

Nuevo Percichthyidae (Teleostei, Percoidei) del Plioceno temprano de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y sus implicancias biogeográficas

Federico L. AGNOLIN^{1,2}, Sergio BOGAN², Rodrigo L. TOMASSINI^{3,4} & Teresa MANERA⁴

¹Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Av. Ángel Gallardo 470 (1405). Buenos Aires, Argentina, fedeagnolin@yahoo.com.ar.

²Área Paleontología, Fundación de Historia Natural "Félix de Azara", Departamento de Ciencias Naturales y Antropología, CEBBAD - Universidad Maimónides, Hidalgo 775 7º piso (1405), Buenos Aires, Argentina, sergiobogan@yahoo.com.ar. ³CONICET, rother23@yahoo.com.ar. ⁴Departamento de Geología, Universidad Nacional del Sur, San Juan 670 (8000), Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina, tmanera@criba.edu.ar

Abstract: New Percichthyidae (Teleostei, Percoidei) from the early Pliocene of the Buenos Aires province (Argentina) and its biogeographical implications. The paleoichthyological record from the early Pliocene of Farola Monte Hermoso locality, southern Buenos Aires province (Argentina) is still patchy and biased. During such time span, this locality may be related to the Río Colorado paleobasin, and consequently may have been related to the Austral Ichthyogeographical Region. In the present contribution we describe a new genus and species of a very large Percichthyidae, coming from fluvial deposits of the Monte Hermoso Formation. The new taxon constitutes the sister group of the genera *Percichthys* and *Santosius*. This finding, together with other previous paleoichthyological records, as well as phylogenetic and phylogeographic molecular analyses of living taxa, suggest the existence of an ichthyofaunistic turnover for the late Neogene in the Patagonian region. In this way, the current composition of the Patagonian ichthyofauna would be of recent age, possibly from the Pleistocene.

Keywords: Farola Monte Hermoso, Pliocene, Percichthyidae, Patagonia.

Resumen: Los registros paleoictiológicos del Plioceno temprano de la localidad de Farola Monte Hermoso, al sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina) son aún escasos y sesgados. Durante este lapso, dicha localidad habría estado vinculada a la paleocuena del Río Colorado, por lo que se relacionaría con la Región Ictiogeográfica Austral. En la presente contribución se describe un nuevo género y especie de Percichthyidae de gran tamaño, procedente de los depósitos fluviales de la Formación Monte Hermoso, el cual comparte caracteres derivados con los géneros sudamericanos *Percichthys* y *Santosius*. Este hallazgo, conjuntamente con otros registros paleoictiológicos previos y análisis moleculares de taxones actuales, sugieren un recambio ictiofaunístico de importancia para el Neógeno tardío en la región Patagónica. De este modo, la conformación actual de la ictiofauna patagónica sería de reciente data, posiblemente a partir del Pleistoceno.

Palabras clave: Farola Monte Hermoso, Plioceno, Percichthyidae, Patagonia.

INTRODUCCIÓN

Farola Monte Hermoso constituye un clásico yacimiento del Neógeno de Argentina, caracterizado por su riqueza fosilífera, fundamentalmente debido a su contenido paleomastofaunístico (Cione & Tonni, 1995; Cione & Tonni, 2005). Asimismo, constituye la localidad tipo de la Formación Monte Hermoso (Zavala, 1993) y de los pisos/edades Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano) y Chapadmalalense temprano (Plioceno temprano) (Cione & Tonni, 1995; Cione & Tonni, 2005).

Los estudios referidos a la fauna paleoictiológica de la Formación Monte Hermoso son aún muy escasos. En este sentido, Moreno (1889) fue el primero en mencionar la presencia de ejemplares de peces en esta unidad, destacando el hallazgo de algunos restos articulados correspondientes a un pez indeterminado, así como también de otros restos aislados asignados a Siluriformes. Una década más tarde, Florentino Ameghino (1898) hizo referencia a la presencia de abundantes restos de bagres (Siluriformes). En relación a ello, cabe destacar que, algunos autores mencionaron posteriormente registros del bagre *Pimelodus*

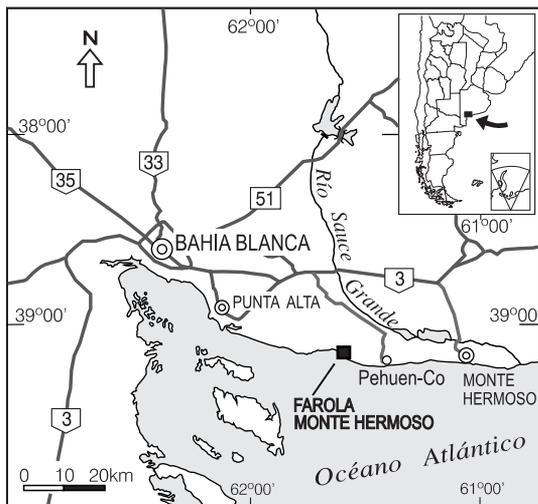


Fig. 1. Mapa de ubicación de la localidad de Farola Monte Hermoso.

(Bocchino de Ringuelet, 1966) y de Pimelodidae indet. (Cione & López Arbarello, 1995) para estos depósitos, interpretando erróneamente lo expuesto por Ameghino (1898) (véase Bogan & Agnolin, 2009). Sobre la base de materiales colectados en las últimas décadas, Arratia & Cione (1996) reconocieron la presencia de Siluriformes indeterminados y de percas de la Familia Percichthyidae. A su vez, recientemente también se dieron a conocer restos referidos a un bagre de torrentes perteneciente a la Subfamilia Trichomycterinae (Bogan & Agnolin, 2009) y a representantes de la Familia Characidae (Tomassini, 2012).

De acuerdo a Cione & López Arbarello (1995), los especímenes de esta formación provienen del Piso/Edad Chapadmalalense inferior, correspondiente al Plioceno temprano (Cione & Tonni, 1995; Cione & Tonni, 2005) y constituyen los registros más antiguos de la provincia de Buenos Aires. Además son los únicos peces, tanto continentales como marinos, conocidos para el Plioceno de Argentina (Cione & Báez, 2007).

El objetivo de la presente contribución es describir materiales novedosos, procedentes de los depósitos sedimentarios de la Formación Monte Hermoso en su localidad tipo Farola Monte Hermoso (Partido de Coronel Rosales, Buenos Aires, Argentina), asignados a un nuevo taxón de Percichthyidae (Teleostei, Percoidei). A partir de ello, se discute la adscripción taxonómica de los representantes de esta familia en dicha unidad y se consideran las implicancias biogeográficas relacionadas con su presencia en esta localidad fosilífera.

Abreviaturas. AMS I, Colección ictiológica de Australian Museum, Sydney, Australia; CFA-IC, Colección Ictiológica, Fundación de Historia Natural "Félix de Azara", Buenos Aires, Argentina; MMH-FMH, Museo Municipal de Ciencias Naturales "Vicente Di Martino", Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina; MD-FM, Museo Municipal de Ciencias Naturales "Carlos Darwin", Punta Alta, Buenos Aires, Argentina; MCA-MH, Museo Municipal "Carlos Ameghino", Mercedes, Buenos Aires, Argentina.

CONTEXTO GEOGRÁFICO Y ESTRATIGRÁFICO

La localidad de Farola Monte Hermoso se encuentra ubicada en el partido de Coronel Rosales, sobre la costa atlántica bonaerense, a unos 53 km al SE de la ciudad de Bahía Blanca (Fig. 1). De acuerdo a Zavala & Navarro (1993), la depositación de los sedimentos que constituyen la Formación Monte Hermoso (*sensu* Zavala, 1993) estuvo asociada a la dinámica de ríos fangosos de alta sinuosidad y elevada carga en suspensión.

A excepción del ejemplar MD-FM-12-62, los restantes materiales de peces recuperados se encontraban desarticulados y separados unos de otros, sin relación entre sí. Algunos ejemplares proceden de niveles de arcillitas limosas, ubicados en el sector inferior de la secuencia sedimentaria y correlacionables con la facies Fl identificada por Zavala & Navarro (1993) para esta unidad (Fig. 2). Estos depósitos representan una llanura de inundación originada a partir de la acumulación de materiales aportados desde el canal fluvial durante los desbordes (Zavala & Navarro, 1993; Tomassini, 2012; Tomassini & Montalvo, 2013). Otros especímenes provienen de niveles de brechas clasto-sostén, dispuestos en la porción media de la secuencia sedimentaria y correlacionables con la facies St reconocida por Zavala & Navarro (1993) para esta formación (Fig. 2). Estos depósitos representan el relleno del canal fluvial (Zavala & Navarro, 1993; Tomassini, 2012; Tomassini & Montalvo, 2013).

Según el esquema bioestratigráfico propuesto por Cione & Tonni (2005), la facies Fl está incluida en la Biozona de *Trigodon gaudryi*, Piso/Edad Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano); mientras que la facies St se encuentra incluida en la Biozona de *Neocavia depressidens*, Piso/Edad Chapadmalalense inferior (Plioceno temprano). Sin embargo, Tomassini (2012) y Tomassini *et al.* (2013) indicaron que los taxones registrados entre los distintos niveles de

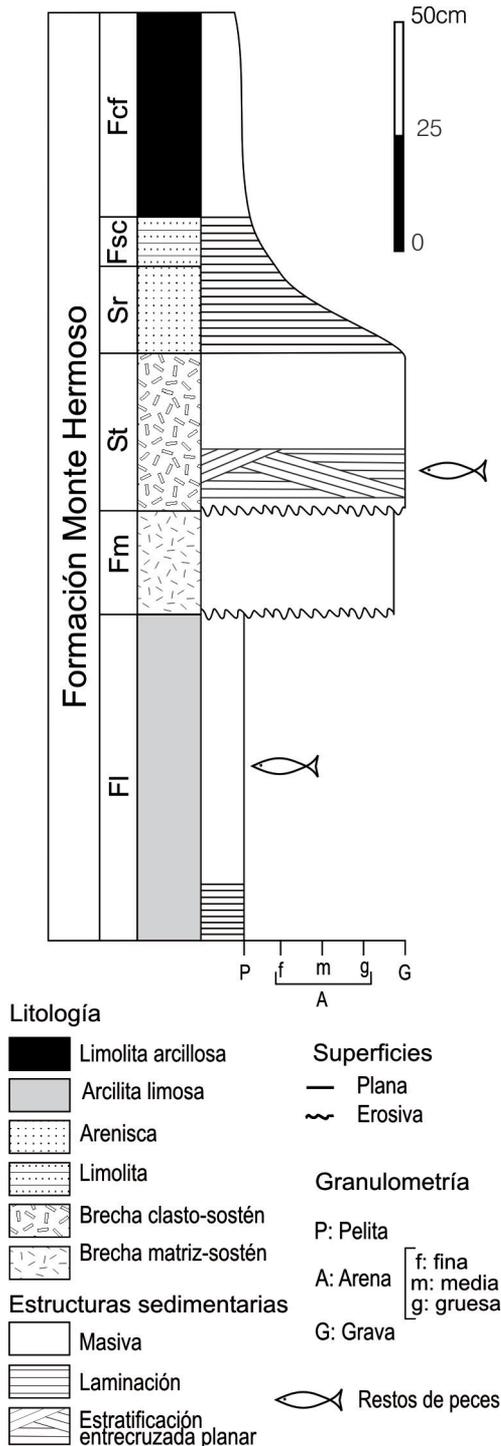


Fig. 2. Perfil estratigráfico de la Formación Monte Hermoso (modificado de Zavala, 1993).

la Formación Monte Hermoso en la localidad tipo no reflejan variaciones faunísticas importantes, que impliquen diferencias cronológicas significativas y que justifiquen la división en dos unidades bioestratigráficas diferentes. En base a ello, se propuso que esta formación comprendería una única unidad bioestratigráfica, la cual corresponde al Piso/Edad Montehermosense y representaría el Plioceno temprano, entre los 5.3 Ma. y los 5.0/4.5 Ma (Tomassini, 2012; Tomassini & Montalvo, 2013; Tomassini et al., 2013).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Orden Perciformes Jordan, 1923
 Suborden Percoidei Bleeker, 1859
 Familia Percichthyidae Jordan & Eigenmann, 1890

Género *Plesiopercichthys* gen. nov.

Diagnosis. Percichthyidae de grandes dimensiones, mayor a todas las formas actuales y fósiles registradas en Sudamérica. Se distingue de las especies conocidas de la familia sobre la base de la siguiente combinación única de caracteres: 1) dentario con un canal sensitivo mandibular encerrado en un delgado tubo óseo que se ubica en la rama inferior (posible plesiomorfía); 2) dentario con canal sensitivo mandibular con cuatro poros laterales que lo conectan al exterior; 3) proceso coronoides del dentario agudo y elongado; 4) dentario y premaxilar con amplios parches dentarios presentando bases subcirculares para la implantación de pequeños y numerosos dientes de tipo villiformes, con tamaños y contornos semejantes entre sí (posible plesiomorfía); 5) hueso frontal con un canal sensitivo amplio que se ubica en el margen medial del elemento y lo recorre en sentido longitudinal; 6) canal sensitivo cubierto por un amplio puente óseo en el margen posterior del hueso frontal; y 7) hueso ceratohial con un foramen ceratohial abierto dorsalmente.

Etimología. En alusión a la condición plesiomórfica que presenta el nuevo género con respecto a *Percichthys*, taxón genotípico de la familia.

Especie tipo. *Plesiopercichthys dimartinoi* nov. sp.

Plesiopercichthys dimartinoi sp. nov.
 (Figs. 3-6)

Diagnosis. La misma que la del género por monotipia.

Holotipo. MMH-FMH 84-1-19, dentario izquierdo completo (Fig. 3A).

Material referido. MD-FM-12-50, frontal derecho incompleto (Fig. 5C); MMH-FMH 85-12-2, hiomandibular izquierdo (Fig. 4B); MD-FM-12-51, hiomandibular derecho; MD-FM-12-52, ceratohial derecho incompleto (Fig. 4A); MD-FM-12-53, ceratohial incompleto; MD-FM-12-54, maxilar derecho; MD-FM-12-55, maxilar izquierdo; MD-FM-12-56, parasfenoides incompleto; MD-FM-12-57, premaxilar izquierdo (Fig. 4C); MD-FM-12-58, cuadrado izquierdo; MD-FM-05-217a, vértebra precaudal (Fig. 4D); MD-FM-12-59, primera vértebra precaudal; MD-FM 05-217b, primera vértebra precaudal; MD-FM-12-60, primera vértebra precaudal; MD-FM-12-61, primera vértebra precaudal; MD-FM-12-62, dos primeras vértebras precaudales, cleitro derecho y un rayo branquiostego pertenecientes a un mismo individuo (Fig. 4E-G); MCA-MH 1799, placa faríngea del quinto arco ceratobranquial (Fig. 6); MD-FM-12-63, placa faríngea del quinto arco ceratobranquial; MD-FM-12-64, placa faríngea incompleta del quinto arco ceratobranquial; MD-FM-12-65, radio espinoso; MD-FM-12-66, radio espinoso; MD-FM-12-67, basiptergio; MD-FM-12-68, pterigióforo; MD-FM-12-69, elemento escapular.

Etimología. En honor a Vicente Di Martino (1940-2011), naturalista y amigo, quien colectó el material holotípico y numerosos especímenes referidos al nuevo taxón.

Procedencia geográfica. Farola Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Procedencia estratigráfica y edad. Los ejemplares MD-FM-12-51, MD-FM-12-56, MD-FM-12-58, MD-FM-12-60, MD-FM-12-61, MD-FM-12-62, MD-FM-12-64, MD-FM-12-66 y MD-FM-12-69 provienen de la facies Fl de la Formación Monte Hermoso. Los ejemplares MMH-FMH 84-1-19 (holotipo), MMH-FMH 85-12-2, MCA-MH 1799, MD-FM-05-217a, MD-FM-05-217b, MD-FM-12-50, MD-FM-12-52, MD-FM-12-53, MD-FM-12-54, MD-FM-12-55, MD-FM-12-57, MD-FM-12-59, MD-FM-12-63, MD-FM-12-65, MD-FM-12-67 y MD-FM-12-68 proceden de la facies St de la Formación Monte Hermoso. Ambas facies están incluidas en el Piso/Edad Montehermosense, correspondiente al Plioceno temprano (Tomassini, 2012).

Descripción de los materiales

Dentario. Se trata de un elemento de contorno general subtriangular (Fig. 3A). La rama inferior posee una lámina ventromedial amplia, mientras que la rama superior presenta un amplio surco lateral para los ligamentos mandibulares, el cual se encuentra más profundamente delimitado en

su extremo anterior. El foramen para el nervio VII es de posición terminal y se ubica en el centro de la sínfisis mandibular. El proceso mentoniano es relativamente bajo, se encuentra muy bien desarrollado y se dirige anteroventralmente. El foramen superior del dentario se sitúa justo por delante de dicho surco. El canal sensitivo mandibular está encerrado en un tubo óseo, ubicado en la rama inferior del dentario, y presenta cuatro poros laterales que lo conectan al exterior. El primero de dichos poros es el de menor tamaño y se encuentra ubicado en una posición levemente posterior al margen posterior del foramen para el nervio VII. El segundo poro es de contorno ovoidal y se dispone anteriormente al margen anterior del foramen superior. El tercer poro es de gran tamaño, de contorno elipsoidal y se ubica al mismo nivel que el margen anterior del surco lateral. El cuarto poro se emplaza aproximadamente a la misma altura que el margen posterior del proceso coronoides. Dicho proceso es agudo y elongado, en contraposición con el presente en el percíctido *Percilia* que es más corto y redondeado (Arratia, 1982).

En vista oclusal se observa un amplio parche dentario con diminutas bases subcirculares para la implantación de numerosos y pequeños dientes villiformes. Las bases de los dientes son de tamaños y contornos subiguales. Este parche se extiende a lo largo de toda la superficie oclusal del hueso, incluyendo el proceso coronoides.

Premaxilar. Este elemento es de tipo Percomorpha generalizado, proporcionalmente corto en sentido anteroposterior (Fig. 4C). El proceso ascendente no se encuentra preservado y el proceso articular es amplio y de contorno redondeado. El proceso posterior es de contorno subtriangular y carece de una muesca en el borde posterior, tal como se observa en *Percichthys* y *Percilia* y en contraposición a lo que ocurre en los Latidae (Otero, 2004). Además, dicho proceso posterior se encuentra delimitado ventralmente por un débil surco longitudinal. Las bases para la implantación de los dientes se ubican en un amplio parche dentario, fuertemente inclinado dorso-medialmente, que se extiende a lo largo de la totalidad del margen oclusal del premaxilar. Los dientes no se han preservado, pero las bases sugieren que los mismos serían de pequeño tamaño y subiguales entre sí; menores que los reconocidos en *Percilia* (Arratia, 1982).

Maxilar. Anteriormente el maxilar tiene una cabeza bien diferenciada, en la cual se encuentran emplazados tres procesos. Los procesos dorsal y medial son robustos y redondeados, siendo el

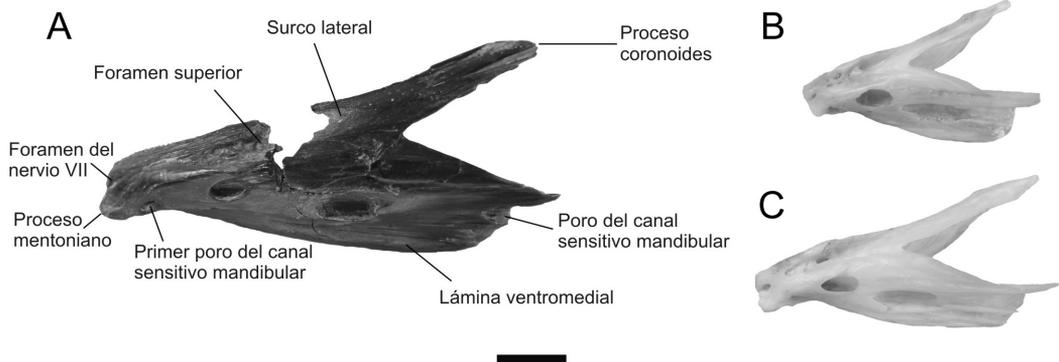


Fig. 3. **A.** Holotipo de *Plesiopercichthys dimartinoi* (MMH-FMH 84-1-19), dentario izquierdo en vista lateral; **B.** *Percichthys trucha* (CFA IC-760), dentario izquierdo de en vista lateral; **C.** *Percichthys trucha* morfotipo *colhuapensis* (sensu López-Arbarello, 2004)(CFA IC-761), dentario izquierdo en vista lateral. Escala: 1 cm

primero de ellos el de mayor tamaño. El proceso lateral presenta una lámina ósea pobremente desarrollada. Posteriormente el maxilar se expande levemente en sentido dorsoventral.

Frontal. Se trata de un elemento laminar, de superficie dorsal lisa, carente de crestas para la inserción de musculatura (MacDonald, 1978). El canal sensitivo recorre el elemento en sentido longitudinal y se ubica en el margen medial del mismo, a semejanza de *Percichthys* y *Percilia*, en contraposición con el percítido *Macquaria*, en el cual dicho canal recorre al hueso en posición central (Fig. 5). El canal sensitivo está parcialmente cerrado por una pared ósea longitudinal de posición medial, de mayor desarrollo que en *Percichthys*. Hacia el margen posterior del hueso, el canal sensitivo se encuentra cubierto por un amplio puente óseo de mucho mayor desarrollo respecto al observado en *Percichthys*. En el extremo anterior, existe un puente óseo transversal, ausente tanto en *Percilia* como en *Percichthys*. El foramen infraorbitario es amplio y se abre lateralmente. En el caso de los Latidae y algunas especies de *Macquaria*, se reconocen amplias crestas dorsoparietales (Otero, 2004; MacDonald, 1978) que no están presentes en el ejemplar aquí descripto.

Ceratohial. Se trata de un elemento relativamente elongado, con un cuello bien definido (Fig. 4A). Al igual que en *Percichthys* y *Macquaria* (MacDonald, 1978) el foramen ceratohial no se encuentra cerrado dorsalmente por un proceso óseo, como sí ocurre en *Percilia* y otros Percoidei basales (Arratia, 1982; Otero, 2004). Sin embargo, se reconoce la existencia de una suave concavidad dorsal delimitada posteriormente por un pequeño proceso óseo, tal como se observa en *Macquaria* y *Percichthys* (MacDonald, 1978).

En el margen ventral del cuello se observan los procesos laminares para la articulación con los radios branquiostegos. Hacia la región articular epihial, este elemento es de aspecto laminar y se expande dorsoventralmente.

Parasfenoides. Este elemento se encuentra representado por ejemplares pobremente preservados. Su superficie es edéntula y su margen ventral es recto, sin quilla longitudinal. En sección transversal anteriormente es plano y posteriormente convexo, tal como se observa en otros Percoidei (Otero, 2004).

Cuadrado. Los restos recuperados conservan los caracteres típicos identificados en Percoidei basales. Se trata de un elemento de contorno subtriangular, con los cóndilos articulares bien desarrollados, amplios y separados por una carilla articular. El borde anteroventral es recto. Lamentablemente no se ha preservado el proceso posteroventral del cuadrado.

Hiomandibular. Este elemento exhibe caracteres típicos de los Perciformes (Otero, 2004) (Fig. 4B). Se observa un proceso opercular que culmina en una faceta de articulación levemente convexa. Adicionalmente exhibe un proceso laminar metapterigoideo de posición anterior y dos procesos superiores que lo relacionan con el neurocráneo.

Quinto arco ceratobranquial. Tal como ocurre en la mayor parte de los Percomorpha, el quinto arco ceratobranquial posee una amplia placa dentaria (Fig. 6). Esta placa es de contorno subtriangular, de igual manera que en *Percichthys*. La superficie de dicha placa se encuentra cubierta por dientes cónicos, más redondeados que aquellos existentes en *Percichthys*. En vista ventral, la cresta media longitudinal es transversalmente ancha y robusta, en contrap-

osición con *Percichthys* en el cual es transversalmente más delgada. La superficie oclusal de la placa dentaria se expande anteromedialmente, una condición ausente tanto en *Percichthys* como en *Percilia*.

Primera vértebra precaudal. Al igual que en todos los Perciformes, la primera vértebra precaudal es fácilmente diferenciable por presentar un arco vertebral autógeno, es decir no fusionado al centro vertebral (Gayet, 1987) (Fig. 4E-G). El centro vertebral se encuentra bien comprimido anteroposteriormente en su base, a diferencia de *Percichthys* que tiene los centros vertebrales bien extendidos anteroposteriormente. A su vez, este centro presenta en su superficie anterodorsal dos grandes carillas articulares para el exoccipital, las cuales se encuentran separadas por una pequeña saliencia ósea de contorno subtriangular. En vista lateral se reconoce una gran cantidad de cavidades irregulares separadas por trabéculas óseas, mientras que la superficie ventral evidencia una ornamentación compuesta únicamente por débiles estrías y surcos, que constituyen una serie de trabéculas de aspecto más comprimido que en *Percichthys*. Las postzygapófisis se encuentran bien separadas entre sí, son transversalmente amplias y redondeadas, y se extienden posteriormente hacia el margen posterior del centro vertebral.

Vértebras precaudales. Al igual que en *Percichthys*, las primeras vértebras precaudales exhiben una espina neural fuertemente desarrollada, laminar y anteroposteriormente expandida, que evidencia en sus márgenes laterales amplias cavidades trabeculares y fuertes estrías (Fig. 4D). Ventralmente, el centro vertebral posee una amplia concavidad que se encuentra delimitada por dos crestas óseas longitudinales anteroposteriormente extensas. Las vértebras precaudales posteriores no poseen la espina dorsal fuertemente desarrollada y exhiben parapófisis ventralmente orientadas.

Radios. Las aletas dorsales, pélvicas y anal presentan una serie de radios espinosos, comunes en la mayoría de los Perciformes. Estos radios son muy fuertes, esbeltos, relativamente largos y comprimidos anteroposteriormente. Hacia la región articular presentan un pequeño foramen de contorno ojival.

Pterigióforos. El gran pterigióforo anal se compone de la fusión del primer y segundo pterigióforo, sirviendo de anclaje para la primera y segunda espina de la aleta anal. Este elemento presenta una quilla central anterior corta que se extiende a lo largo del cuarto basal. La quilla central se

encuentra rodeada por dos quillas laterales que convergen hacia el extremo, fusionándose entre sí y también con la quilla central hacia la mitad del pterigióforo. Lateralmente se encuentran dos amplias láminas óseas fuertemente desarrolladas, que hacia la región articular conforman una estructura robusta y de contorno redondeado; no observable en *Percichthys*. A lo largo de la cara posterior del pterigióforo existe una delgada quilla dorsoventralmente extensa.

DISCUSIÓN

Consideraciones sobre la sistemática de Percichthyidae actuales y fósiles

Los Percichthyidae corresponden a formas basales de Perciformes que pueden agruparse dentro del Suborden Percoidei. En la actualidad, las percas incluidas en esta familia presentan una distribución prácticamente cosmopolita, con una amplia representación en los territorios de Gondwana austral (Ruzzante *et al.*, 2006), e incluyen formas tanto marinas como dulceacuícolas (Nelson, 2006). Los géneros *Percilia* y *Percichthys* son endémicos de América del Sur y conformarían un clado monofilético (Arratia, 1982; Jerry *et al.*, 2001), mientras que los restantes miembros de la familia, restringidos a aguas australianas, constituirían un grupo parafilético (Near *et al.*, 2012).

De acuerdo a lo expuesto por Johnson (1984) y Williams & Allen (1987), para el territorio australiano se reconocen siete géneros de percicidos: *Maccullochella*, *Macquaria*, *Bostockia*, *Edelia*, *Nannoperca*, *Nannatherina*, y *Gadopsis*. Por su parte, Pusey & Kennard (2001) también incluyeron entre ellos al género *Guyu*. Estudios recientes, sobre la base de análisis filogenéticos moleculares que incluyen a la mayor parte de los percomorfos, sugieren que la Familia Percichthyidae se encuentra restringida a los géneros *Maccullochella*, *Macquaria*, *Nannoperca*, *Gadopsis*, *Percilia* y *Percichthys* (Near *et al.*, 2012). Tradicionalmente, dentro del género *Macquaria* han sido reconocidas cuatro especies: *M. colonorum*, *M. australasica*, *M. ambigua* y *M. novemaculeata* (McDonald, 1978). Sin embargo, análisis recientes indican la polifilia de este género, excluyendo de Percichthyidae a *M. colonorum* y *M. novemaculeata* (Jerry *et al.*, 2001; Near *et al.*, 2012).

Como se indicó, las percas vivientes de América del Sur se agrupan dentro de los géneros *Percilia* y *Percichthys* (Arratia, 1982). El género *Percilia*, ubicado con anterioridad en la

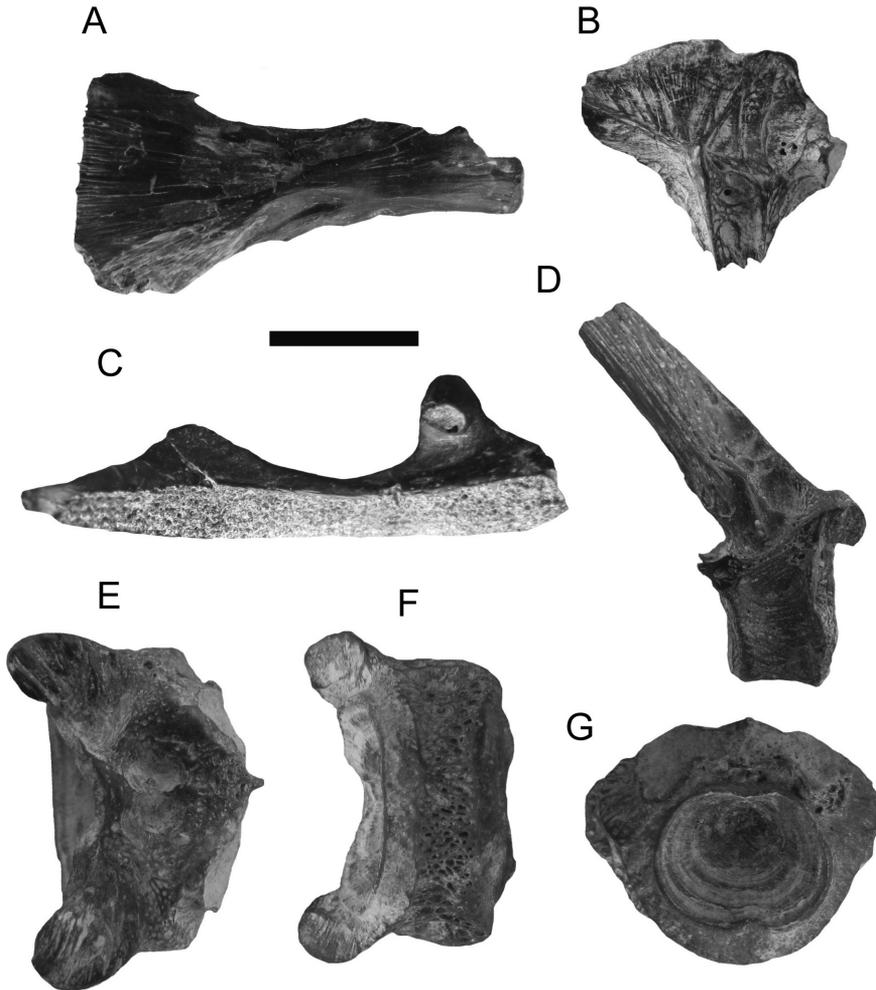


Fig. 4. Material referido de *Plesiopercichthys dimartinoi*. **A.** ceratohial derecho (MD-FM-12-52) en vista lateral; **B.** hiomandibular izquierdo (MMH-FMH 85-12-2) en vista lateral; **C.** premaxilar izquierdo (MD-FM-12-57) en vista medial; **D.** vértebra precaudal (MD-FM-05-217) en vista lateral; **E-G.** primera vértebra precaudal (MD-FM-12-62) en vistas dorsal (izquierda), ventral (centro) y caudal (derecha). Escala: 1 cm.

Familia Perciliidae (Arratia, 1982), actualmente es considerado como un Percichthyidae cercanamente emparentado a *Percichthys* (Near et al., 2012; Ruzzante et al., 2006, 2011). *Percilia* agrupa formas de pequeñas dimensiones, distribuidas exclusivamente en las cuencas de la vertiente pacífica (sur y centro de Chile) y cuenta únicamente con dos especies, *P. gillissi* y *P. irwini* (Arratia, 1982). Con respecto a *Percichthys*, López-Arbarello (2004) reconoció como especies válidas para Argentina a *P. trucha*, *P. laevis* y *P. colhuapiensis*. Posteriormente, Ruzzante et al. (2011), sobre la base de evidencias morfológicas y moleculares, consideraron únicamente a *P. trucha* como especie válida. En lo que respecta a la

vertiente pacífica de los Andes en territorio chileno, los representantes actuales de *Percichthys* fueron incluidos dentro de *P. trucha* y *P. melanos* (Ruzzante et al., 2006, 2011).

El registro de Percichthyidae fósiles en América del Sur se remontaría al Período Cretácico. Al respecto, en depósitos del Cretácico Superior de Bolivia se reconocieron especímenes referidos a los géneros *Percichthys* y posiblemente *Santosius* (Gayet, 1991; Gayet & Meunier, 1998), los cuales constituirían los registros más antiguos para el clado a nivel mundial (Lundberg, 1998). Más aún, Martinelli y Forasiepi (2004) citan posibles Percichthyidae para la Formación Allen (Cretácico Superior) de la provincia de

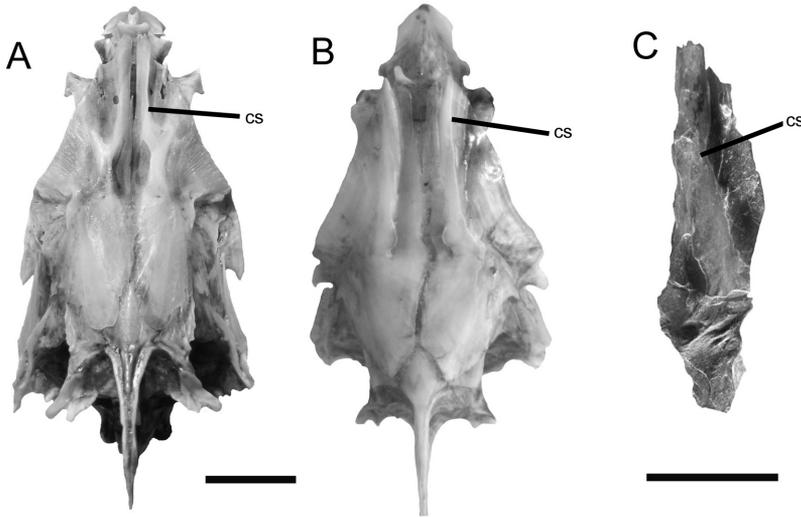


Fig. 5. **A.** *Percichthys trucha* morfotipo *colhuapiensis* (sensu López-Arbarello, 2004) (CFA IC-761), cráneo en vista dorsal; **B.** *Macquaria australasica* (AMS I.15790-004), cráneo en vista dorsal; **C.** *Plesiopercichthys dimartinoi* (MD-FM12-50), frontal derecho en vista dorsal. Referencias: cs, canal sensitivo. Escala: 2 cm.

Río Negro, Patagonia, Argentina. Sin embargo, Patterson (1993) consideró que estos materiales tienen una asignación sistemática dudosa, desestimando la presencia de Percichthyidae en la etapa final del Mesozoico. Para el Paleógeno han sido registrados numerosos materiales asignados a Percichthyidae, incluyendo especímenes correspondientes a especies extintas del género *Percichthys* (Arratia & Cione, 1996) y el género extinto *Santosius* (Arratia, 1982). Finalmente, para el Mioceno existen abundantes registros que indican una gran expansión geográfica de este clado, el cual ha sido frecuentemente registrado en depósitos de Brasil, Chile y Argentina (e.g. Schaeffer, 1947; Arratia, 1982; Lundberg, 1998; Rubilar, 1994; Arratia & Cione, 1996).

Posición sistemática de *Plesiopercichthys dimartinoi*

Tal como se indicó anteriormente, una combinación única de caracteres permite referir los materiales analizados al grupo de los Perciformes. Entre ellos puede citarse la presencia de radios espinosos de las aletas dorsales y anal; primera vértebra precaudal (atlas) con carillas para la articulación de un arco neural autógeno; vértebras con amplias cavidades trabeculares en los cuerpos; morfología general del proceso ascendente del premaxilar; pterigióforos de la aleta dorsal bipartidos; proporciones y conformación general del dentario; maxilar edéntulo, con cabeza articular bien diferenciada portadora de tres procesos;

frontal laminar con escaso desarrollo de crestas musculares y un único canal sensorial longitudinal; cuadrado de contorno subtriangular con superficies articulares condilares; y quinto arco ceratobranquial de contorno subtriangular y con superficie oclusal cubierta por dientes mamilares y cónicos (Figs. 3-5).

De acuerdo a lo expuesto por Arratia *et al.* (2004), la monofilia de Perciformes es altamente cuestionable, por lo que la clasificación dentro de este clado aún carece de consenso y su arreglo taxonómico interno es ampliamente debatido (Johnson, 1993; Smith & Craig, 2007; Whitlock, 2010). Sin embargo, como se indicó previamente, existen notables similitudes entre *P. dimartinoi* y los miembros de la Familia Percichthyidae, que permiten incluir a este nuevo taxón dentro de dicha agrupación taxonómica. En este sentido, *P. dimartinoi* exhibe un dentario con los poros del canal sensitivo expandidos, una característica derivada compartida tanto con los géneros australianos *Maccullochella*, *Macquaria*, *Bostockia*, y *Guyu*, como con los sudamericanos *Santosius*, *Percichthys* y *Percilia* (Arratia, 1982; Johnson, 1993).

Plesiopercichthys dimartinoi se distingue claramente de *Maccullochella* en la morfología de los huesos del techo craneano. En el género australiano, la porción anterior de los frontales en vista dorsal presenta una amplia y distintiva apertura del canal sensitivo, ausente en *P. dimartinoi*. En adición, en la parte media-posterior de dicho



Fig. 6. *Plesiopercichthys dimartinoi* (MCA-MH 1799), placas faríngeas del quinto arco ceratobranquial en vistas ventral (izquierda) y oclusal (derecha). Escala: 1 cm.

hueso *Maccullochella* exhibe una cresta transversal ausente en *P. dimartinoi* y en los restantes representantes sudamericanos de Percichthyidae (McDonald, 1978). A su vez, es remarcable la presencia de amplias crestas fronto-parietales en *Maccullochella*, las cuales están ausentes en las formas sudamericanas de la familia (McDonald, 1978) incluyendo el ejemplar fósil aquí descrito. La morfología del dentario en *Maccullochella* es semejante a la de *P. dimartinoi*. Sin embargo, en el género australiano los poros del canal sensitivo mandibular son de menor tamaño y, a diferencia de los Percichthyidae sudamericanos (incluyendo a *P. dimartinoi*), posee una notable inflexión medial de la porción anterior del hueso dentario que le confiere una sínfisis mandibular en forma de una "U", abierta en vista ventral o dorsal (McDonald, 1978). Dentro de las formas australianas, *Macquaria* es la que presenta las mayores afinidades morfológicas con las especies sudamericanas de la familia, lo cual está también reflejado por recientes análisis moleculares (Near et al. 2012). *Plesiopercichthys dimartinoi* también se diferencia de *Macquaria* por presentar los frontales con el canal sensorial posicionado medialmente y por carecer de la notable elongación de los procesos ascendentes del premaxilar (MacDonald, 1978). Por otro lado, *P. dimartinoi* es claramente distinguible de *Bostockia* y *Guyu* por carecer de una cresta transversal ósea en los frontales y por la ausencia de los conspicuos y numerosos poros en los huesos frontales (Pusey & Kennard, 2001). Además, en *Bostockia* y *Guyu* los forámenes del canal sensitivo del dentario se presentan en mayor cantidad, son de mayor tamaño y se delimitan por delgados puentes óseos (Pusey & Kennard, 2001).

Plesiopercichthys dimartinoi se diferencia de

Percilia por presentar un dentario elongado (corto en *Percilia*), con el proceso coronoides agudo (redondeado y robusto en *Percilia*) y por la escasa divergencia posterior de los canales sensoriales del frontal (ampliamente divergentes en *Percilia* como consecuencia de la expansión transversal de los frontales) (Arratia, 1982).

Plesiopercichthys dimartinoi presenta la siguiente combinación de caracteres con los géneros *Percichthys* y *Santosius*, los cuales fueron interpretados como apomórficos por Arratia (1982): crestas parietal y frontoparietal ausentes en los frontales; premaxilar y dentario con dientes pequeños y cónicos; frontales no expandidos posteriormente en sentido transversal; maxilar recto; dentario con proceso coronoides agudo; y margen superior del ceratohial cóncavo y con el foramen ceratohial abierto. Se destaca que la mayoría de estos caracteres también han sido corroborados en el género australiano *Macquaria* (AMS I.15704-001; AMS I.15790-004; MacDonald, 1978).

Sin embargo, a pesar de las notables similitudes mencionadas, *P. dimartinoi* carece de caracteres compartidos por *Percichthys* y *Santosius* interpretados por Arratia (1982) como apomórficos de estos géneros. En *P. dimartinoi* la presencia en el dentario de cuatro poros de la rama sensorial mandibular es un carácter generalizado presente en numerosos Perciformes, incluyendo diversos Percichthyidae (e.g. *Macquaria*, *Nannoperca*). Por su parte, *Percichthys* y *Santosius* presentan como carácter apomórfico la rama sensitiva mandibular parcialmente abierta en el dentario, conteniendo únicamente entre uno y dos poros próximos a la sínfisis mandibular (Arratia, 1982). Estos caracteres sugieren que *Plesiopercichthys dimartinoi* podría constituir una forma basal al clado *Percichthys* + *Santosius* propuesto por Arratia (1982).

Consideraciones biogeográficas

La provincia de Buenos Aires se encuentra ictiogeográficamente ubicada dentro de la porción más meridional de la Subregión Brasileña (Ringuelet, 1975). La localidad fosilífera de Farola de Monte Hermoso se emplaza dentro del área de cursos fluviales pampásicos de pendiente Atlántica (López et al., 2002; Menni, 2004). Este área se caracteriza por presentar una ictiofauna de muy baja biodiversidad, que no supera las 14 especies nativas, correspondiente a la Provincia Parano-Platense del Domino Paranaense (Ringuelet, 1975; Menni et al., 1988; Casciotta et al., 1999; López Cazorla et al., 2003).

La cuenca del Río Colorado está próxima a la localidad Farola de Monte Hermoso, aproximadamente a unos 150 km al sur de la misma. Este río es de especial importancia ictiogeográfica porque constituye el límite septentrional, para el sector Este, de muchas especies de abolengo Austral o Patagónico (e.g. *Hatcheria macraei*, *Diplomystes cuyanus*, *Percichthys trucha*, *Odontesthes hatcheri*) (Almirón *et al.*, 1997). En este sentido, los registros de paleocorrientes obtenidos en los depósitos de la Formación Monte Hermoso indican una escorrentía con dirección O-SO, lo que resulta coherente con la paleogeografía de la región, dado que el drenaje principal del curso fluvial sería desde el Positivo de las Sierras Bonaerenses hacia el sistema distensivo constituido por las cuencas del Colorado-Macachín (Zavala & Navarro, 1993). Esto indica una posible conexión, durante el Plioceno temprano, entre la localidad de Farola Monte Hermoso y la región de influencia de las paleocuenas patagónicas.

El hallazgo de un Percichthyidae en el Plioceno temprano de Farola de Monte Hermoso reviste un especial interés en lo que respecta a la dinámica y evolución de las subregiones ictiogeográficas actuales. Teniendo en cuenta que en la actualidad los Percichthyidae se encuentran restringidos al Dominio Austral y considerando que existen evidencias geológicas que indicarían una vinculación entre esta localidad fosilífera y la paleocuenca del Río Colorado, es probable que dicha área haya constituido una bisagra entre las subregiones Brasilica y Austral a fines del Terciario. En este contexto, los nuevos hallazgos paleoictiológicos efectuados en los niveles pliocenos de Farola de Monte Hermoso permiten analizar algunos aspectos relevantes acerca del origen y la evolución de la ictiofauna patagónica.

A pesar de su amplia extensión y su relativa riqueza hidrográfica, especialmente en el Área Andina, la región Patagónica al Este de los Andes presenta una ictiofauna de escasa diversidad taxonómica (Menni, 2004). La mayor parte de las especies que componen esta ictiofauna exhiben una distribución geográfica muy amplia a lo largo de toda la región (Menni, 2004).

Recientes análisis filogeográficos basados en ictiofauna patagónica sugieren un patrón de distribución geográfica común para percictidos (e.g. *Percichthys trucha*, *Percilia* spp.), galáxidos (e.g. *Galaxias maculatus*, *G. platei*) y tricomicteridos (e.g. *Hatcheria macraei*) (Ruzzante *et al.*, 2006, 2011; Zemlack *et al.*, 2008, 2010; Unmack *et al.*, 2012). Los patrones de dispersión de estos taxones han sido afectados en gran medida

por cambios en los drenajes y por la formación y desaparición de paleolagos proglaciales durante el Pleistoceno (Ruzzante *et al.*, 2011). Diversos autores (Ruzzante *et al.*, 2008, 2011; Zemlack *et al.*, 2008, 2010) propusieron que dichos eventos fueron los responsables de la ausencia o escasez de estructuras filogeográficas profundas entre las poblaciones de estos peces. La divergencia genética entre las distintas poblaciones de peces es baja, sugiriendo que éstas son relativamente jóvenes, en todos los casos con una antigüedad que se remontaría al Pleistoceno e incluso al Pleistoceno más tardío (Ruzzante *et al.*, 2006). La evidencia molecular de las poblaciones de peces de la Patagonia continental apunta a que éstas habrían sido producto de colonizaciones recientes, durante el Cuaternario, procedentes de refugios de poblaciones relictuales ubicadas en vertientes continentales al oeste de la cordillera de los Andes o de refugios aún desconocidos a lo largo de Patagonia (Ruzzante *et al.*, 2008, 2011). Concordantemente, durante el Pleistoceno Superior (entre 20.000 y 18.000 años antes del presente) los lagos patagónicos al sur de los 38° de latitud sur no existían, fundamentalmente debido a la existencia de un amplio casquete de hielo glacial (Cione & Barla, 2000). En relación a ello, por ejemplo, los galáxidos que habitan la Patagonia Meridional constituirían poblaciones alóctonas que colonizaron el área en tiempos recientes. Durante la glaciación, los galáxidos posiblemente encontraron refugio en los ríos de la región oriental y luego habrían recolonizado dichos cuerpos de agua (Cione & Barla, 2000; Zemlak *et al.*, 2010). De este modo, la amplia dispersión e ingreso de los galáxidos en Patagonia también habrían sido eventos de data reciente.

En el caso específico de *Percichthys trucha*, no existe ninguna evidencia de jerarquía filogeográfica profunda (Ruzzante *et al.*, 2006). Al igual que en otros taxones, las poblaciones de esta especie de Perciformes que se encuentran en la vertiente Atlántica parecen ser consecuencia de un cuello de botella que ocurrió durante el Pleistoceno Superior, en tiempos previos a la más reciente glaciación Llanquihue; es decir unos 110.000 años antes del presente (Clapperton, 1993). La estimación media para el comienzo de la expansión poblacional de *P. trucha* en Patagonia, se corresponde aproximadamente con el último avance glacial en la región, hace unos 18.000 años (Kaplan *et al.*, 2005). Ruzzante *et al.* (2006) indicaron que la falta de estructura filogeográfica en *P. trucha* en los sistemas de drenajes Oeste y Este de Patagonia podría deberse a la reciente expan-

sión de las poblaciones, principalmente desde hipotéticos refugios en el Este, y a una sustancial dispersión y mezcla durante el Cuaternario.

El registro de *Plesiopercichthys dimartinoi* en el Plioceno temprano de Farola Monte Hermoso se encuentra en concordancia con las hipótesis filogeográficas y biogeográficas de los percíctidos sudamericanos actuales. Al respecto, la presencia de este taxón en dicha localidad, sumada a la ausencia total de restos de *Percichthys* asociados, es congruente con la tardía expansión geográfica propuesta para la especie *P. trucha* (Ruzzante et al., 2006).

A su vez, la existencia y abundancia de restos de un Siluriformes Trichomycterinae de grandes dimensiones en Farola Monte Hermoso (Bogan & Agnolin, 2009), el cual presenta una morfología osteológica muy distinta de aquella observable en los tricomicterinos patagónicos *Hatcheria macraei* y *Trichomycterus areolatus*, es congruente con la hipótesis de una expansión geográfica reciente para estas dos especies (Unmack et al., 2009, 2012). Así, los diversos registros fósiles de Farola Monte Hermoso son compatibles las hipótesis que indican una tardía radiación y expansión para los diversos clados de peces patagónicos, tal como lo sugieren la evidencia molecular y biogeográfica.

En los niveles sedimentarios asignados al Pleistoceno Superior de la localidad de Bajo San José (provincia de Buenos Aires), correspondientes a la cuenca del Río Sauce Grande, unos 55 km al NO de la localidad de Farola de Monte Hermoso, fueron reportados materiales asignados a *Percichthys* (Deschamps & Borromei, 1992; Cione & López Arbarello, 1995; Arratia & Cione, 1996). Si bien hasta el momento estos ejemplares no han sido descritos con detalle, de confirmarse su pertenencia a *Percichthys* sería otro dato más que también avalaría la propuesta sobre la expansión de este taxón durante el Pleistoceno Superior (Ruzzante et al., 2006).

De esta forma, el cúmulo de información neontológica y paleontológica apunta a un intercambio ictiofaunístico de importancia posterior al Plioceno. En efecto, la evidencia disponible para finales del Terciario indica, para la subregión Brasílica al sur de la provincia de Buenos Aires, una ictiofauna compuesta por taxones extintos no relacionados directamente a las formas patagónicas actuales (Cione & López Arbarello, 1995; Arratia & Cione, 1996; Bogan & Agnolin, 2009). Por otro lado, para esta misma latitud es posible interpretar una expansión tardía del género *Percichthys*, al menos desde el Pleistoceno

Superior; en concordancia con las hipótesis moleculares que indican un origen y expansión cuaternaria para las ictiofaunas patagónicas modernas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer especialmente a Peter Unmack (Brigham Young University, USA) y Daniel Ruzzante (Dalhousie University, Canadá) por el envío de numerosos artículos así como por compartir datos inéditos. Amanda Hay (Australian Museum) y Mark McGrouther (Australian Museum) proporcionaron imágenes fotográficas de los materiales osteológicos depositados en las colecciones del Australian Museum. Bray Diane (Museum Victoria) brindó imágenes de materiales osteológicos depositados en el Museum Victoria. A los museos de Monte Hermoso, Punta Alta y Mercedes por el acceso a los materiales estudiados. A F. Zorzi por su ayuda en la confección del manuscrito. Finalmente hacemos extensivo nuestro agradecimiento a A. Martinelli y a un revisor anónimo por sus comentarios sobre el manuscrito. Finalmente a Diego Pol, cuyas observaciones mejoraron sustancialmente la presentación del manuscrito.

Especialmente, queremos agradecer a nuestro amigo, recientemente fallecido, Vicente Di Martino, quien con su entusiasmo y dedicación motivó la realización del presente trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Almirón, A., M. Azpelicueta, J.R. Casciotta & A. López Cazorla. 1997. Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral subregions in South America. *Biogeographica* 73(1): 23-30.
- Ameghino F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica de la Argentina. *Segundo Censo Nacional de la República Argentina* 1: 115-228.
- Arratia, G. 1982. A review of the freshwater percoids from South America (Pisces, Osteichthys, Perciformes, Percichthyidae and Perciliidae). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 540: 1-52.
- Arratia, G. & A.L. Cione. 1996. The fish fossil record of southern South America. *Münchener Geowissenschaft Abhandlungen* 30 A: 9-72.
- Arratia, G., A. López-Arbarello, G.V.R. Prasad, V. Parnar & J. Kriwet. 2004. Late Cretaceous-Paleocene percomorphs (Teleostei) from India - Early radiation of Perciformes. En: G. Arratia, M.V.H. Wilson & R. Cloutier (eds.), *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*, pp. 635-663, Verlag München, Germany.
- Bocchino de Ringuelet, A. 1966. Pisces. En: R. Pascual & A.V. Borrello (eds.), *Paleontografía Bonaerense*. Fascículo IV. Vertebrata, pp. 28-34, Comisión de

- Investigación Científica. La Plata.
- Bogan, S. & F.L. Agnolin. 2009. Primer registro fósil de la familia Trichomycteridae (Teleostei: Siluriformes; Plioceno) en la Formación Monte Hermoso, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 11(2): 193-198.
- Casciotta, J.R., A. Almirón, A. Cione & M.M. Azpelicueta. 1999. Brazilian freshwater fish assemblages from southern pampean area, Argentina. *Biogeographica* 75(2): 67-78.
- Cione, A.L. & A. López Arbarello. 1995. Los peces de agua dulce del área Pampeana. En: M.T. Alberdi, G. Leone & E.P. Tonni (eds.), *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, pp. 245-252, Museo Nacional de Ciencias Naturales y Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España.
- Cione, A.L. & M.J. Barla. 2000. First fish record in the lago Belgrano of Argentina and the origin of fish populations in patagonian lakes. *Biogeographica* 76(1): 41-48.
- Cione, A.L. & E.P. Tonni. 1995. Los estratotipos de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32(4): 369-374.
- Cione, A.L. & E.P. Tonni. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *XVI Congreso Geológico Argentino* 9: 183-200.
- Cione, A.L. & A.M. Báez. 2007. Peces continentales y anfibios cenozoicos de Argentina: los últimos cincuenta años. *Ameghiniana, Publicación Especial* 11: 195-220.
- Clapperton, C.M. 1993. *Quaternary geology and geomorphology of South America*. Elsevier, New York, 779 pp.
- Deschamps, C.M. & A.M. Borromei. 1992. La fauna de vertebrados pleistocénicos del Bajo San José (provincia de Buenos Aires, Argentina). Aspectos paleoambientales. *Ameghiniana* 29: 177-183.
- Gayet, M. 1987. Lower vertebrates from the early-middle Eocene Kuldana Formation of Kohat (Pakistan): Holostei and Teleostei. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 27: 151-168.
- Gayet, M. 1991. "Holostean" and teleostean fishes of Bolivia. *Revista Técnica de YPF* 12(3-4): 453-494.
- Gayet, M. & F. Meunier. 1998. Maastrichtian to early late Paleocene freshwater Osteichthyes of Bolivia: additions and comments. En: Z.M. Lucena, R.E. Reis, R.P. Vari & C.A. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of neotropical fishes*, pp. 85-110, EDIPUCRS, Porto Alegre.
- Jerry, D.R., M.S. Elphinstone & P.R. Baverstock. 2001. Phylogenetic relationships of Australian members of the family Percichthyidae inferred from mitochondrial 12S rRNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18: 335-347.
- Johnson, G.D. 1984. Percoidei: development and relationships. En: H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall Jr & S.L. Richardson (eds.), *Ontogeny and Systematics of Fishes*, pp. 464-498. Special Publication 1, American Society of Ichthyologists and Herpetologists.
- Johnson, G.D. 1993. Percomorph Phylogeny: progress and problems. *Bulletin of marine Science* 52(1): 3-28.
- Kaplan, M.R., D.C. Douglass, B.S. Singer, R.P. Ackert & M.W. Caffee. 2005. Cosmogenic nuclide chronology of pre-last glaciation maximum moraines at Lago Buenos Aires, 46°S, Argentina. *Quaternary Research* 63: 301-315.
- López, H.L., C.C. Morgan & M.J. Montenegro. 2002. Ichthyological Ecoregions of Argentina. *Pro-Biota Serie Documentos* 1: 1-85.
- López-Arbarello, A. 2004. Taxonomy of the genus *Percichthys* (Perciformes: Percichthyidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 15: 331-350.
- López Cazorla, A., W. Durán & L. Tejera. 2003. Alimentación de la ictiofauna del Río Sauce Grande, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Biología Acuática* 20: 73-79.
- Lundberg, J.G. 1998. The temporal context for the diversification of neotropical fishes. En: Z. Lucena, R. Reis, R. Vari & C. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of neotropical fishes*, pp. 49-68, EDIPUCRS, Porto Alegre.
- Mac Donald, C.M. 1978. Morphological and biochemical systematics of Australian freshwater and estuarine percichthyid fishes. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 29: 667-698.
- Martinelli, A.G. & A.M. Forasiepi. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6: 257-305.
- Menni, R.C., H.L. López & R.H. Aramburu. 1988. Ictiofauna de Sierra de la Ventana y Chasicó (Provincia de Buenos Aires, Argentina). Zoogeografía y parámetros ambientales. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 19: 75-84.
- Menni, R.C. 2004. Peces y ambientes en la Argentina continental. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5: 1-316.
- Moreno, F.P. 1889. Breve reseña de los progresos del Museo de La Plata, durante el segundo semestre de 1888. *Boletín del Museo de La Plata* 2: 1-44.
- Near, T.J., M. Sandel, K. Kuhn, P.J. Unmack, P. C. Wainwright & W. L. Smith. 2012. Nuclear gene-inferred phylogenies resolve the relationships of the enigmatic pygmy sunfishes, *Elassoma* (Teleostei: Percomorpha). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63(2): 388-395.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the world, Cuarta edición*. Wiley, New York, 624 pp.
- Otero, O. 2004. Anatomy, systematics and phylogeny of both recent and fossil latid fishes (Teleostei, Perciformes, Latidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 141(1): 81-133.

- Patterson, C. 1993. Osteichthyes: Teleostei. En: J.M. Benton (ed.), *The fossil record*, pp. 621-656, Chapman and Hall, London.
- Pusey, B.J. & M.J. Kennard. 2001 *Guyu wujalwujalensis*, a new genus and species (Pisces: Percichthyidae) from north-eastern Queensland, Australia. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 12(1): 17-28.
- Ringuélet, R.A. 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2: 1-122.
- Rubilar, A. 1994. Diversidad ictiológica en depósitos continentales miocenos de la Formación Cura-Mallín, Chile (37-39° S): implicancias paleográficas. *Revista Geológica de Chile* 21(1): 3-29.
- Ruzzante, D.E., S.J. Walde, V.E. Cussac, M.L. Dalebout, J. Seibert, S. Ortubay & E. Habit. 2006. Phylogeography of the Percichthyidae in Patagonia: roles of orogeny, glaciation, and volcanism. *Molecular Ecology* 15: 2949-2968.
- Ruzzante, D.E., S.J. Walde, J.C. Gosse, V.E. Cussac, E. Habit, T.S. Zemlak & E.D. M. Adams. 2008. Climate control on ancestral population dynamics: insight from Patagonian fish phylogeography. *Molecular Ecology* 17: 2234-2244.
- Ruzzante, D.E., S.J. Walde, P. Macchi, M. Alonso & J.P. Barriga. 2011. Phylogeography and phenotypic diversification in the Patagonian fish Percichthys trucha: the roles of Quaternary glacial cycles and natural selection. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 221-228.
- Schaeffer, B. 1947. Cretaceous Tertiary Actinopterygian fishes from Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 89: 7-39.
- Smith, W.L. & M.T. Craig. 2007. Casting the percomorph net widely: the importance of broad taxonomic sampling in the search for the placement of serranid and percid fishes. *Copeia* 2007(1): 35-55.
- Tomassini, R.L. 2012. Estudio tafonómico y bioestratigráfico de los vertebrados de la Formación Monte Hermoso (Plioceno) en su localidad tipo, provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur, 300 pp. [Inédita].
- Tomassini, R.L. & C. Montalvo. 2013. Taphonomic modes on fluvial deposits of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene), Buenos Aires province, Argentina. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 369: 282 - 294
- Tomassini, R.L., C. Montalvo & Deschamps, C. 2013. Biostratigraphy and biochronology of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene) at its type locality, Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 48: 31-42.
- Unmack P., A. Bennin, E. Habit, P. Victoriano & J. Johnson. 2009. Impact of ocean barriers, topography and glaciation on phylogeography of the catfish *Trichomycterus areolatus* (Teleostei: Trichomycteridae) in Chile. *Biological Journal of the Linnean Society* 97: 876-892.
- Unmack, P.J., J.P. Barriga, M.A. Battini, E.M. Habit, & J.B. Johnson. 2012. Phylogeography of the catfish *Hatcheria macraei* reveals a negligible role of drainage divides in structuring populations. *Molecular Ecology* 21: 942-959.
- Whitlock, J.A. 2010. Phylogenetic relationships of the Eocene percomorph fishes. *Priscacara and Mioplosus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:1037-1048.
- Williams, W.D. & G.R. Allen. 1987. Origins and adaptations of the fauna of inland waters. En: G.R. Dyne & D.W. Walton (eds.), *Fauna of Australia. General Articles, Fauna of Australia, Vol. 1A*, pp. 184-201, Australian Government Publishing Service, Canberra.
- Zavala, C. 1993. Estratigrafía de la localidad de Farola Monte Hermoso (Plioceno-Reciente). Provincia de Buenos Aires. *Actas del XII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos* 2: 228-235.
- Zavala, C. & E. Navarro. 1993. Depósitos fluviales en la Formación Monte Hermoso (Plioceno Inferior-Medio). Provincia de Buenos Aires. *Actas del XII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos* 2: 236-244.
- Zemlak, T.S., E.M. Habit, S.J. Walde, M.A. Battini, E.D.M. Adams, & D.E. Ruzzante. 2008. Across the southern Andes on fin: glacial refugia, drainage reversals and a secondary contact zone revealed by the phylogeographical signal of *Galaxias platei* in Patagonia. *Molecular Ecology* 17: 5049-5061.
- Zemlak, T.S., E. Habit, S.J. Walde, C. Carrea & D.E. Ruzzante. 2010. Surviving historical Patagonian landscapes and climate: molecular insights from *Galaxias maculatus*. *BMC, Evolutionary Biology* 10: 67.

Recibido: 13-VIII-2012

Aceptado: 11-IV-2014

