur de ese tiempo estaba integrada fundamentalmente por anélidos y bóidos, de acuerdo a las evidencias paleontológicas.

En el Cretácico superior de Patagonia, Argentina, se ha registrado la presencia de *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901, forma que pertenece a una línea evolutiva divergente entre los Booidea próxima a su stock ancestral, exhibiendo algunos caracteres lacertiformes generalizados, junto con otros que indican su relación con los anélidos modernos: especialmente *Anilius* y *Cylindrophis* (Estes, Frazzeta y Williams, 1970).

Los anélidos se hallaban presentes en América del Norte durante el Cretácico, alcanzando en el Terciario temprano una distribución geográfica bastante extensa (Hecht, 1959; Hoffstetter, 1962). En la actualidad ocupan dos áreas disyuntas en América del Sur y Asia. Su presencia en el Paleoceno superior de Brasil (Estes, 1970) y en el Mioceno superior de Colombia (Hoffstetter, 1967 a) indican que en el Terciario ya formaban parte de la fauna sudamericana. El grupo pudo arribar en tiempos preterciarios pero no se descarta la posibilidad de que se hubiera originado en América del Sur (Hoffstetter, *op. cit.*). Sin embargo la forma miocena de Colombia evidenciaría similitudes con *Cylindrophis* de Asia más que con *Anilius* que vive actualmente al este de los Andes (Hoffstetter, 1967 b).

Los Boidae han sido registrados con mayor frecuencia, habiendo alcanzado latitudes más australes que en la actualidad en virtud de las condiciones ambientales más benignas existentes en la parte meridional de América del Sur. En el Paleoceno y Eoceno de Patagonia, donde se desarrollaba un ambiente méxico en lo que hoy son zonas áridas, habitaban las grandes boas del género *Madtsioia*. Este género ha sido registrado también en Madagascar en sedimentitas del Cretácico superior (Hoffstetter, 1961 b), hecho que tiene interesantes implicancias paleogeográficas. Asimismo algunas vértebras provenientes de depósitos asignadas al Senoniano inferior de Níger podrían ser atribuidas a dicho género (Broin, *et al.*, 1974). Es posible que este grupo particular de bóidos, que constituye la subfamilia Madtsoiinae (Hoffstetter, *op. cit.*) y en el que también se incluye *Gigantophis* del Eoceno de Libia y Egipto, haya alcanzado anteriormente una amplia distribución en la parte occidental del Gondwana. Datos paleomagnéticos sugieren que América del Sur y África han estado unidas por sus litorales atlánticos, habiendo ocurrido su separación con posterioridad al Cretácico inferior tardío (Valencio y

Vilas, en prensa). Por otra parte, tanto Simpson (1933 a) como Hoffstetter, (1961 b, 1962) señalaron las diferencias de estas formas con aquéllas del Hemisferio Norte de antigüedad comparable.

Por lo menos un género actual perteneciente a la subfamilia Boinae se registra ya en el Mioceno superior. En Colombia se ha constatado la presencia de *Eunectes*, forma exclusivamente sudamericana, si bien al occidente de la Cordillera Oriental en donde hoy está ausente (Hoffstetter, 1967 b). Burmeister (1885) señaló las afinidades de un resto de ofidio procedente de los alrededores de la ciudad de Paraná, provincia de Entre Ríos, Argentina, con *Eunectes murinus* (denominada *Boa aquatica* en ese trabajo). Ese material fue descripto originalmente por Bravard (1858) como "*Ophidium incertum*" y no ha sido revisado recientemente. Es probable que representantes del género *Eunectes* hayan formado parte de la fauna de la "Edad Mesopotamiense" de Argentina (Plioceno medio-superior, Pascual y Bondesio, 1961), ya que las evidencias paleontológicas sugieren la presencia en el noreste de ese país de una región con características climático ecológicas propias del Dominio Subtropical (v. Parte III). La penetración hacia el sur posiblemente tuvo lugar siguiendo las planicies marginales a los cratones.

La familia Colubridae presenta una distribución casi cosmopolita en nuestros días, comprendiendo alrededor del 80 % de los géneros de ofidios vivientes (Hoffstetter, 1962). En América del Sur los colúbridos exhiben en la actualidad una gran variedad de formas y una amplia distribución, si bien se incorporaron relativamente tarde a la herpetofauna de este continente. Su llegada no debe haber precedido mucho a su hallazgo en la Fauna La Venta del Mioceno superior de Colombia, ya que es recién en el Mioceno en que se instalan en América del Norte desde donde arribaron (Hoffstetter, 1967 b). Reig (1962) había incluido a este grupo en su cenocén mesocenoico, integrado por formas que alcanzaron el territorio sudamericano durante su aislamiento utilizando medios de dispersión accidental.

Los vipéridos, de antiguo origen, comprenden dos subfamilias: Viperinae y Crotalinae. La primera habita actualmente en el Viejo Mundo, la segunda en las Américas y en Asia. Poco se conoce de la primera parte de su historia, si bien se ha postulado por su distribución moderna que podrían haberse originado en Africa (Hoffstetter, 1955, 1962). Hasta ahora, únicamente en América del Sur se ha constatado la presencia de crotalinos en depósitos pleistocénicos de Bolivia (Hoffstetter, 1968 a).

Ellos han sido registrados en América Septentrional en el Mioceno y es posible que su entrada al continente sudamericano haya sido relativamente tardía.

Hasta el momento el único registro de *Amphisbaenia* en América del Sur proviene de sedimentitas del Pleistoceno superior de Bolivia, en la región del Chaco (Hoffstetter, 1968 a). Este autor (*op. cit.*) señaló que podría tratarse del género *Leposternon*, que habita actualmente en la parte oriental del continente sudamericano, alcanzando la región amazónica al norte y la provincia de Entre Ríos, Argentina, al sur (Gans, 1971). Su distribución y el grado de diversificación alcanzado por el grupo en aquel continente, sugieren una presencia más antigua que la documentada. Los anfisbénidos han sido registrados en América del Norte desde el Paleoceno (Estes, 1970) y se ha constatado su presencia en Europa Occidental desde el Eoceno inferior hasta el Mioceno superior (Hoffstetter, 1955; 1962), pero es probable que su diferenciación haya tenido lugar en el Mesozoico (Estes, *op. cit.*). Su presencia en el Oligoceno de Mongolia ha sido puesta en duda (Hoffstetter, 1962).

Crocodylia

Los cocodrilos son los reptiles mejor conocidos del Cenozoico sudamericano. Ello se debe a la frecuencia de sus registros y fundamentalmente a que han merecido su estudio por parte de distintos autores.

Las especies actuales son sólo un relieto de la gran variedad morfológica (Sebecidae, Alligatoridae, Crocodylidae, Nettosuchidae, Gavialidae) alcanzada durante el Terciario. Asimismo la extensa distribución geográfica estuvo favorecida por las condiciones méxicas ampliamente difundidas en América del Sur especialmente en el Terciario temprano. Los grupos presentes durante ese período pertenecen a los subórdenes Mesosuchia y Eusuchia.

Los Mesosuchia constituyen un grupo heterogéneo de cocodrilos extinguidos, ampliamente diversificados durante el Jurásico y Cretácico. De acuerdo al registro en América del Sur, la única familia de este suborden que vivió durante parte del Terciario (Paleoceno-Mioceno tardío) es la de los Sebecidae (infraorden Sebecosuchia, v. Gasparini, 1972). Representantes de ella han sido registrados en el Paleoceno de Brasil (Paula Couto, 1970), Eoceno de Argentina (Simpson, 1937 a; Colbert, 1946; Gasparini, *op. cit.*), Eoceno superior a Mioceno superior de Co-

lombia (Langston, 1965) y Mioceno superior (?) de Perú (v. Parte I). Restos de un dudoso Sebecidae fueron encontrados en el Eoceno de Messel, Alemania, (v. Berg, 1966; Kuhn, 1968). Es precisamente este material, determinado como una nueva especie: *Bergisuchus dietrichbergi* Kuhn, 1968, y dientes aislados hallados en sedimentitas cretácicas y terciarias de América del Norte, Europa y Africa los que plantean el problema del origen y grado de dispersión alcanzado por los Sebecosuchia (Baurusuchidae y Sebecidae). Uno de los caracteres anatómicos usados convencionalmente para distinguir a los integrantes de ese infraorden es su morfología dentaria (dientes comprimidos con bordes aserrados). Cuando dientes de estas características aparecen aislados en sedimentitas cretácicas es difícil diferenciarlos de aquéllos de los dinosaurios Theropoda (v. Langston, 1956; Sahni, 1972). Como se advertirá, establecer la correcta determinación de estos elementos tiene una especial importancia porque, si bien no modifica el biocrono de esos cocodrilos (los Baurusuchidae son cretácicos), modificarán en cambio la distribución geográfica. En cuanto a los registrados en sedimentitas terciarias también son de difícil determinación por cuanto Berg (1966) ha demostrado que el Crocodylidae *Pristichampsus rollinatti* poseyó dientes de características muy similares. Véase Addenda.

El origen de los Sebecosuchia es aún incierto. Al respecto Langston (1956) consideró a *Hisisosuchus chunkingensis* Young y Chow, 1953, del Jurásico de China, como un probable Sebecosuchia ancestral. A nivel familiar es altamente probable que el ancestro, al menos estructural, de los Sebecidae, se encuentre entre las Baurusuchidae.

Sebecus es el Sebécido mejor conocido (Colbert, 1946; Langston, 1965; Molnar, 1969; Gasparini, 1972), con un registro cronológico que abarca desde el Paleoceno tardío al Mioceno tardío y una distribución geográfica que se extiende desde el norte de América del Sur hasta los 45° S. De acuerdo al registro resulta evidente que durante el Terciario temprano estuvo presente en la mayor parte de América del Sur (v. Partes I y III). Al cambiar, al menos en la parte austral del continente, las condiciones métricas reinantes en ese lapso el área de distribución de los cocodrilos, en general, se retrajo hacia el norte. En sedimentitas más modernas los sebécidos sólo se han registrado en Colombia (*Sebecus* sp. en el Oligoceno y *Sebecus huilensis* en el Mioceno superior, v. Langston, 1965) y en Perú (*Sebecus* sp. en el Mioceno superior?). Evidentemente las condiciones ecológicas que rodeaban a *Sebecus* durante el Mioceno

superior en la zona del Huila fueron óptimas, ya que alcanzó el doble del tamaño de aquéllos registrados durante el Eoceno en Patagonia.

Los sebécidos han sido reiteradamente señalados como cocodrilos fundamentalmente terrestres, altamente predadores, que habitaron las forestas tropicales (Langston, 1965; Neill, 1971; Gasparini, *op. cit.*). Molnar (1969) realizó un detallado estudio de la mecánica masticatoria de *Sebecus icaeorhinus* y arribó a la conclusión de que se trata de un predador terrestre cuyas presas predilectas habrían sido fundamentalmente mamíferos. Precisamente una de las explicaciones dadas al problema de la extinción de la familia ha sido la competencia con los mamíferos carnívoros euterios ingresados a América del Sur durante el Plio-Pleistoceno. Aparentemente esa hipótesis simplifica en demasía el problema, si bien, en parte, no es descartable.

El reciente hallazgo de vértebras procélicas de cocodrilos en el Cretácico superior del noroeste de Argentina confirma la presencia de representantes del Suborden Eusuchia en América del Sur desde fines del Mesozoico. A pesar de que el material coleccionado es fragmentario y está aún siendo objeto de estudio, se puede adelantar que perteneció a un grupo de cocodrilos sumamente especializados y diferente de los Eusuchia registrados hasta el momento. El grado de especialización: formas pequeñas marcadamente longirrostras con dientes ubicados en alvéolos evertidos de posición medio-lateral, impide relacionarlos con seguridad a alguno de los grupos de Eusuchia conocidos. Tentativamente se postuló una relación con los Crocodylidae longirrostrós (Gasparini, 1973).

El Crocodylidae más antiguo que ha sido registrado en América del Sur es *Necrosuchus ionensis* del Paleoceno inferior del sur de Argentina. Si bien el material descrito originalmente (Simpson, 1937 *b*) es sólo una mandíbula, permite considerarlo moderno en estructura, muy diferente del proveniente del Cretácico superior recientemente citado y, coincidiendo con Langston (1965), no necesariamente relacionado a *Leidyosuchus* del Cretácico de América del Norte, como lo sugiriera Simpson (*op. cit.*). Langston (*op. cit.*) ha señalado a *Necrosuchus* como un inmigrante. Ello es probable, pero resulta imposible asegurar si proviene del norte o del este (África), no disponiéndose de elementos de juicio para determinar con seguridad el origen filogenético y geográfico de la familia. Casi simultáneamente aparecen en el registro en el Cretácico superior de América del Norte, Europa, África y Asia.

Aparentemente los Crocodylidae fueron más sensibles que los Alligatoridae a los cambios climáticos accecidos durante el Eógeno en la parte austral de América del Sur, registrándose los a partir del Oligoceno al norte de la cuenca amazónica como en la actualidad, si bien en distintas áreas (una excepción sería *Gryposuchus* de dudosa ubicación familiar registrado en la zona de Acre, Brasil, y que fuera considerado por Sill, 1970, como un probable gavial). Supuestos Crocodylidae se han registrado en el Eoceno y Oligoceno de Colombia y otros indudables se han hallado en el Mioceno superior de ese país (*Charactosuchus*).

Significativamente, en América del Sur los Crocodylidae desarrollaron formas comparativamente longirrostras (*Charactosuchus*, *Gryposuchus*? y el actual *Crocodylus acutus*, v. Donoso Barros, 1965 b). Ello estaría vinculado al nicho de "pescadores" que ocuparon. De acuerdo al registro, tal tipo adaptativo habría sido altamente exitoso en comparación con los relativamente brevirrostros caimanes (Langston, 1965; Neill, 1971). Excepto un muy dudoso *Crocodylus* proveniente del Plioceno de Maranhao, Brasil (Maury, 1924), no se conoce ningún Crocodylidae sudamericano terciario con representantes actuales, por lo que es de suponer que *C. acutus* y *C. intermedius* se diferenciaron recientemente de antecesores norteamericanos. Sill (1968) supone que los Crocodylidae en América del Sur fueron, y son, producto de periódicas migraciones desde América del Norte más que derivados de los que arribaron tempranamente. El peculiar *Charactosuchus* podría ser una excepción.

Los Alligatoridae sudamericanos de mayor antigüedad en el registro provienen de Brasil (Paleoceno superior) y Argentina (Eoceno inferior); en América del Norte y China se los conoce desde el Cretácico superior. De acuerdo al registro se podría aceptar que las formas sudamericanas han derivado de otras norteamericanas que habrían ingresado a fines del Cretácico o principios del Terciario. Lamentablemente muy poco es lo que se conoce de las formas registradas en el Terciario temprano de América del Sur. El material proveniente de Itaboraí, Brasil, no ha sido aún estudiado y el coleccionado en las cercanías del golfo de San Jorge, Argentina, es tan fragmentario que en la mayor parte de los casos resulta imposible determinarlo a nivel familiar. Una de las autoras (Gasparini, 1973) descartó la validez de *Notocaiman stromeri* Rusconi, 1937 y lo consideró un Eusuchia indeterminable. Sólo unos dientes encontrados en sedimentitas atribuidas al Paleoceno superior de similares características que los posteriores de

Eocaiman sugieren la presencia de los Alligatoridae en ese momento. En resumen, las formas registradas en el Paleoceno de América del Sur no aportan datos al conocimiento del origen de la familia en ese continente.

Eocaiman cavernensis Simpson, 1933, proveniente del Eoceno inferior de Patagonia es la única especie de esa antigüedad cuyo material asignado es bien conocido. Simpson (*op. cit.*) sugirió vinculaciones entre esta forma y *Allognathosuchus* del Paleoceno y Eoceno de América del Norte de manera que habrían constituido un grupo característico de origen geográfico y zoológico común. Por su parte Langston (1965) señaló el aspecto "moderno" de *Eocaiman*, que bien pudo ser ancestral a *Caiman*, *Melanosuchus* y quizás al peculiar *Balanerodus*.

Es de destacar que recién a partir del Mioceno tardío se tienen registros más ilustrativos del desarrollo de los cocodrilos en América del Sur. Pero es también en ese momento cuando se registran géneros, y muy probablemente especies, con representantes actuales. Tal es el caso de *Caimán*: *C. neivensis* (Mook) 1941 y *C. cf. C. latirostris*. En opinión de Gasparini (1973) *C. lutescens* sería sinónimo de *C. latirostris* de manera que si el material registrado en el Mioceno de Colombia asignado por Langston (*op. cit.*) a *C. cf. C. lutescens* es *C. latirostris* o su antecesor directo, su distribución geográfica en el Mioceno fue muy diferente de la que esa especie exhibe en nuestros días.

En el Plioceno medio del noroeste de Venezuela se ha localizado un riquísimo yacimiento portador de los siguientes aligatóridos: *Balanerodus* Langston, poseedor de dientes posteriores esféricos; *Dinosuchus*, un gigantesco "caimán" (v. Langston, *op. cit.*: 118-119; 124-125) y una nueva especie de *Melanosuchus* (Medina, 1976). Parte del material citado está en estudio por B. Patterson y seguramente su mejor conocimiento clarificará algunos aspectos sobre origen y relaciones de las formas actuales.

Otro interesante yacimiento que aportó abundante material de cocodrilos longirrostrós y especialmente aligatóridos es el localizado en las cercanías de Paraná, Argentina, y referido al Plioceno medio-superior.

El material coleccionado a partir de mediados del siglo pasado se fue estudiando oportunamente (Bravard, 1858; Burmeister, 1883; 1885; Rovereto, 1912; Saez, 1928; Ruseoni, 1933; Paterson, 1936) y la lista de pretendidas nuevas especies creció en forma notable (v. Gasparini y Báez, 1975, Parte I). Recientemente dicho material fue revisado (Gasparini, 1973) pudiéndose confirmar la presencia de *C. latirostris*, *C. cf.*

C. yacaré, *C. australis* (muy próximo a *C. sclerops*) y *Caiman* sp. Algunos restos demuestran la presencia de formas gigantes comparables a las registradas en Urumaco y Acre.

En el suroeste de Brasil, en sedimentitas asignadas al Plio-Pleistoceno se registran los últimos aligatóridos gigantes: *Brachygnathosuchus brasiliensis* Mook, 1921 y *Purussarus brasiliensis* Rodríguez, 1892 (v. Price, 1967).

Lo referido para los Alligatoridae en América del Sur puede sintetizarse en los siguientes puntos: 1) las formas registradas durante el Terciario temprano provendrían de antecesores nortehños arribados a fines del Cretácico o principios del Terciario; 2) la mayor diversificación debió de producirse fundamentalmente durante el Oligoceno; 3) desde el Mioceno superior se reconoce la presencia de *Caiman* y desde el Plioceno medio la de *Melanosuchus*; no se conocen fósiles de *Paleosuchus*; 4) en el Plioceno medio-superior estaban presentes dos especies actuales: *C. latirostris* y *C. yacare*, ocupando áreas próximas a las que habitan hoy día; 5) algunas formas alcanzaron durante el Plioceno un gigantismo notable.

Integrantes de la familia Nettosuchidae, exclusivamente sudamericana, fueron registrados en el Mioceno superior, de La Venta, Colombia, Plioceno medio de Urumaco, Venezuela, y Plio-Pleistoceno de Acre, Brasil. Se reconocen dos especies: *Mourasuchus atopus* (Langston) 1965 (v. Langston, 1966) procedente de Colombia y *Mourasuchus amazonensis* Price, 1964, de Venezuela y Brasil. Sus orígenes son desconocidos y ninguna de las formas actuales podría haber tenido un antecesor de las características de estos peculiares cocodrilos. Aún su posición a nivel familiar es puesta en duda por Hoffstetter (1970), quien sugirió que puede tratarse de una nueva subfamilia. Por su parte Price (1964) incluyó a *Mourasuchus* en la subfamilia Alligatorinae. De acuerdo al registro se infiere que estas formas lograron una amplia distribución geográfica, siempre en áreas de clima tropical. Del estudio de su anatomía se deduce que fueron de gran tamaño, adaptadas especialmente al medio acuático continental y poseedoras de un rostro muy prolongado y sorprendentemente ancho que le confirió el aspecto de "pico de pato" al que alude la denominación familiar (Langston, 1965). En opinión de Langston (*op. cit.*) *Mourasuchus* (= *Nettosuchus*) presumiblemente habitó charcas inactivas, subsistiendo a base de pequeños peces o artrópodos atrapados en forma pasiva o bien se nutrió de los productos del fango. A pesar que

ningún cocodrilo actual posee las características de los Nettosuchidae se ha observado este último comportamiento en algunos caimanes (Medem, com. pers. a Langston).

El problema de los longirrostrinos de América del Sur sigue siendo en nuestros días objeto de discusión. Reconocidos como integrantes de la familia Gavialidae (Langston, 1965; Sill, 1968; 1970; Gasparini, 1968) o puestos en duda (Hoffstetter, 1970), las formas sudamericanas reúnen ciertos caracteres, tales como los tubera endulosos del basiooccipital, que comparten con los indudables Gavialidae asiáticos (Mioceno-Actualidad), con otros, como la falta de contacto entre premaxilares y nasales, que los acerca a los Tomistominae. Sill (1970) ha sugerido como una posibilidad que en la familia Gavialidae se dieran formas donde no existe contacto entre premaxilares y nasales (las asiáticas) y otras donde se produjo el contacto de los mencionados elementos (las sudamericanas). Esta opinión estaría apoyada por Hecht y Malone (1972) quienes reconocen a los longirrostrinos *Gavialis colombianus* e *Ikanogavialis venezuelensis* como pertenecientes a la familia citada.

Cómo ingresaron los supuestos gaviales es otro enigma. Hecht y Malone (*op. cit.*) han reconocido la presencia de gaviales en el Eoceno de Fayun, Egipto, pero hasta el momento se desconocen registros más antiguos. Evidentemente son necesarios nuevos y más antiguos registros para comprender si las formas de América del Sur son realmente Gavialidae, y en este caso cómo se explica su distribución disyunta respecto a África y Asia, o si son producto de una convergencia como resultado de la invasión a una zona adaptativa común.

Gavialis colombianus Langston, 1965 es la especie de mayor antigüedad en el registro sudamericano (Oligoceno superior), aunque restos indeterminados a nivel genérico fueron citados en el Oligoceno inferior de Colombia (Langston, 1965). Aún aceptando que aquella fuera un Gavialidae es improbable que fuera congénérica con la forma actual. Otros longirrostrinos provienen del Mioceno superior de Colombia (*Rhampostosis sp.*, v. Langston, *op. cit.*), Plioceno medio de Venezuela (*Ikanogavialis venezuelensis*, Sill, 1970), Plioceno medio-superior de Argentina (*Rhampostomopsis neogaeus* (Burn) Rusconi, 1933, v. Rusconi, 1965) y Pliopleistoceno de Brasil (*Gavialis sp.*, v. Paula Couto, 1970). La signación a *Gavialis* del material de Brasil no sería correcta por cuanto existe contacto entre premaxilares y nasales.

III — CONSIDERACIONES PALEOECOLOGICAS

Paleoceno

Prácticamente todas las localidades que han brindado hasta ahora restos de reptiles del denominado "Salamanquense" de Argentina están restringidas a una franja próxima a la costa del actual golfo de San Jorge, aproximadamente a 45-46° S. Reconstrucciones paleogeográficas para ese momento sobre la base de datos paleomagnéticos y propagación de fondos oceánicos indicarían que dicha zona se hallaba alrededor de los 40° S, es decir algo más al norte de su actual posición (v. Valencio, *et al* 1971). En esa comarca la regresión del mar salamanquense dejó una región costanera baja con albuferas y abundante vegetación. Este tipo de ambiente estaría sugerido por datos tanto sedimentológicos (Andreis, *et al.*, 1975) como paleobotánicos (Petriella y Archangelsky, 1975).

Los hallazgos paleoherpetológicos citados previamente (v. Parte I) no contradicen dicha hipótesis. La presencia de un Crocodylidae (*Necrosuchus*) es sugerente en ese sentido dado que en esta familia se dan con frecuencia tipos adaptados al ambiente costero. La consideración de los aportes que desde el punto de vista ecológico pueden brindar las tortugas debería estar basada en una revisión del material.

Los cocodrilos serían, por el momento, los únicos indicadores climáticos. En general, su presencia denota la existencia de un clima por lo menos templado y húmedo de acuerdo a las condiciones existentes en las regiones donde viven actualmente (aproximadamente 30° al norte y al sur del Ecuador). Sin embargo, el hecho de haberse hallado un Crocodylidae supone, aplicando el actualismo, que la temperatura debió ser aún más elevada ya que esta familia exhibe una distribución latitudinal más restringida. Los hallazgos florísticos corroboran esta presunción (Romero, 1968; Petriella, 1969). El registro de estos cocodrilos, conjuntamente con los del Eoceno provenientes de localidades cercanas, indicaría la existencia en esas áreas de condiciones ambientales propicias para estos reptiles, los que no vuelven a ocupar posteriormente regiones tan australes.

Las condiciones climáticas reinantes en el área de depositación de la transgresión denominada "Salamanquense" parecieron persistir hasta fines del Paleoceno. Así lo sugiere la presencia, durante la inmediata Edad Riochiquense, de restos de cocodrilos, tortugas y grandes bóidos en sedimentitas continentales de similares latitudes.

Solamente en Brasil, en la localidad de San José de Itaboraí, ha sido registrado material coetáneo de anfibios y reptiles; sin embargo es difícil establecer relaciones zoogeográficas dado lo exiguo del material proveniente de Argentina. Las características climáticas de Itaboraí pueden inferirse por la presencia de ciertos grupos. Es sugestivo el registro de pípidos, que actualmente viven en general en áreas de clima tropical y templado cálido. Asimismo la existencia de ceclidos y gekkónidos, formas esencialmente tropicales, y de *Podocnemis*, pelomedúsido cuyo límite de distribución actual es la cuenca del río Amazonas, corrobora que el clima era de tipo tropical. Mientras que pípidos, gekkónidos y ceclidos se registraron aproximadamente dentro de sus áreas de distribución actual, los pelomedúsidos se hallaron a más de 2.500 kilómetros al sur. El registro paleontológico evidencia que la distribución de esta familia durante el Cretácico superior-Terciario ha sido notoriamente más amplia que en nuestros días.

En el noroeste argentino el hallazgo de cocodrilos y tortugas pleurodiras indica condiciones climáticas y ambientales muy diferentes de las actuales. En esa zona, entonces baja, cálida y húmeda, debieron existir cursos de agua antes que comenzara, en el Eoceno, el levantamiento de la Cordillera Oriental (Turner, 1972). La presencia de lepidosirénidos en los mismos niveles hacen suponer un régimen climático estacional (Fernández *et al.*, 1973).

Eoceno

Los anfibios y reptiles de la Edad Casamayorensis de Patagonia indican, en general, un clima templado-cálido. En una zona restringida, por lo menos, al este de la provincia del Chubut, de donde proviene todo el material mencionado y de donde se han citado también restos de peces y vegetales (Simpson, 1935 *a*), las condiciones ambientales pudieron ser algo diferentes a aquéllas sugeridas por las evidencias provistas por los mamíferos para otras áreas vecinas (Pascual y Odreman Rivas, 1971). La presencia de *Caudiverbera casamayorensis*, forma muy afín a la actual *C. caudiverbera* de Chile Central (30°-42° S, según Lynch, 1971), que se registra en depósitos algo más modernos en la misma área, podría indicar alta humedad ambiental y la existencia de cursos o cuerpos de agua permanentes. Persistía allí *Madtsoia*, un bóido de grandes dimensiones, el que junto a un cocodrilo tan peculiar como *Sebecus icatiorhinus* y un aligatrido corroboran las características ambientales mencionadas, aten-

diendo a sus requerimientos ecológicos. Se ha sugerido que *Sebecus* habitaba zonas boscosas próximas a cuerpos de agua, lo que concordaría con el hecho de encontrarse en la misma zona el bóido citado.

Las amplias y bajas planicies predominantes durante la Edad Casamayorensis en Patagonia se habrían interrumpido más tarde por efecto de levantamientos regionales. Los afloramientos de la Edad Mustersense son aislados y ha sido postulado un hiato en dicha región durante el Eoceno superior (v. Simpson *et al.*, 1962; Pascual y Odreman Rivas, 1973). Cabe señalar que, hasta el momento, no se ha registrado la presencia de peces, anfibios, reptiles o aves en depósitos de Edad Mustersense, los que por sus mamíferos representarían un ambiente tipo estepa herbácea (v. Pascual y Odreman Rivas, 1971). Esto estaría corroborado por la abundancia de nidos de escarabajos en algunos niveles (en Andreis, 1972).

A fines del Eoceno los cocodrilos sebécidos exhibían una amplia distribución en América del Sur, de acuerdo a su registro en Colombia y Argentina. Sin embargo, es evidente que fenómenos diastróficos y cambios climáticos comenzaron a manifestarse, siendo responsables de su extinción en la parte más austral del continente. En Argentina se los registra en depósitos asignados convencionalmente al Eoceno superior en latitudes más bajas (en la actualidad 33° S) con respecto a los yacimientos del Eoceno inferior. En territorio argentino, hasta el momento, no han sido hallados en sedimentitas más modernas.

En la parte septentrional de América del Sur el comienzo de los movimientos andinos provocó la retirada del mar que durante el Cretácico había cubierto el norte y oeste de lo que es hoy Colombia. En el actual valle del río Magdalena existía entonces una zona fluvio-lacustre con clima tropical donde pululaban peces, tortugas, cocodrilos y numerosos mamíferos (Royo y Gómez, 1945-46). Restos correspondientes a esta fauna son los registrados en la Formación Mugrosa del Eoceno superior y Oligoceno inferior.

Hacia el sur el mar se extendía hasta Ecuador, donde se han encontrado restos de una serpiente marina: *Pterosphenus*; ese género ha sido citado en sedimentos coetáneos de Estados Unidos, Libia y Egipto evidenciando las conexiones pacífico-atlánticas.

Oligoceno

En base a las evidencias aportadas por los mamíferos de la Edad Deseadense, Pascual y Odreman Rivas (1971: 385) suponen que hacia

el Oligoceno el clima de la región patagónica debió hacerse "notoriamente más cálido", con respecto al que reinaba en el Eoceno medio. Si esto fue así, la falta de registro de cocodrilos y tortugas, tan llamativa, podría explicarse por la presencia de barreras que se interpusieron entre la región patagónica y las regiones intertropicales, según lo señalan los mismos autores. Pero también es posible que a pesar que la temperatura se hizo más elevada, las condiciones ambientales no fueron las requeridas por esos reptiles. Cabe señalar que los elementos florísticos indican que al final del Eoceno y comienzos del Oligoceno hubo un aumento de formas de clima templado en detrimento de aquéllas de clima cálido (Menéndez, 1971). En esa área de la provincia del Chubut (actualmente alrededor de los 43° S) se encontraban leptodactílidos, incluyendo posiblemente la especie viviente acuática *Caudiverbera caudiverbera*. A pesar de las probables oscilaciones de la temperatura, es posible que la altura alcanzada por la incipiente Cordillera aún permitía que la humedad ambiental fuese bastante alta. Es interesante señalar que también en el Oligoceno superior en áreas cercanas de la misma provincia vuelve a ser registrada probablemente *Caudiverbera caudiverbera*, a pesar que en el lapso transcurrido entre las Edades Deseadense y Colhuehuapense se habrían producido plegamientos locales y extensos fallamientos, como así también actividad volcánica en esa zona (Pascual y Odreman Rivas, 1973).

En la parte occidental de Colombia, en el valle del río Magdalena, se mantuvieron las condiciones existentes durante el Eoceno superior, si bien se van acentuando los movimientos de ascenso de las futuras cordilleras. Tales perturbaciones no alcanzaron a modificar substancialmente las características ambientales generales y en cambio favorecieron la evolución de ciertos grupos, fundamentalmente de los cocodrilos. Estos últimos presentaron entonces variados tipos adaptativos coexistiendo formas de régimen piscívoro, fundamentalmente acuáticos como *Gavialis colombianus*, con otras anfibias como *Balanerodus* y más terrestres como *Sebecus*.

Mioceno

A fines del Oligoceno y comienzos del Mioceno parte de la porción austral del continente fue invadida por el mar Atlántico. En sedimentitas marinas correspondientes a esta ingresión se ha hallado un fragmento de caparazón de quelonio determinado como *Geochelone gringorum*. Si bien las especies de *Geochelone* son terrestres, su presencia en sedi-

mentos marinos es factible dado que algunas suelen hacer incursiones accidentales al mar. Efectivamente, los sedimentos portadores han sido considerados como depositados en zonas próximas a la costa (Simpson, 1942). La distribución actual del género abarca áreas desde francamente tropicales a templadas, de allí que no sea un indicador climático tan preciso.

El mar "patagónico" se retiró y sobre las llanuras emergentes del continente al sur del macizo de Deseado se depositaron los sedimentos continentales de la Formación Santa Cruz. Según evidencias aportadas por los mamíferos el clima en esa zona de praderas habría sido "hasta muy cálido" con precipitaciones relativamente abundantes (Pascual y Odreman Rivas, 1971). Esto podría concordar con la presencia de restos de una gran boa (Ameghino, 1899). Los restantes reptiles no son considerados pues debe completarse su revisión.

Hacia fines del Mioceno se produjo una fase importante de la orogénesis andina, con alcance continental y que tuvo en Patagonia consecuencias notables. El análisis de las faunas fósiles revela una migración hacia el norte de las formas adaptadas a las condiciones méxicas que habían existido en Patagonia hasta ese momento. Comienza entonces un período de aridez creciente como consecuencia del levantamiento de la barrera andina que impidió el paso de los vientos húmedos del Pacífico. Ciertas formas como *Caudiverbera* continuaron viviendo allí hasta fines del Mioceno, persistiendo en cambio hasta la actualidad sólo del lado occidental de la Cordillera donde las condiciones ambientales permitieron su sobrevivencia.

En Colombia estos movimientos orogénicos acentuaron la elevación de las incipientes cordilleras, reduciendo las áreas ocupadas por el mar Pacífico y hay evidencias de intensa actividad volcánica. En el valle del río Magdalena se depositaron sedimentos de origen fluvio-lacustre y es allí donde se registró una fauna especialmente rica en reptiles. Es importante señalar la presencia de géneros modernos, con representantes actuales (*Dracaena*, *Tupinambis*, *Eunectes*, *Caiman* y *Chelus*), y aún de especies vivientes (*Bufo marinus*, *Podocnemis expansa*), con otros que se extinguen (*Sebecus*, *Charactosuchus*, *Eocaiman*, etc.). El levantamiento final de los Andes colombianos durante el Plioceno superior y Pleistoceno inferior provocó cambios ambientales de magnitud, conduciendo a la desaparición de esas formas en las áreas donde fueron registradas en depósitos del Mioceno.

Plioceno

La presencia de un Testudinidae de gran tamaño, corrobora las características ambientales inferidas en base a los mamíferos de Edad Huayqueriense en el valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. Según Pascual y Odreman Rivas (1971), la franja occidental que abarca desde la provincia de Río Negro a la provincia de Salta constituyó desde el Mioceno una importante vía de poblamiento, en la que se dieron condiciones diferentes a las existentes en el Dominio Pampásico. En esa zona prevaleció un clima cálido con la presencia de áreas boscosas, lo que permitió su conexión con los dominios subtropicales.

En el sector noreste de la Argentina se definía, mientras tanto, un distrito zoogeográfico distinto, con características ambientales propias, como un apéndice del Dominio Subtropical. El mismo puede reconocerse actualmente, si bien restringido geográficamente y con sus condiciones climáticas atemperadas. A pesar de no haberse registrado anfibios y ser muy pobre el material de lagartos y ofidios, es evidente que el clima era de tipo tropical, la vegetación abundante y existían numerosos cursos y cuerpos de agua en la zona. Así lo atestigua la gran variedad de tortugas y fundamentalmente cocodrilos, los que alcanzaron desusado tamaño. Es importante señalar que ya se encontraban presentes algunas formas que integran la actual herpetofauna local tales como *Caiman latirostris* y muy probablemente *C. yacare*.

Los restos de anuros y testudines hallados en sedimentos atribuidos a la Edad Montehermosense sugieren que en el Plioceno superior, en el sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina, se daba un clima algo más cálido que el actual en un ambiente de llanura. Hay que destacar las grandes dimensiones alcanzadas por los quelonios, comparables a las de aquellos que actualmente viven en el norte de América del Sur e Islas Galápagos. Los anuros, si bien en estudio, sugerirían condiciones semejantes al actual distrito chaqueño.

Condiciones climático-ecológicas óptimas en la zona de Acre, Brasil, durante el Plio-Pleistoceno permitieron que los reptiles que allí vivían alcanzaran una notable variedad morfológica, siendo algunos de tamaño gigantesco. Esta asociación es comparable, e incluso en algunos casos similar a nivel genérico, a aquella registrada en el Plioceno medio de Urumaco, Venezuela; si bien es importante señalar que ésta, a diferencia de la de Acre, vivió en un ambiente deltaico, de aguas salobres. Las condiciones ambientales debieron variar en ambos casos en el Pleis-

toceno de tal manera que se produjo la extinción de la mayor parte de esas formas, especialmente de las gigantes.

Pleistoceno

Las condiciones ambientales existentes en la Península de Santa Elena, en el sur de Ecuador, en el Pleistoceno superior diferían notablemente de las actuales. La llamada fauna Carolinense, de la cual son integrantes numerosos reptiles, habitaba entonces una zona cálida y húmeda surecada por ríos. Según Hoffstetter (1948), a fines del Cuaternario se habría modificado el régimen de las corrientes marinas, especialmente de la de Humboldt cuya influencia se fue extendiendo progresivamente hacia el norte desde el Perú, tornando desértico el paisaje de dicha región. Esto explicaría la ausencia allí, en la actualidad, de aligatóridos y de los quelonios *Geochelone* y *Geoemyda*. También se encuentra representado en esa fauna pleistocénica el téido *Dicrodon*, pero el material aún no está determinado a nivel específico. La especie de ese género: *D. guttulatum* habita esa región, adaptada a las condiciones xéricas existentes hoy en día. Idénticas razones a las expuestas anteriormente explicarían la presencia de anuros, quelonios y cocodrilos durante el Pleistoceno en la árida zona de Talara, al noroeste de Perú.

Cambios notables también se produjeron durante el Pleistoceno terminal en ciertas regiones de Bolivia, según lo sugieren las evidencias paleontológicas. Así, en la localidad de Tarija en el sur de Bolivia y al este de las Cadenas subandinas, se ha registrado la presencia de *Bufo* cf. *B. marinus horribilis*, el que actualmente tiene un área de distribución cuyo límite austral alcanza la cuenca amazónica. Esta especie se halla adaptada a condiciones ambientales muy diferentes de los terrenos secos, áridos y estériles que existen en gran parte de esa zona (Ahlfeld, 1946). Al occidente de las Cadenas Subandinas, dentro del dominio chaqueño, también los elementos faunísticos registrados en la localidad de Ñuapua permiten inferir el deterioro de las condiciones ambientales. En el yacimiento citado se han reconocido tres niveles, de los cuales los dos inferiores son fosilíferos (Hoffstetter, 1968 a). En el nivel Ñuapua 1 la presencia de un *Geochelone* de dimensiones excepcionales no sería compatible con las características ecológicas actuales de la región: clima muy seco durante gran parte del año, vegetación xerofítica con cactus arborescentes y arbustos espinosos (Hoffstetter, *op. cit.*). En el nivel Ñuapua

2 se detectan algunos elementos ligados a un hábitat algo más árido, tal es el caso de *Bufo paracnemis*.

La mayor parte del material pleistocénico proveniente de Argentina es muy fragmentario, no ha sido revisado recientemente, y por lo tanto es mínimo su aporte desde el punto de vista ecológico. En su mayoría procede del actual Dominio Pampásico, especialmente de la provincia de Buenos Aires.

En Brasil, los anfibios registrados hasta el momento en los depósitos pleistocénicos de Lagoa Santa corresponden a especies modernas que habitan actualmente la región.

CONCLUSIONES

Los registros más antiguos de anfibios o reptiles del Cenozoico de América del Sur corresponden al Paleoceno inferior, tratándose de restos de tortugas y cocodrilos. Evidentemente, ellos no constituyen una muestra representativa de la totalidad de la herpetofauna que existía en ese continente puesto que, los depósitos de esa antigüedad que hasta el momento han brindado fósiles, provienen de la región más austral (Patagonia) y pertenecen a una facies particular (costanera). Es, en cambio, en sedimentitas del Paleoceno superior de Brasil donde se halla una rica y variada fauna, lo que permite tener una idea más completa de los grupos que habitaban esas tierras. Entre ellos es posible distinguir elementos de distinto abolengo e historia, cuya incorporación al elenco faunístico de la América Meridional debió de producirse alocerónicamente.

Prácticamente todas las familias cuya presencia se registra en el Terciario inferior son integrantes de la herpetofauna neotropical actual, siendo excepciones los sebécidos y miolánidos, ambos extinguidos. Asimismo muchos de esos grupos ya se encontraban presentes en tiempos mesozoicos, señalando su antigüedad en el continente. De acuerdo a las evidencias paleontológicas tal es el caso de Pipidae, Iguanidae, Pelomedusidae, Meiolaniidae, y posiblemente Leptodactylidae, Sebecidae y Crocodylidae.

Las afinidades, la distribución geográfica pasada y presente y la antigüedad de ciertos grupos parecerían indicar que la deriva continental pudo jugar un rol importante en su evolución. Los pípidos han sido registrados en América del Sur desde el Cretácico y las relaciones de las

formas conocidas del Paleoceno sudamericano con aquellas de Africa sugieren que hubo una mayor proximidad entre ambos continentes. Lo mismo ocurriría con el cecílido del Paleoceno de Brasil, que evidencia similitudes con formas africanas (Estes y Wake, 1972), aunque constituye el único registro del grupo hasta ahora. Los leptodactílidos (Lynch, 1971), quélidos e iguánidos (Estes, 1970; Estes y Price, 1973) serían grupos de estirpe gondwánica. La diferenciación de los bufónidos (Blair, Ed. 1972), de los hílidos (Savage, 1973) de los sebécidos habría tenido lugar en América del Sur, en tanto que, según las evidencias paleontológicas, los aligatóridos y los crocodílidos provendrían de América del Norte y no es descartable que los téidos sean también de origen holártico. En el caso de los bóidos, los anílidos y los pelomedúsidos el registro actual es insuficiente para dilucidar su área de origen.

La herpetofauna de América del Sur parece haber sido diferente de la que existía al norte del Istmo de Panamá a comienzos del Terciario, a despecho de la continuidad del ambiente méxico tropical. Distintas opiniones han sido vertidas sobre las conexiones entonces existentes con América del Norte. Savage (1966; 1973) sugiere la existencia de amplias conexiones entre ambas Américas durante el Paleoceno, es decir a lo largo de aproximadamente once millones de años. Esos continentes se hallan separados en la reconstrucción paleogeográfica para el Cretácico superior de Dietz y Holden (1970). Asimismo sobre la base de las diferencias de los elencos mamalíferos existentes a un lado y a otro del portal panameño, ha sido descartada la posibilidad de una conexión terrestre directa en el límite Cretácico-Terciario (Patterson y Pascual, 1972). Los datos paleoherpetológicos sugerirían, a su vez, la inexistencia de una franca conexión, si bien es cierto que aún es poco lo que se conoce sobre las faunas que habitaron por ese tiempo la parte norte de América del Sur. No obstante, no hay evidencias de una herpetofauna americana tropical generalizada como lo postulara Savage (1966). Algunos grupos provenientes del norte, tales como crocodílidos, aligatóridos y tal vez téidos podrían haber arribado utilizando medios de dispersión accidental.

Durante el resto del Terciario, y previamente a la conexión de las Américas en el Plio-Pleistoceno, se incorporan al elenco faunístico nuevas familias de acuerdo al registro paleontológico: Testudinidae, Trionychidae, Colubridae, Nettosuchidae y posiblemente Emydidae. Todas las evidencias indican que esos grupos, con excepción de los netosúquidos,

provinieron de América Septentrional habiendo utilizado medios de dispersión al azar y por lo tanto su arribo no se produjo sincrónicamente. Los testudínidos aparecen en el registro en el Mioceno inferior de Patagonia, lo que hace suponer que su llegada al continente ocurrió, por lo menos, durante el Oligoceno temprano. Por su parte, los colúbridos habrían arribado en el Mioceno medio (Hoffstetter, 1967 b). Un ingreso poco exitoso fue el de los trioníquidos, cuya presencia se registra en el norte de Venezuela en depósitos del Plioceno, pero que actualmente no constituyen parte de la fauna neotropical. Entre los cocodrilos se diferenció un grupo peculiar: el de los netosúquidos, que vivió exclusivamente en América del Sur desde el Mioceno al Pleistoceno. Los gavialidos constituyen un caso particular por cuanto aún son inciertos los orígenes y las relaciones de las formas sudamericanas.

De la confrontación con la herpetofauna actual se desprende que numerosas familias no se hallan representadas en el registro paleontológico. Algunas de ellas, tales como Plethodontidae, Ranidae, Chelydridae, Kinosternidae y Viperidae, habrían sido invasoras tardías posiblemente llegadas a través del Istmo de Panamá. Otras, en cambio, de acuerdo a su grado de endemismo y relaciones filogenéticas serían antiguas integrantes de la fauna del continente, no obstante no habérseles registrado fósiles hasta el momento. Tal sería el caso, por ejemplo, de Dendrobatidae, Pseudidae, Microhylidae y Scincidae.

Con respecto a la distribución de los distintos grupos que integraron la herpetofauna sudamericana durante el Cenozoico resulta importante señalar: 1) que, en general, fue más extensa que la actual, evidenciando condiciones climáticas ecológicas más generalizadas; 2) que la dispersión de ciertos grupos a comienzos del Cenozoico indica que en gran parte del continente reinaba un clima cálido, con un relieve fundamentalmente bajo; 3) que como consecuencia de esto últimos púlpidos, quélidos, bóidos y cocodrilos habitaban la actual región patagónica extrandina, área ésta distante del límite austral de su distribución en nuestros días; 4) que acontecimientos geológicos de distinta magnitud a lo largo del Cenozoico fueron eliminando el carácter más uniforme señalado anteriormente. Ellos provocaron cambios fisiográficos y, en consecuencia, climáticos y florísticos, que si bien restringieron la dispersión de algunos grupos, multiplicaron la variedad de ambientes disponibles promoviendo la aparición de nuevos tipos adaptativos; 5) que aún en el Pleistoceno terminal produjéronse cambios climáticos notables. Muchas áreas de mar-

cada aridez en la actualidad gozaron de condiciones métricas como lo atestiguan el carácter de la herpetofauna que allí habitaba.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su mayor agradecimiento a quienes contribuyeron a la realización de este trabajo: Dr. J. F. Bonaparte, Fundación Miguel Lillo, Argentina; Prof. G. del Corro, Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Argentina; † Dr. R. Donoso Barros, Instituto Central de Biología, Chile; Dr. R. Estes, State University of California, Estados Unidos; Dr. J. Gallardo, Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Argentina; Dr. F. Medem, Instituto Roberto Franco, Colombia; Dr. R. Pascual, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Argentina; Dr. O. Reig, Universidad Simón Bolívar, Venezuela; Dr. R. Wood, Stockton State College, Estados Unidos.

También agradecen a la Srta. Inés Báez, el tipeado del manuscrito.

ADDENDA

Después de entregado el manuscrito de este trabajo se recibió nueva información que modifica dos aspectos importantes. El primero se refiere a la antigüedad de las rocas portadoras de tortugas y cocodrilos en el noroeste de Argentina. Carbajal *et al.* (en prensa) y Pascual, Vucetich y Fernández (en prensa), sobre la base del estudio de los mamíferos registrados en las Formaciones Mealla y Lumbreira, han demostrado que todo el Subgrupo Santa Bárbara (Formaciones Mealla, Maíz Gordo y Lumbreira) representa el Terciario temprano (Paleoceno tardío-Eoceno temprano). El segundo se refiere a la distribución geográfica de los Sebecosuchia. Antunes (1975) describió un nuevo Sebecosuchia, *Iberosuchus macrodon*, proveniente del Eoceno medio-superior de Portugal. Antunes (op. cit.) supone que el grupo europeo proviene de antecesores sudamericanos que pasaron durante el Paleoceno a América del Norte y de allí al continente euroasiático a través de Groenlandia, durante el Eoceno inferior. Otros Sebecosuchia han sido registrados en el Mioceno y Pleistoceno de Australia (L. Marshall, com. pers.).

OBRAS CITADAS

- AHL, E. 1926. Anura; Aglossa. En Die Diamantenwüste Südwest Afrikas. Ed E. Kaiser. Berlín, 2: 141-142.
- AHLFELD, F. 1946. Geología de Bolivia. Rev. Mus. La Plata (N. S.), Geología, 5: 5-370.
- AMBROSETTI, J. 1890. Observaciones sobre los reptiles fósiles oligocenos de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. Bol. Acad. Nac. Cien. Córdoba, 10: 409-426.
- AMBROSETTI, J. 1893. Contribución al estudio de las tortugas oligocenas de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. Bol. Inst. Geogr. Argent., 14: 489-499.
- AMEGHINO, F. 1880-81. La antigüedad del hombre en el Plata. I-II. París y Buenos Aires. 600 pp.
- AMEGHINO, F. 1890. Nouvelles explorations des gites fossilifères de la Patagonia Australe. Rev. Scient., 46: 506-507.
- AMEGHINO, F. 1893. Sobre la presencia de vertebrados de aspecto mesozoico en la Formación Santacruceña de Patagonia austral. Rev. Jardín Zoológico Buenos Aires, 1: 75-84.
- AMEGHINO, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica. En Segundo Censo de la República Argentina. I Territorio. 3ra. parte: 240 pp.
- AMEGHINO, F. 1899. Sinopsis geológico-paleontológica. Suplemento. La Plata, un folio de 13 pp.
- AMEGHINO, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. An. Mus. Nac. Buenos Aires, 3, 8: 1-568.
- ANDERSON, C. 1925. Notes on the extinct chelonian *Meiolania*, with a record of a new occurrence. Rec. Australian Mus., 14: 223-242.
- ANDREIS, R. 1972. Paleosuelos de la Formación Musters (Eoceno medio), Laguna del Mate, Prov. de Chubut, Rep. Argentina. Rev. Asoc. Argent. de Mineral. Petrol. y Sedimentol., 3, 1-2: 91-97.
- ANDREIS, R., M. MAZZONI y L. SPALLETTI. 1975. Estudio estratigráfico y paleoambiental de las formaciones terciarias entre el Pico Salamanca y Bahía Bustamante, provincia de Chubut, República Argentina. Rev. Asoc. Geol. Argent. 30, 1: 85-103.
- ANTUNES, A. T. 1975. *Iberosuchus*, crocodile sebecosuchien nouveau, l'Eocène ibérique au Nord de la Chaîne Centrale, et l'origine du canyon de Nazaré. Comunic. Serv. Geol. Port., 59: 285-330.
- ARCHANGELSKY, S. 1974. Sobre la edad de la taoflora de la laguna del Hunco, Prov. de Chubut. Ameghiniana, 11, 4: 413-417.
- AUFFENBERG, W. 1971. A new fossil tortoise, with remarks on the origin of South American Testudines. Copeia, 1971: 106-117.
- AUFFENBERG, W. 1974. Check list of fossil land tortoises (Testudinidae). Bull. Florida State Mus.; Biol. Sci., 18, 3: 121-251.
- AXELROD, D. y H. BAILEY. 1968. Cretaceous dinosaurs extinction. Evolution, 22: 595-611.
- BÁEZ, A. M. 1975. Los anuros de la Formación Las Curtiembres (Cretácico superior), provincia de Salta, República Argentina. Evolución de la familia Pipidae (*Amphibia*, *Anura*) en relación a la historia paleogeográfica. Tesis Doctoral. Univ. de Buenos Aires. Inédita.
- BÁEZ, A. M. 1976. El significado paleogeográfico y paleoecológico de los pípidos (*Amphibia*, *Anura*) fósiles de América del Sur. VI Congreso Argentino de Geología. Bahía Blanca, 1975. I: 333-340.
- BÁEZ, A. M. Sobre *Teracophrys* Ameghino, *nomen nudum*. (*Anura*, *Leptodactylidae*) de la Formación Colhué Huapi (Oligoceno superior), provincia del Chubut, República Argentina. Rev. Asoc. Geol. Argent. (En prensa).
- BARRIO, A. 1963. Consideraciones sobre comportamiento y "grito agresivo" propio de algunas especies de Ceratophryidae (*Anura*). Physis, 24, 67: 143-148.

- BARRIO, A. y P. RINALDI DE CHERI. 1970. Relaciones cariosistemáticas de los Ceratophryidae de la Argentina. *Physis*, 30, 80: 321-329.
- BARRIO, A. y P. RINALDI DE CHERI. 1971. Contribución al esclarecimiento de la posición de algunos batracios patagónicos de la familia Leptodactylidae mediante el análisis cariotípico. *Physis*, 30: 673-685.
- BAUR, G. 1889. The systematic position of *Meiolania* Owen. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 6, 3: 54-62.
- BERG, D. 1966. Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus?*, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt Hessen. *Abh. hess. L. Amt. Bodenforsch.*, 52: 1-105.
- BERRO, A. 1927. Contribución al conocimiento de los fósiles de la República Oriental del Uruguay. *Rev. Soc. Amigos de la Arqueología*, Montevideo, 1: 71-126.
- BERTELS, A. 1973. Bioestratigrafía del Cerro Bororó, Provincia de Chubut, República Argentina. *Actas V Congreso Geológico Argentino*, Carlos Paz, 1972, 3: 71-91.
- BLAIR, W. 1972. Evolution in the genus *Bufo*. Ed. W. F. Blair; Univ. Texas Press, Austin.
- BLAIR, W. 1972 a. Summary. En *Evolution in the genus Bufo*: Ibidem: 329-343.
- BLAIR, W. 1972 b. Evidence from hybridiation. En *Evolution in the genus Bufo*; Ibidem: 198-232.
- BOGART, J. 1972. Karyotypes. En *Evolution in the genus Bufo*; Ibidem: 171-195.
- BRAVARD, A. 1858 Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná. *Diario Oficial "El Nacional Argentino"* (no consultado).
- BROIN, F. DE; C. GRENOT y R. VERNER. 1971. Sur la découverte d'un nouveau gisement de vertébrés dans le Continental Intercalaire sharien: la Gara Samani (Algérie). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 272, Ser. D: 1219-1221.
- BROIN, F. DE et al. 1974. La faune de vertébrés continentaux du gisement d'In-Beceten (Senonien du Niger). *Ibidem*, 279, 6: 469-472.
- BÜRLG, H. 1961. Historia geológica de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cien. Exact. Fisic. y Nat.*, 11, 43: 137-191.
- BURMEISTER, H. 1883. Monografía de los terrenos terciarios de Paraná. *An. Mus. Publ. Buenos Aires*, 3: 45-94.
- BURMEISTER, H. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por don Augusto Bravard. *Ibidem*, 95-174.
- CAMARGO MENDES, J. y S. PETRI. 1971. Geología do Brasil. *Enciclopedia Brasileira. Univ. Geociên. Geología 9. Inst. Nac. do Livro, Minist. Educ. e Cult.*, 4. 1 (9.0), 13: 1-207.
- CARBAL, E., ET AL. Un nuevo mamífero de la Formación Lumbreira (Grupo Salta) de la comarca de Carahuasi (Salta, Argentina). *Edad y correlaciones.* (En prensa).
- CARVALHO A. DE. 1946. Um novo género de Ceratofrídideo do Sudeste Baiano. *Bol. Mus. Nac., Rio de Janeiro, Zool.*, 73: 1-5.
- CASAMIQUELA, R. 1958. Un anuro gigante del Mioceno de Patagonia. *Rev. Asoc. Geol. Argent.*, 13 3,4: 171-183.
- CASAMIQUELA, R. 1960. Datos preliminares sobre un pipoideo fósil de la Patagonia. *Actas y Trabajos I Congreso Sudamericano de Zoología*, La Plata, 1959, 4: 17-21.
- CASAMIQUELA, R. 1963. Sobre un par de anuros del Mioceno de Río Negro (Patagonia). *Wawelia gerholdi* n. gen. et sp. (Ceratophryidae) y *Gigantobatrachus parodii* (Leptodactylidae). *Ameghiniana*, 3, 5: 141-160.
- CASAMIQUELA, R. 1965. Nuevos ejemplares de *Shelania pascuali* (Anura, Pipoidea) del Eoterciario de la Patagonia. *Ameghiniana*, 4, 2: 41-51.
- CASAMIQUELA, R. 1967. Sobre un nuevo *Bufo* fósil de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana*, 5, 5: 161-163.
- CATTOI, N. y M. FREIBERG. 1958. Una nueva especie de "*Podocnemis*" del Cretáceo argentino. *Physis*, 21, 60: 58-66.

- CAZAU, L. y M. ULIANA. 1973. El Cretácico superior continental de la Cuenca Neuquina. Actas V Congreso Geológico Argentino, Carlos Paz, 1972; 3: 131-164.
- CECCIONI, G. y R. CHARRIER. 1974. Relaciones entre la cuenca patagónica, la cuenca andina y el canal de Mozambique. *Ameghiniana*, 11, 1: 1-38.
- CEI, J. 1962. El género *Eusophus* en Chile. *Inv. Zool. Chilenas*, 8: 7-42.
- CEI, J. 1968. Distribution et spécialisation des batraciens sudaméricains. En *Biologie de l'Amérique Australe*, Ed. Delamare Deboutteville y E. Rapoport, 4: 199-214.
- CEI, J. 1970. La posición filética de Telmatobinae, su discusión reciente y significado crítico de algunos immuno-tests. *Acta Zool. Lilloana*, 27, 1: 180-192.
- CEI, J. 1972. *Bufo* of South America. En *Evolution in the genus Bufo*. Ed. W. Blair, Univ. Texas Press, Austin: 82-92.
- COLBERT, E. 1946. *Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil Crocodylia from Patagonia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 87: 217-270.
- CRACRAFT, J. 1975. Mesozoic dispersal of terrestrial faunas around the Southern and of the world. 17 Congrès International de Zoologie, Montecarlo, 1972; *Mém. Mus. at. D'Hist. Nat. (N.S.) Ser. A, Zoologie*, 88: 29-54.
- CHANI, J. M. 1976. Relaciones de un nuevo Teiidae (Lacertilia) fósil del Plioceno superior, *Callopietes bicuspidatus* n. sp. Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán. Publicación especial. Pg. 133-153.
- DARLINGTON, F. 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. John Wiley and Sons, N. Y., 675 pp.
- CORRO, G. DEL. 1971. Nueva contribución al conocimiento de la biota Gondwánica fósil. *Com. Mus. Argent. Cien. Nat. "Bernardino Rivadavia"*, Paleontología, 1, 4: 27-35.
- D'ERASMO, G. 1934. Sopra alcuni avanzi di vertebrati fossili della Patagonia raccolti dal Dott. E. Feruglio. *Atti Real Accad. Scien. Fis. Mat. di Napoli. Mem* 8, 20, 2da Ser.: 1-23.
- DIETZ, R. y J. HOLDEN. 1970. Reconstruction of Pangea: breakup and dispersion of continents, Permian to present. *Jour. Geophys. Res.*, 75: 4939--4956.
- DONOSO BARROS, R. 1965. Distribución de las tortugas en Sudamérica. *Mus. Nac. Hist. Nat., Chile. Notas Mens.*, 9, 107.
- DONOSO BARROS, R. 1965-66. Contribución al conocimiento de los cocodrilos de Venezuela. *Physis* 70, 71, 72.
- DORF, E. 1970. Paleobotanical evidence of Mesozoic and Cenozoic climatic changes. *Proc. North American Paleont. Conv., Chicago 1969, Part D*: 323-346.
- ESTES, R. 1961. Miocene lizards from Colombia, South America. *Breviora*, 143: 1-11.
- ESTES, R. 1963. Early Miocene salamanders and lizards from Florida. *Quart. Jour. Florida Acad. Sci.*, 26: 234-256.
- ESTES, R. 1964. Fossil vertebrates from the late Cretaceous Lance Formation, eastern Wyoming. *Univ. California Publ. Geol. Sci.*, 49: 1-180.
- ESTES, R. 1969. Relationships of two cretaceous lizards (Sauria, Teiidae). *Breviora*, 317: 1-8.
- ESTES, R. 1970. Origin of the Recent North American lower vertebrate fauna: an inquiry into the fossil record. *Forma et Functio*, 3: 139-163.
- ESTES, R. 1975 a. African frog *Xenopus* from the Palaeocene of Brazil and its zoogeographic importance. *Nature*, 254: 48-50.
- ESTES, R. 1975 b. Fossil *Xenopus* from the Paleocene of South America and the zoogeography of pipid frogs. *Herpetologica*, 31: 263-278.
- ESTES, R.; T. FRASSETTA y E. WILLIAMS. 1970. Studies on the fossil snake *Dimylisia patagonica* Woodward. Part I. Cranial morphology. *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ.*, 140, 2: 25-74.
- ESTES, R. y LL. PRICE. 1973. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. *Science*, 180: 748-751.
- ESTES, R. y O. REIG. 1973. The early fossil record of frogs: a review of the evidence. En *Evolutionary Biology of the Anurans Contemporary Research on Major Problems*. Ed. James Vial. Univ. Missouri Press, Columbia: 11-63.

- ESTES, R. y W. SILL. 1966. Review of Langston (1965): Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *Quart. Rev. Biol.*, 41 3: 311-312.
- ESTES, R. y J. TIHEN. 1964. Lower vertebrates from the Valentine Formation of Nebraska. *Amer. Midland Natur.*, 72 2: 453-472.
- ESTES, R. y M. WAKE. 1972. The first fossil record of caecilian amphibians. *Nature*; 239: 228-231.
- ESTES, R. y R. WASSERSUG. 1963. A miocene toad from Colombia, South America. *Breviora*, 193: 1-13.
- FERNÁNDEZ, J.; P. BONDESIO y R. PASCUAL. 1973. Restos de *Lepidosiren paradoxa* Osteichthyes, Dipnoi) de la Formación Lumbraera. (Eógeno, Eoceno?) de Jujuy. Consideraciones estratigráficas, paleoecológicas y paleozoogeográficas. *Ameghiniana*, 10, 2: 152-172.
- FERUGLIO, E. 1949. Descripción geológica de la Patagonia. II. Minist. Indust. y Comer. de la Nación. Direc. Gral. Yacim. Petrol. Fisc. Buenos Aires.
- FIELDS, R. 1959. Geology of the La Venta badlands, Colombia, South America. *Univ. California Publ. Geol. Sci.*, 23, 6: 403-444.
- FISHER, R.; J. SCLATER y D. MCKENZIE. 1971. Evolution of the Central Indian Ridge, Western Indian Ocean. *Bull. Geol. Soc. Am.*, 82: 553-562.
- FÖRSTER, R. 1975. The geological history of the sedimentary basin of Southern Mozambique and some aspects of the origin of the Mozambique channel. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 17: 267-287.
- FREIBERG, M. 1967. Tortugas de Argentina. *Ciencia e Investigación*, Buenos Aires, 23: 8: 351-363.
- FRENGUELLI, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Bol. Acad. Nac. Cien. Córdoba*, 24 1,2: 55-56.
- FRENGUELLI, J. 1922. Algunos datos sobre la falla del río Paraná y la estructura de sus labios. *Rev. Univ. Buenos Aires*, 49: 189-278.
- FRENGUELLI, J. 1937. Estratigrafía y tectónica de la región del "Litoral". *Publ. Univ. Nac. La Plata, Intercambio Univers.*, 20, 7: 1-24.
- FRENGUELLI, J. 1950. Rasgos generales de la morfología y la geología de la provincia de Buenos Aires. *Publ. Lab. Ens. Mat. Invest. Tecn. La Plata*, 2, 33: 1-72.
- GAFFNEY, E. 1975. A revision of the Side - Necked turtle *Taphrophis sulcatus* (Leidy) from the Cretaceous of New Jersey. *Amer. Mus. Novitates*, 2571: 1-24.
- GALLARDO, J. 1972. Origen de las faunas sudamericanas de anfibios. *Com. Mus. Argent. Cien. Nat. "Bernardino Rivadavia"*. *Zoología*, 4, 4: 17-32.
- GANS, C. 1971. Studies on amphisbaenians (Amphisbaenia, Reptilia). A review of the amphisbaenid genus *Leposternon*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 144: 374-464.
- GASPARINI, Z. B. DE. 1968. Nuevos restos de *Rhamphostomopsis neogaeus* (Burm.) Rusconi, 1933 (Reptilia, Crocodylia) del "Mesopotamiense" (Plioceno medio-superior) de Argentina. *Ameghiniana*, 5, 8: 299-311.
- GASPARINI, Z. B. DE. 1968. Los Sebecosuchia (Crocodylia) del territorio argentino Consideraciones sobre su "status" taxonómico. *Ameghiniana*, 9, 1: 23-34.
- GASPARINI, Z. B. DE. 1973. Revisión de los Crocodylia (Reptilia) fósiles del territorio argentino. Su evolución, sus relaciones filogenéticas, su clasificación y sus implicancias estratigráficas. Tesis Doctoral. *Univ. Nac. La Plata*. *Inédita*.
- GASPARINI, Z. B. DE y A. M. BÁEZ. 1976. Aportes al conocimiento de la herpetofauna terciaria de la Argentina. *Actas I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. Tucumán, 1974, II: 377-415.
- GERVAIS, P. 1876. Crocodile gigantesque fossile du Brésil. *Jour. Zool.* 5: 232-236.
- GERVAIS, P. 1877. Tortue gigantesque fossile au Brésil. *Jour. Zool.*, 6: 283-285.
- GONZÁLEZ DE JUAN ET AL. 1970. Léxico estratigráfico de Venezuela [Segunda edición]. *Minist. Min. Hidroc., Direc. Geol. Rep. Venezuela, Bol. Geol., Publ. Especial n° 4*: 1-757.
- GRIFFITHS, I. 1963. The phylogeny of the Salientia. *Biol. Rev.*, 38: 241-292.

- GUNTHER, A. 1859. Sexual differences found in bones of some recent and fossil species of frogs and fishes. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 3 3: 377-386.
- HARRINGTON, H. 1962. Paleogeographic development of South America. *Bull. Am. Assoc. Petr. Geol.*, 46, 10: 1773-1814.
- HAUGHTON, S. 1931. On a collection of fossil frogs from the Clays at Banke. *Trans. Roy. Soc. South Africa*, 19: 233-249.
- HECH, T. M. 1959. Reptiles and Amphibians. En *The geology and paleontology of the Elk Mountain and Tabernacle Butle area, Wyoming*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 119: 121-176.
- HECH, T. M. 1960. A new frog from an Eocene oil-well core in Nevada. *Am. Mus. Novit.*, 2006: 1-14.
- HECH, T. M. 1963. A reevaluation of the early history of the frogs. II System. *Zool.*, 12 1: 20-35.
- HECH, T. M. y B. MALONE. 1972. On the early history of the gavialid crocodilians. *Herpetologica*, 28: 281-284.
- HÖYER, W. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contrib. Zoology*, 199: 1-55.
- HOFFSTETTER, R. 1946. Sur les Gekkonides fossiles. *Bull. Mus. Nat. d'Hist.*, París, ser. 2, 18 (2): 195-213.
- HOFFSTETTER, R. 1948. Notas sobre el Cuaternario de la península de Santa Elena, Ecuador. *Bol. Inf. Cient. Nac.*, 11, 11-12: 19-44.
- HOFFSTETTER, R. 1955. Squamates de type moderne. En *Traité de Paléontologie*. Ed. J. Piveteau. Masson et cie. París. 5: 606-662.
- HOFFSTETTER, R. 1958. Un serpent marin du genre *Pterospheenus* (*P. sheppardi* nov. sp.) dans l'Éocène supérieur de l'Equateur (Amérique du Sud). *Bull. Soc. Géol. France*, 6, 8 (7): 45-50.
- HOFFSTETTER, R. 1959. Un dentaire de *Madtsoia* (Serpent géant du Paléocène de Patagonie). *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat. París*, ser 2, 31, 4: 379-386.
- HOFFSTETTER, R. 1961 a. Le gisement de vertébrés Miocènes de Beni Mellal (Maroc). *Squamates. Notes Mem. Serv. Mines Carte Géol. Maroc*, 155: 95-101.
- HOFFSTETTER, R. 1961 b. Nouveaux restes d'un serpent Boidé (*Madtsoia madagascariensis* nov. sp.) dans le Crétacé supérieur de Madagascar. *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat. París*, ser. 2, 33, 2: 152-160.
- HOFFSTETTER, R. 1962. Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. En *Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés)*: 243-279. *Coll. Inter. Centre Nat. Rech. Scient.*, 104. París.
- HOFFSTETTER, R. 1963. La faune pléistocène de Tarija (Bolivie). Note préliminaire. *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat. París*, ser. 2, 35 2: 195-203.
- HOFFSTETTER, R. 1967 a. Remarques sur les dates d'implantation des différents groupes de serpents terrestres en Amérique du Sud. *C. R. Somm. Séanc. Soc. Géol. France*, 1967 93-94.
- HOFFSTETTER, R. 1967 b. Observations additionnelles sur les serpents du Miocène de Colombie et rectification concernant la date d'arrivée des colubridés en Amérique du Sud. *C. R. Somm. Séanc. Soc. Géol. France*, 1967: 209-210.
- HOFFSTETTER, R. 1968 a. Nuapua, un gisement de vertébrés pléistocènes dans le Chaco Bolivien. *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat. París*, ser. 2, 40 4: 823-836.
- HOFFSTETTER, R. 1968 b. Présence de Varanidae (Reptilia, Sauria) dans le Miocène da Catalogne. Considérations sur l'histoire de la famille. *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat.*, París, ser. 2, 40, 5: 1051-1964.
- HOFFSTETTER, R. 1970 a. Vertebrados cenozoicos de Colombia. *Actas IV Congreso Latinoamericano de Zoología*. Caracas, 1968, 2: 931-954.
- HOFFSTETTER, R. 1970 b. Vertebrados cenozoicos de Ecuador. *Actas IV Congreso Latinoamericano de Zoología*. Caracas, 1968, II: 955-970.
- HOFFSTETTER, R. 1970 c. Vertebrados cenozoicos y mamíferos cretácicos del Perú. *Actas IV Congreso Latinoamericano de Zoología*. Caracas, 1968, II: 971-984.
- HOLMAN, J. 1964. Fossil snakes from the Valentine Formation of Nebraska. *Copeia*. 1964: 631-637.

- HOLMAN, J. 1968. Lower Oligocene amphibians from Saskatchewan. *Quart. Jour. Florida Acad. Sci.*, 31: 273-289.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. 1971. Los reptiles fósiles del Valle del Duero: *Podocnemis carbajosai*, nov. sp. del Eoceno de Salamanca. *Est. Geol.*, 27: 85-93.
- KÄLIN, J. 1955. Crocodilia. En *Traité de Paléontologie*. Ed. J. Piveteau. Masson et cie., París, V: 695-784.
- KLUGE, A. 1967. Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 135 1: 1-59.
- KLUGE, A. y J. FARRIS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.*, 18: 1-32.
- KRAGLJEVICH, J. 1947. Presencia de lagartos del género *Tupinambis* en la fauna pliocena chapadmalense. *An. Soc. Argentina*, 143: 253-257.
- KUHN, O. 1933. Über reste procoeler crocodilier aus der obersten Kreide von Patagonien. *Pal. Zeit.*, 15: 81-93.
- KUHN, C. 1968. Die Vorzeitlichen Krokodile. Verlagoeben, Munich.
- KUMMEL, B. 1948. Geological reconnaissance of the Contamana region, Perú. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 59: 1217-1266.
- LANGSTON, W. 1956. The Sebecosuchia: cosmopolitan crocodilians? *Amer. Jour. Sci.*, 254: 605-614.
- LANGSTON, W. 1965. Fossil crocodilians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodilia in South America. *Univ. California Publ. Geol. Sci.*, 52: 1-157.
- LANGSTON, W. 1966. *Mourasuchus* Price, *Nettosuchus* Langston, and the family Nettosuchidae (Rept. Crocodilia). *Copeia*, 1966: 882-885.
- LAURENT, R. 1942. Note sur les procoellens firmisternes (Batrachia, Anura). *Bull. Mus. R. d'Hist. Nat. Belgique*, 18 43: 1-20.
- LAURENT, R. 1975. La distribution des amphibiens et les translations continentales. *Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat.*, París, n.s., A, 88: 176-191.
- LEMON, R. y C. CHURCHER. 1961. Pleistocene geology and paleontology of the Talara region, Northwest Perú. *Amer. Jour. Sci.*, 259: 410-429.
- LE PICHON, X. y D. HAYES. 1971. Marginal offsets, fracture zones and the early opening of the South Atlantic. *Jour. Geophys. Res.*, 76: 6283-6293.
- LOVERIDGE, A. y E. WILLIAMS. 1957. Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ.*, 115: 163-557.
- LOW, B. 1972. Evidence from parotid-gland secretions. En *Evolution in the genus Bufo*. Ed. W. Blair, University of Texas Press, Austin: 244-264.
- LYNCH, J. 1971. Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Misc. Publ.*, 53: 1-238.
- LYNCH, J. 1973. The transition from archaic to advanced frogs. En *Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research on Major Problems*. Ed J. Vial. Univ. Missouri Press, Columbia. 133-182.
- MACLEAN, W. 1974. Feeding and locomotor mechanism of teiid lizards: functional morphology and evolution. *Pap. Avul. Zool.*, 27, 15: 179-213.
- MALUMIAN, N. y V. MASIUK. 1973. Asociaciones foraminíferológicas fósiles de la República Argentina. *Actas V Congreso Geológico Argentino*, Carlos Paz, 1972. III: 433-453.
- MAURY, C. 1924. Fossiles terciarios do Brasil com descrição de novas formas cretáceas. *Serv. Geol. Miner. Brasil, Monogr.* 4: 1-711.
- MC ELHINNY, I. 1970. Formation of the Indian Ocean. *Nature*, 228,: 977-979.
- MC KENZIE, D. y J. SCLATER. 1973. The evolution of the Indian Ocean. *Sci. Amer.*, 228, 5: 63-72.
- MEDEM, F. 1966. Contribución al conocimiento sobre la ecología y distribución geográfica de *Phrynosoma (Batrachemys) dahli* (Testudinata, Pleurodira, Chelidae). *Caldasia*, 9, 45: 467-489.
- MEDEM, F. 1968. Desarrollo de la herpetología en Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cien. Exact. Fis y Nat.*, 13, 50: 149-200.
- MEDINA, C. J. 1976. Crocodilians from the late tertiary of Northwestern Venezuela: *Melanosuchus fisheri* sp. nov. *Breviora*, 438: 1-14.

- MÉNDEZ, I. 1966. Foraminíferos, edad y correlación estratigráfica del Salamanquense de Punta Peligro (45° 30' S; 67° 11' W), provincia del Chubut. *Rev. Asoc. Geol. Argent.*, 21, 2: 127-157.
- MENÉNDEZ, C. 1971. Floras terciarias de la Argentina. *Ameghiniana*, 8, 3-4: 357-371.
- METCALF, M. 1923. The origin and distribution of the Anura. *Amer. Natur.*, 58: 385-411.
- MOLNAR, R. 1969. Jaw musculature and jaw mechanics of the Eocene Crocodylian *Sebecus icacerhinus*. M. A. Tesis. The University of Texas at Austin. Inédita.
- MONES, A. 1972. Lista de los vertebrados fósiles del Uruguay. I Chondrichthyes, Osteichthyes, Reptilia, Aves. *Com. Pal. Mus. Hist. Nat.*, Montevideo, 1 3: 23-36.
- MOOK, C. 1921. *Brachygnatosuchus braziliensis* a new fossil crocodylian from Brazil. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 44: 43-49.
- MOOK, C. 1941. A new fossil crocodylian from Colombia. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, Washington, 91, 3122: 55-58.
- MORENO, F. 1899. Note on the discovery of *Miolania* and of *Glossotherium* (*Neomyiodon*) in Patagonia. *Geol. Mag.*, n. s., 6: 385-388.
- MORSESCALCHI, A. 1973. II Amphibia. En *Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution*. Ed. A. Chiarelli y E. Capanna. Academic Press, New York: 233-346.
- MYERS, G. 1962. The American leptodactylid frog general *Eleutherodactylus*, *Hylodes* (= *Elosia*) and *Caudiverbera* (= *Calyptocephalus*). *Copeia*, 1962: 195-202.
- NEILL, W. 1971. The last of the ruling reptiles. Alligators, Crocodiles and their kin. Columbia. Univ. Press. N. York.-London. 486 pp.
- NEVO, E. 1968. Pipid Frogs from the early Cretaceous of Israel and pipid evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, Harvard Univ. 136, 8: 255-318.
- NOBLE, G. 1922. The phylogeny of the Salientia. I. The osteology and the thigh musculature, their bearing on classification and phylogeny. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 46: 1-87.
- NOBLE, G. 1930. The fossil frogs of the Intertrappean beds of Bombay, India. *Am. Mus. Novit.*, 401: 1-13.
- NOBLE, G. 1931. The biology of the amphibia. Mc Graw -Hill Book Co., New York. 577 pp.
- OLSSON, A. 1956. Colombia. Handbook of South American Geology, en *Explanation of the Geological Map of South America*. Ed. W. Jenks et al., *Mem. Geol. Soc. Am.*, 65: 1-378.
- ORTEGA, H. E. 1970. Evolución de comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados del Cenozoico de Bolivia. *Actas IV Congreso Latinoamericano Zoología*, Caracas, 1968, II: 985-990.
- ORTON, G. 1957. The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. *System. Zool.* 6, 2: 79-86.
- OWEN, R. 1889. On parts of the skeleton of *Meiolania platyceps* (Owen). *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B, 179: 181-191.
- PACHECO, J. 1913. Notas sobre a geologia do valle do Rio Grande, a partir da fôz do Rio Pardo até a sua confluencia com o Rio Paranyba. En *Exploração do Rio Grande e de seus afluentes*. Ed. J. dos Dourados. *Com. Geograph. e Geol. Estado Sao Paulo* 33-38.
- PARODI-BUSTOS, R. ET AL. 1960. Noticia preliminar acerca del yacimiento de anuros extinguidos de Puente Morales (Dpto. de Guachipas, Prov. de Salta). *Rev. Fac. Cs. Nat. Salta*, 1, 1: 1-20.
- PASCUAL, R. 1970. Evolución de comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados cenozoicos de Argentina. *Actas IV Congreso Latinoamericano Zoología*. Caracas, 1968. II: 991-1089.
- PASCUAL, R. y P. BONDESIO, 1961. Un nuevo *Cardiatherinae* (Rodentia, Hydrochoeridae) de la Formación Monte Hermoso. *Ameghiniana*, 2, 6: 93108.
- PASCUAL, R., M. G. VUCETICH y J. FERNÁNDEZ. Los primeros mamíferos (Notoungulata, Henricosborniidae) de la Formación Mealla (Grupo Salta, Subgrupo Santa Bárbara). Sus implicancias filogenéticas taxonómicas y cronológicas. (En prensa).

- PASCUAL, R. ET. AL. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. Anal. Com. Invest. Cient. Prov. Buenos Aires, 6: 165-193.
- PASCUAL, R. y M. D. DE GAMERO. 1969. Sobre la presencia del género *Eumegamys* (Rodentia, Caviomorpha) en la formación Urumaco del Estado de Falcón (Venezuela). Su significación cronológica. Bol. Inform. Asoc. Venezol. Geol. Min. Petrol. 12, 10: 369-387.
- PASCUAL, R. y O. ODREMAN RIVAS. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. Ameghiniana, N. E., 8, 3,4: 372-412.
- PASCUAL, R. y O. ODREMAN RIVAS. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. Actas V Congr. Geológico Argentino. Carlos Paz, 1972, III: 295-338.
- PATTERSON, B. 1936. *Caiman latirostris* from the Pleistocene of Argentina, and a summary of South American Cenozoic Crocodylia. Herpetologica, 1: 43-54.
- PATERSON, B. y R. PASCUAL. 1972. The fossil Mammal Fauna of South America. En Evolution, Mammals and Southern Continents. Ed. A. Keast, F. Erk y B. Glass. State Univ. of New York Press, Albany. VI: 247-309.
- PAULA COUTO, C. 1948. 1948. Sobre os vertebrados fósseis da coleção Sellow do Uruguai. Bol. Sec. Geol. Min. Brasil, 125: 1-14.
- PAULA COUTO, C. 1949. Novas observações sobre a paleontologia e geologia do depósito calcáreo de São José de Itaboraí. Minist. Agric. Divis. Geol. Min., Notas Prelim. Estudos, Rio de Janeiro, 49: 1-13.
- PAULA COUTO, C. 1958. Idade geológica das bacias cenozóicas do vale de Paraíba e de Itaboraí. Bol. Mus. Nac. Rio de Janeiro, N. S. Geol., 25: 1-18.
- PAULA COUTO, C. 1952. Didelfídeos fósiles del Paleoceno de Brasil. Rev. Mus. Argent. Cien. Nat. "Bernardino Rivadavia". Cien. Zool. 8, 12: 135-166.
- PAULA COUTO, C. 1970. Evolução de comunidades, modificações faunísticas e integrações biocenóticas dos vertebrados cenozoicos do Brasil. Actas IV Congreso Latinoamericano Zoología, Caracas, 1968, II: 907-930.
- PAULA COUTO, C. y S. MEZZALIRA. 1971. Nova conceituação geocronologica de Tremembé, Estado de São Paulo, Brasil. An. Acad. Brasil. Cien., 43, Suplemento: 473-488.
- PETERS, J. y R. DONOSO BARROS. 1970. Catalogue of Neotropical Squamata. Part II. Lizards and Amphisbaenians. Smithsonian Mus. Bull. 297: 1-293.
- PETRIELLA, B. 1969. *Menucoa cazauí* nov. gen. et sp., tronco petrificado de Cycadales. Prov. de Río Negro, Argentina. Ameghiniana, 6 4: 291-313.
- PETRIELLA, B. y S. ARCHANGELSKY. 1975. Vegetación y ambiente en el Paleoceno de Chubut. Actas I Congreso Argentino. Paleontología y Bioestratigrafía. Tucumán, 1974; II: 257-269.
- PORTA, J. DE 1961. Algunos problemas estratigráfico-faunísticos de los vertebrados en Colombia (con bibliografía comentada). Bol. Geol., Bucaramanga, 7: 83-104.
- PRICE, LL. 1953. Os quelonios de la formação Baurú, Cretáceo terrestre do Brasil meridional. Dept. Nac. Prod. Min., Div. Geol. Min., Rio de Janeiro, Bol. 147: 1-34.
- PRICE, LL. 1954. Um queionio Pleuródido no Calcário da Série Apodi, Cretáceo do Estado do Rio Grande do Norte. Dept. Nac. Prod. Min., Div. Geol. Min., Notas Prelim. e Estudos, Rio de Janeiro, 85: 1-12.
- PRICE, LL. 1956. Expedição geologico-zoologica ao alto rio Juruá, Território de Acre. 1956. En Relatório anual do Diretor, D.N.P.M. Div. Geol. Miner., Rio de Janeiro, 1956: 127-130.
- PRICE, LL. 1964. Sobre o cranio de um grande crocodilídeo extinto do Alto rio Juruá, Estado de Acre. An. Acad. Brasil. Cien., 36, 1: 59-66.
- PRICE, LL. 1967. Sobre a mandíbula de um gigantesco crocodilídeo extinto do alto rio Juruá, Estado de Acre. Acta Simposio Biota Amazonica, I Geociencias: 359-371.

- PRICE, LL. y C. DE PAULA COUTO. 1946. Vertebrados fósseis do Eoceno inferior de Itaboraí. Dep. Nac. Prod. Min., Div. Geol. Min., Notas Prelim. e Estudos, Rio de Janeiro, 31: 1-3.
- PRITCHARD, P. C. 1967. Living turtles of the world. T.F.H. Publ., Inc. Jersey City, 288 pp.
- RAVEN, P. y D. AXELROD. 1972. Plate tectonics and Australian Paleobiogeography. *Science*, 176, 4042: 1379-1386.
- REGAN, C. 1914. "Fishes". British Antarctic ("Terra Nova") Exped. 1910, Nat. Hist. Repts., Zool. I. Vertebrata: 1-54.
- REIG, O. 1957. Sobre la posición sistemática de *Zigolestes paranensis* y de *Z. entretreianus* Ameghino, con una consideración de la edad y correlación del Mesopotamiense. *Holmbergia*, 5, 12-13: 209-226.
- REIG, O. 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. *Acta Geol. Lilloana*, 2: 255-283.
- REIG, O. 1959. Primeros datos descriptivos sobre los anuros del eocretácico de la provincia de Salta, Rep. Argentina. *Ameghiniana*, 1, 4: 1-8.
- REIG, O. 1960 a. Lineamientos generales de la historia biogeográfica de los anuros. Actas y Trabajos I Congreso Sudamericano de Zoología. La Plata, 1959. I: 271-278.
- REIG, O. 1960 b. Las relaciones genéricas del anuro chileno *Calyptocephalella gayi* (Dum. & Bibr.). Actas y Trabajos I Congreso Sudamericano de Zoología. La Plata, 1959. IV: 113-131.
- REIG, O. 1962. Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados de América del Sur. *Ameghiniana*, 2, 8: 131-140.
- REIG, O. 1968. Peuplement en vertébrés tétrapodes de l'Amérique du Sud. En *Biologie de L'Amérique Australe*. Ed. Delamare Deboutteville y E. Rapoport, Cent. Nat. Rech. Sci. París, 4: 215-260.
- REIG, O. 1972. *Macrogenioglottus* and the South American Bufonid Toads. En *Evolution in the genus Bufo*. Ed. W. Blair, Univ. Texas Press, Austin: 14-36.
- REIG, O. y G. SIMPSON. 1972. *Sparassocynus* (Marsupialia, Didelphidae), a peculiar mammal from the late Cenozoic of Argentina. *Jour. Zool., London*, 167: 511-539.
- REYMENT, R. y E. TAIT. 1972. Biostratigraphical dating of the early history of the South Atlantic ocean. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B.* 261, 858: 55-95.
- RIGGI, J. C. 1969. Rasgos sedimentológicos, paleogeográficos y paleoclimáticos de la sección inferior de la Cuenca Austral en la zona comprendida entre los pozos SC1-SC.E.M.1-SC.CB.1 (Santa Cruz). Cuartas Jornadas Geológicas Argentinas, 1: 509-517.
- RINGUELET, R. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis*, 22, 63: 151-170.
- RODRIGUES, J. 1892. Les reptiles fossiles de la vallée de l'Amazone. *Vellozia, Contrib. Mus. Bot. Amazonas, II Archeo., Paleon., 1885-1888 (Segunda Ed.):* 41-56.
- ROMER, A. 1956. *Osteology of the Reptiles*. The University of Chicago Press-Chicago, Illinois, 772 pp.
- ROMER, A. 1966. *Vertebrate Paleontology*. 3rd. Ed. University of Chicago Press. Chicago - London, 468 pp.
- ROMERO, E. 1968. *Palmoxylon patagonicum* n. sp. del Terciario inferior de la provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 5, 10: 417-432.
- ROVERETO, C. 1912. Los cocodrilos fósiles de las capas del Paraná. *An. Mus. Nac. Buenos Aires*, 22 (ser. 3) 15: 339-368.
- ROVERETO, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *An. Mus. Nac. Hist. Nat., Buenos Aires*, 25: 1-247.
- ROYO y GÓMEZ, J. 1945-46. Los vertebrados del Terciario continental colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Exact. Fisic. Nat.*, 6, 24: 496-512.
- ROYO y GÓMEZ, J. 1960. Los vertebrados de la formación Urumaco, Estado Falcón. *Mem. III Congreso Geol. Venezol.*, 2: 506-510.

- RUSCONI, C. 1931. Sobre un diente de un gigantesco cocodriliano extinguido procedente del territorio boliviano. *La semana médica*, Buenos Aires, 8: 1-3.
- RUSCONI, C. 1932. La presencia de anfibios ("Ecaudata") y de aves fósiles en el piso ensenadense de Buenos Aires. *An. Soc. Cient. Argent.*, 113: 145-149.
- RUSCONI, C. 1933. Observaciones críticas sobre reptiles terciarios de Paraná (Fam. Alligatoridae). *Rev. Univer. Nac. Córdoba*, 20, 7-8: 57-106.
- RUSCONI, C. 1934. Tercera noticia sobre vertebrados fósiles de las arenas de Villa Ballester. *Anal. Soc. Cient. Argent.*, 117: 19-37.
- RUSCONI, C. 1935. Observaciones sobre los gaviales fósiles argentinos. *Anal. Soc. Cient. Argent.*, 119: 203-214.
- RUSCONI, C. 1937. Nuevo aligatorio del Paleoceno argentino. *Bol. Pal.*, Buenos Aires, 8: 1-5.
- RUSCONI, C. 1946. Ave y reptil oligocenos de Mendoza. *Bol. Pal.*, Buenos Aires, 21: 1-3.
- SAEZ, M. D. de 1928. Sobre un jacaré de la Formación Paranense. *Anal. Soc. Cient. Argent.*, 106: 67-72.
- SAHNI, A. 1972. The vertebrate fauna of the Judith River Formation, Montana. *Bull. Mus. Nat. Hist.*, 147: 6: 323-412.
- SAVAGE, D. 1951. Report on fossil vertebrates from Upper Magdalena Valley, Colombia. *Science*, 114, 2955: 186-187.
- SAVAGE, J. 1966. The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia*, 1966: 719-766.
- SAVAGE, J. 1973. The geographic distribution of frogs: patterns and predictions. En *Evolutionary Biology of the Anurans*. Ed. J. Vial. University Missouri Press, Columbia: 351-445.
- SCALABRINI, P. 1887. *Cartas Científicas*. Museo Provincial Entre Ríos. (No consultado).
- SCHAEFFER, B. 1949. Anurans from the early Tertiary of Patagonia. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 93: 41-68.
- SCHMIDT, K. 1931. A fossil turtle from Perú. *Field. Mus. Nat. Hist. Publ.* 299, *Geol. Ser.* 4, 8: 251-254.
- SEGURA, P. 1944. Estudio de la primera especie nueva de tortuga fósil de Costa Rica con algunas generalidades sobre el orden Testudines. *Escuela de Farmacia de Guatemala*, 6, 73-74: 9-29 y otras. (No visto).
- SIGE, B. 1944. Dents du Micromammifères et fragments de coquilles d'œufs de Dinosauriens dans la faune de Vértébres du Crétace Supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 267, D: 1495-1498.
- SILL, W. 1968. The zoogeography of the crocodiles. *Copeia*, 1968: 76-88.
- SILL, W. 1970. Nota preliminar sobre un nuevo gavial del Plioceno de Venezuela y una discusión de los gaviales sudamericanos. *Ameghiniana*, 7 (2): 151-159.
- SIMPSON, G. 1933 a. A new fossil snake from the *Notostylops* Beds of Patagonia. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 67: 1-22.
- SIMPSON, G. 1933 b. A new crocodilian from the *Notostylops* Beds of Patagonia. *Amer. Mus. Novit.*, 623: 1-9.
- SIMPSON, G. 1935 a. Early and middle Tertiary geology of the Galman region Chubut, Argentina. *Amer. Mus. Novit.*, 775: 1-29.
- SIMPSON, G. 1935 b. Occurrence and relationships of the Río Chico fauna of Patagonia. *Amer. Mus. Novit.*, 818: 1-21.
- SIMPSON, G. 1937 a. New reptiles from the Eocene of South America. *Amer. Mus. Novit.*, 927: 1-3.
- SIMPSON, G. 1937 b. An ancient eusuchian crocodile from Patagonia. *Amer. Mus. Novit.*, 9: 1-20.
- SIMPSON, G. 1938. *Crossochelys*, Eocene horned turtle from Patagonia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 74: 221-254.
- SIMPSON, G. 1941. The Eocene of Patagonia. *Amer. Mus. Novit.*, 1120: 1-15.
- SIMPSON, G. 1942. A Miocene tortoise from Patagonia. *Amer. Mus. Novit.*, 1209: 1-6.

- SIMPSON, G. 1943 a. Turtles and the origin of the fauna of Latin America. *Amer. Jour. Sci.*, 241: 413-419.
- SIMPSON, G. 1943 b. Una tortuga del Terciario de Venezuela. *Rev. Minist. Fomento, Caracas*, 5: 51-52, 53-64. (No consultado).
- SIMPSON, G.; MINOPRIO, L. y B. PATTERSON. 1962. The mammalian fauna of the Divisadero Largo Formation, Mendoza, Argentina. *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard University*, 127, 4: 239-293.
- SMITH, A. y A. HALLAM. 1971. The fit of southern continents. *Nature*, 225: 139-144.
- SPILLMAN. 1949. Contribución a la paleontología del Perú. Una mamifaua fósil de la región del río Ucayali. *Publ. Mus. Hist. Nat. Javier Prado, Ser. C. Geol. Pal.*, 1, 1: 1-40.
- STAESCHE, K. VON. 1929. Schildkrötenreste aus der oberen Kreide Patagoniens. *Palaentographica*, 73: 103-123.
- STAESCHE, K. VON. 1937. *Podocnemis brasiliensis* n. sp. aus der Oberen Kreide Brasiliens. *Neuen Jahrbuch Min. Geol. Pal., Beil-Band 77, Abt. B.* 291-309. *Reprod. por Minist. Agricul., Div. Geol. e Min. Brasil, Bol. 114* (año 1944).
- STARRETT, P. H. 1973. Evolutionary patterns in larval morphology. *En: Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research on Major Problems.* E. James Vial, Univ. Missouri Press, Columbia. 251-271.
- STIRTON, R. 1946. The first Lower Oligocene vertebrate fauna from northern South America. *Colombia. Comp. Estud. Geol. Ofic. Colombia*, 7: 325-341.
- STIRTON, R. 1953. Vertebrate paleontology and continental stratigraphy in Colombia. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 64: 603-622.
- SUÁREZ, J. 1969. Um quelônio da formação Bauru. *Dept. Geogram., Fac. Filos. Cien. Letras, Pres. Prudente*, 2: 35-54.
- SWINTON, W. 1928. Note on a fossil reptilia collected by Mr. Donald Stewart in Venezuela. *Quart. Jour. Geol. Soc.*, 84, 3: 583.
- TANDY, M. y R. KEITH. 1972. *Bufo* of Africa. *En Evolution in the genus Bufo.* Ed. W. Blair, University Texas Press, Austin: 119-170.
- TIHEN, J. 1960. Two new genera of african bufonids, with remarks on the phylogeny of related genera. *Copeia*, 1960: 225-233.
- TIHEN, J. 1962. New World Fossil Bufonids. *Amer. Middl. Natur.*, 68, 1: 1-50.
- TIHEN, J. 1964. Tertiary changes in the herpetofaunas of temperate North America. *Senck. Biol.*, 45: 265-279.
- TSCHOPP, H. 1953. Oil explorations in the Oriente of Ecuador, 1938-1950. *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, 37, 10: 2303-2347.
- TURNER, J. C. 1972. Puna. *En Geología Regional Argentina. Acad. Nac. Cienc. Córdoba*: 91-116.
- VALENCIO, D. ET AL. 1971. Reconstrucción y evolución del continente Gondwana sobre la base de datos paleomagnéticos y de la programación de los fondos de los océanos. *Rev. Asoc. Geol. Argent.*, 26, 1: 5-23.
- VALENCIO, D. A. y J. VILAS. (En prensa). Sequence of the continental occurred prior to and after the formation of the South Atlantic.
- VANZOLINI, P. 1968. Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). *Arg. Zool.*, São Paulo, 17, 2: 85-112.
- VERGNAUD - GRAZZINI, C. 1966. Les Amphibiens du Miocène de Beni-Mella. *Notes Serv. Geol. Maroc.*, 27, 198: 43-69.
- VERGNAUD - GRAZZINI, C. 1968. Amphibiens pifistocènes de Bolivie. *Bull. Soc. Géol. France*, ser. 7, 10: 688-695.
- VOLKHEIMER, W. 1967. La paleoclimatología y los climas del Mesozoico argentino. *Rev. Min. Geol. Mineral.*, 28, 3: 41-48.
- VOLKHEIMER, W. 1968. Esporas y granos de polen del Jurásico de Neuquén (República Argentina). I. Descripciones Sistemáticas. *Ameghiniana*, 5, 9: 333-376.
- VOLKHEIMER, W. 1972. Estudio palinológico de un carbón caloviano de Neuquén y consideraciones sobre los paleoclimas jurásicos de la Argentina. *Rev. Mus. La Plata (N. S.), Paleontología*, 6, 40: 101-157.

- VUILLEUMIER, F. 1968. Origin of frogs of Patagonian forests. *Nature*, 219, 5149: 87-89.
- WAKE, D. 1966. Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae. *Mem. So. California Acad. Sci.*, 4: 1-111.
- WARREN, J. 1969. Chelid turtles from the mid-Tertiary of Tasmania. *Jour. Paleont.*, 43, 1: 179-182.
- WEISS, C. 1830. Ueber das südliche Ende des Gebirgszuges von Brasilien in der Provinz S. Pedro do Sul und der Banda Oriental oder dem Staate von Montevideo; nach den Sammlungen des Herrn Fr. Sellow. *Abhandl. Physikal. Klasse Königl. Akad. Wissen.* Berlin (1827): 217-293 (no consultado).
- WIELAND, G. 1923. A new Parana Pleurodira. *Amer. Jour. Sci.*, 5, 5: 1-14.
- WILLIAMS, E. 1950. *Testudo cubensis* and the evolution of Western Hemisphere tortoises. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 98: 1-36.
- WILLIAMS, E. 1953. Fossils and the distribution of chelyid turtles. 1 *Hydraspis leithii* (Carter) in the Eocene of India is a Pelomedusid. *Breviora*, 13: 1-8.
- WILLIAMS, E. 1954. Fossil and the distribution of Chelyd turtles. 2. Additional reputed Chelyid turtles on Northern continents: *Palaeaspis conybearii* (Owen) — a pelomedusid *Breviora*, 32: 1-6.
- WILLIAMS, E. 1956. *Podocnemis bassleri*, a new species of pelomedusid turtle from the late Tertiary of Perú. *Amer. Mus. Novit.* 1782: 1-10.
- WOOD, R. 1971. The fossil Pelomedusidae (*Testudines*, *Pleurodira*) of Africa. Ph. D. Thesis, Harvard University. Inédita.
- WOOD, R. 1972. A fossil pelomedusid turtle from Puerto Rico. *Breviora*, 392: 1-13.
- WOOD, R. y M. D. DE GAMERO. 1971. *Podocnemis venezuelensis*, a new fossil pelomedusid (*Testudine*, *Pleurodira*) from the Pliocene of Venezuela and a review of the history of *Podocnemis* in South America. *Breviora*, 376: 1-23.
- WOOD, R. y B. PATTERSON. 1973. A fossil trionychid turtle from South America. *Breviora*, 405: 1-10.
- WOOWARD, A. S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia, of the genera *Miolania*, *Dinilysia* and *Genyodectes*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1901: 169-184.
- WRIGHT, J. 1968. South Atlantic continental drift and the Benue Trough. *Tectonophys.*, 6: 301-310.
- YOUNG, C. y M. CHOW. 1953. New reptiles from Szechuan, China. *Acta Scientia Sinica*, 2: 216-243.
- ZANGERL, R. 1947. Redescription of *Taphrosphys olssoni*, a fossil turtle from Peru. *Field, Geol.*, 10: 29-40.