



CARACTERIZACIÓN BIOGEOGRÁFICA DE LOS ESTEROS DEL IBERÁ

Biogeographical characterisation of Esteros del Iberá

Marcelo D. Arana¹ 

Resumen: La biogeografía reconoce patrones de distribución de los seres vivos en el tiempo y en el espacio, y propone hipótesis acerca de los procesos que causaron dichos patrones. También identifica unidades biogeográficas para proporcionar un sistema jerárquico de regionalización biótica del planeta, delimitando áreas naturales. El objetivo de la presente contribución es presentar la regionalización biogeográfica evolutiva de los Esteros del Iberá, con una puesta al día integrando diversas fuentes de información, describiendo las características fundamentales de la misma, las especies características, los endemismos propios de cada unidad biogeográfica evolutiva, discutiéndose además sus relaciones bióticas y evolución geobiótica. De acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura de Áreas (ICAN), se proponen las localidades tipo, con sus respectivas coordenadas geográficas, para la provincia Esteros del Iberá y los distritos Delta del Paraná, Río Uruguay y Sabanas Inundables del Paraná.

Palabras clave: Biogeografía evolutiva, dominio Paranaense, endemismos, geobiota, región Neotropical.

Summary: Biogeography recognises patterns of distribution of living organisms in time and space, and proposes hypotheses about the processes that caused these patterns. It also identifies biogeographical units to provide a hierarchical system of biotic regionalisation of the planet, delimiting natural areas. The aim of the present contribution is to present the evolutionary biogeographical regionalisation of the Esteros del Iberá, with an update integrating various sources of information, describing their fundamental characteristics, the characteristic species, the endemisms of each evolutionary biogeographical unit, and also discussing their biotic relationships and geobiotic evolution. According to the International Code of Area Nomenclature (ICAN), type-localities, with their respective geographical coordinates, are proposed for the Esteros del Iberá province and the districts of Delta of Paraná, Uruguay River and Paraná Flooded Savannas.

Key words: Evolutionary biogeography, endemisms, Neotropical region, geobiota, Paraná dominion.

Introducción

La biogeografía reconoce patrones de distribución de los seres vivos en el tiempo y en el espacio, propone hipótesis acerca de los procesos que causaron dichos patrones, brindando información de cómo y porque la

distribución se produce, teniendo en cuenta la estrecha relación que los organismos guardan con su ambiente ecológico a través del tiempo (Morrone, 2009; Ebach, 2015). También identifica unidades biogeográficas para proporcionar un sistema jerárquico de regionalización biótica del planeta,

¹ Grupo GIVE, Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales, Instituto ICBA (UNRC-CONICET), Universidad Nacional de Río Cuarto, Ruta 36 km 601, X5804ZAB Río Cuarto, Córdoba, Argentina. E-mail: marana@exa.unrc.edu.ar

delimitando áreas naturales, es decir con un origen evolutivo en común, con base en las homologías geobióticas y cuantifica y predice las consecuencias de cambios planetarios globales, así como selecciona áreas para la conservación, tópicos más importantes de las últimas décadas (Arana *et al.*, 2021).

Los Esteros del Iberá constituyen uno de los sistemas de humedales tropicales más importantes de la biosfera en términos de su extensión y de las especies que lo habitan, ya que se han mencionado alrededor de 1.652 especies de plantas vasculares (Arbo & Tressens, 2002; Poi de Neiff, 2003; Carnevali & Carnevali, 2008), más de 600 especies de vertebrados (PG PN Ibera, 2017) y alrededor de 360 taxones de diatomeas (Swenson, 2020). Comprende un sistema complejo compuesto por esteros, bañados, lagos someros y cursos fluviales interconectados que ocupan 12300 km² en el noreste y centro de la provincia de Corrientes, Argentina (Fig. 1A). Por su origen, geológicamente están asociados a los esteros de Ñeembucú en la República de Paraguay. Ambos sistemas hídricos comprenden un complejo de ecosistemas con predominio de áreas palustres denominado Región del Iberá-Ñeembucú (Neiff, 2004). Para estos ambientes se han propuestos varios esquemas de regionalización, en general basados en el reconocimiento de similitudes globales y una homogeneidad de sus partes constituyentes, como por ejemplo condiciones similares de geomorfología, hidrología, suelos, clima y biodiversidad. Sin embargo, esto no responde a lo mencionado con anterioridad en relación con que un área natural es el resultado de una historia evolutiva geobiótica común, menos aún si tomamos para la construcción de las unidades de regionalización sólo a determinados linajes, lo que produce un sesgo y una visión muy limitada de la historia evolutiva y relaciones ecosistémicas de las unidades ambientales. Las similitudes encontradas entre partes no implica necesariamente naturalidad, ya que condiciones ambientales parecidas, de lugares diferentes, seleccionan respuestas evolutivas en apariencia similares en las biotas que incluyen (lo que se denomina homoplasia ambiental, Arana *et al.*, 2021), sino que más bien, la naturalidad de un área queda

justificada mediante la utilización de un método que aplique la identificación de homologías espaciales, que permitirá reconocer un origen e historia evolutiva geobiótica en común, y garantizar una delimitación real e integración de los procesos ecológicos y evolutivos, que comprendan y efectivicen la funcionalidad y estabilidad de estos ecosistemas (Morrone & Crisci, 1995; Sanmartín, 2012). Para ello, es preciso que los estudios enfocados a desarrollar esquemas de regionalización tengan como objetivo construir sistemas de categorización basados en áreas naturales, es decir, áreas de endemismo (Morrone, 1994; Szumik & Goloboff, 2004; Espinosa *et al.*, 2001; Ebach & Parenti, 2015; Morrone, 2018), caracterizadas por las especies endémicas e independientes de la o las fisonomías presentes y/o predominantes y de los taxones típicos o característicos (que son aquellos abundantes en el área estudiada, o que dominan la estructura de la comunidad pero no endémicos, Arana *et al.*, 2021). El objetivo de la presente contribución es presentar la regionalización biogeográfica evolutiva de los Esteros del Iberá, con una puesta al día integrando diversas fuentes de información, describiendo las características fundamentales de la misma, las especies características, los endemismos propios de cada unidad biogeográfica evolutiva, discutiéndose además sus relaciones bióticas y evolución geobiótica.

Materiales y Métodos

De la biogeografía evolutiva

La biogeografía evolutiva integra a la panbiogeografía y la biogeografía cladística como etapas sucesivas de un mismo estudio biogeográfico, lo que permite identificar la existencia y localización espacial de las biotas endémicas y sus relaciones biogeográficas evolutivas, proveyendo información para emplearse luego en la elaboración de un sistema jerárquico de regionalización o Atlas biogeográfico (Morrone 2007, 2009, 2017, 2018; Arana *et al.*, 2021). Al igual que las clasificaciones taxonómicas de los organismos, el objetivo fundamental de los sistemas de clasificación natural de áreas, es lograr construir sistemas de categorización naturales

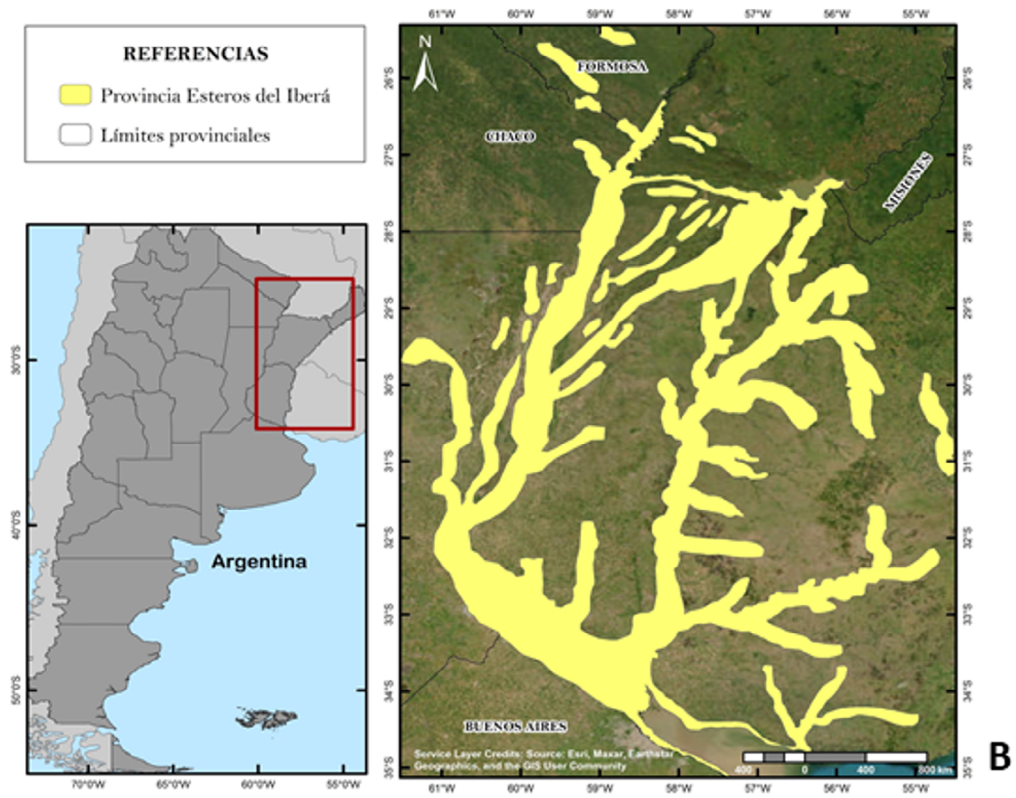


Fig. 1. Provincia Esteros del Iberá. A: Vista aérea del ambiente típico. B: Mapa. A: foto C. De Angelo.
Fig. 1. Esteros del Iberá province. A: Aerial view of typical environment. B: Map. A: photo C. De Angelo.

(Espinosa *et al.*, 2001), en los cuales las categorías taxonómicas biogeográficas (reino, región, dominio, provincia y distrito) reflejen la naturalidad de las áreas y que los límites establecidos para las biotas se correspondan a verdaderas barreras geobióticas (Escalante, 2009); así como permiten reconstruir la historia evolutiva de las geobiotas (Arana *et al.*, 2021). En biogeografía evolutiva, el concepto de homología espacial, en el cual se interpreta que la distribución congruente de dos o más taxones es el resultado de una misma historia geobiótica y, por lo tanto, de un mismo origen evolutivo, permite delimitar y clasificar áreas naturales (Morrone, 2001). En este sentido es posible distinguir dos etapas en el análisis de la homología espacial, la homología biogeográfica primaria es una conjetura sobre una historia biogeográfica común, la cual supone que diferentes taxones se hallan integrados espacio-temporalmente en una misma biota y la homología biogeográfica secundaria permite contrastar los enunciados sobre homología biogeográfica primaria (Morrone, 2007). Una manera de postular una homología biogeográfica primaria es mediante un análisis panbiogeográfico, en el cual se interpreta al trazo generalizado como un patrón de distribución resultado de una misma historia geobiótica. Por otro lado, mediante un análisis biogeográfico cladístico, es posible postular un enunciado de homología biogeográfica secundaria, que permitirá corroborar o no, mediante la información filogenética contenida en los cladogramas de los taxones, la historia biogeográfica común propuesta en la primera etapa (Arana *et al.*, 2021). A su vez la biogeografía cladística proporciona evidencia sobre cómo ha sido la secuencia de fragmentación de las áreas y sus relaciones de parentesco más estrechas (Morrone, 2009). De esta manera el objeto de estudio fundamental de la biogeografía evolutiva consiste en el reconocimiento de los componentes bióticos, los cuales pueden ser expresados como áreas de endemismos o simplemente como trazos generalizados (Ferro & Morrone, 2014). Luego de haber reconocido la existencia de las áreas de endemismos y establecido sus relaciones biogeográficas, expresadas en un sistema jerárquico de regionalización, la biogeografía

evolutiva propone establecer el momento de integración de las diferentes entidades que conforman los componentes bióticos actuales u “horobiotas” (Morrone, 2019), cada uno de estos elementos se denomina cenocron y el estudio de su integración consiste en llevar a cabo un “rebanado temporal” mediante el análisis de fósiles y de los relojes moleculares (Morrone, 2007). Finalmente, con el estudio de la información geológica de eventos ocurridos en el pasado, el objetivo final y última etapa de un análisis biogeográfico evolutivo consiste en plantear un escenario plausible de evolución geobiótica que explique la integración de los cenocrones, el origen y evolución de las biotas endémicas y sus relaciones biogeográficas, identificando las oportunidades para la dispersión, la vicarianza y la especiación (Morrone, 2009; Arana *et al.*, 2021).

Resultados y Discusión

El macrosistema Iberá es un área biogeográfica incluida en el distrito Sabanas Inundables del Paraná, de la provincia Esteros del Iberá (Arana *et al.*, 2021), perteneciente al dominio Paranaense, subregión Brasileña, región Neotropical y reino Holotropical (Morrone *et al.*, 2022).

A continuación, se describen las características fundamentales de la provincia y distrito donde están incluidos los ambientes del macrosistema Iberá, se presentan el nombre válido y sus sinónimos, su ubicación geográfica, sus características distintivas, el tipo de paisaje y vegetación dominante y las especies endémicas. Además, se ilustran los paisajes típicos y algunas especies endémicas o características de cada unidad biogeográfica. De acuerdo a lo expresado anteriormente, también se discuten sus relaciones bióticas, evolución geobiótica y regionalización.

Provincia Esteros del Iberá

Parque Mesopotámico (en parte), Burkart, 1947: 91.

Distrito de las Selvas Mixtas (en parte), Cabrera, 1951: 29, 1971: 12, 1976: 11.

Distrito Mesopotámico, Sector Meridional (en parte), Ringuelet, 1961: 160.

Subdistrito fluvio-insular, Ragonese y Castiglioni, 1970: 146.

Ecorregión Esteros del Iberá, Burkart *et al.*, 1999: 23; Matteucci, 2018a: 331.

Ecorregión del Delta e Islas del Paraná, Burkart *et al.*, 1999: 26

Ecorregión Delta e Islas de los Ríos Paraná y Uruguay, Matteucci, 2018b: 501.

Subregión de la Planicie Sedimentaria, Matteucci, 2018a: 338.

Distrito Ribereño, Apodaca *et al.*, 2019: 7.

La provincia biogeográfica Esteros del Iberá cubre los valles de inundación del eje fluvial Paraguay-Paraná, desde el noreste de Argentina y el sur de Paraguay hasta el Delta del Paraná, y el río Uruguay desde el sur de Brasil hasta el Río de la Plata (Morrone *et al.*, 2022). También incluye los humedales del complejo del Iberá, originados de cauces abandonados del río Paraná (Orfeo & Neiff, 2008; Arana *et al.*, 2021), y los afluentes de estos ríos en Paraguay, Uruguay y sureste de Brasil (Fig. 1B, C). Los grandes ríos de la cuenca del Plata contienen componentes bióticos paranaense-atlánticos, que alcanzan latitudes templadas, y que se superponen durante sus recorridos con componentes de biotas chaqueña y pampeana, conformando de esta manera un espectro de distintas comunidades, que es propio de esta región, y donde predominan los ecosistemas de humedal debido a la importancia de las inundaciones de los grandes ríos (Fig. 2A). Este fenómeno ocurre con varios taxones en la provincia biogeográfica de los Esteros del Iberá (Arana *et al.*, 2021), y representa un caso raro de un sistema transfronterizo que aún no ha sido fragmentado por represas, y que todavía conserva sus pulsos regulares de inundación y la libre conectividad entre los canales principales y sus vastas planicies de inundación (Baigún & Minotti, 2021).

El paisaje predominante consiste fundamentalmente en albardones que enmarcan los grandes cursos de agua; estos albardones constituyen elevaciones de sedimentos transportados y depositados por las crecientes. Estas orillas elevadas se encuentran cubiertas por los denominados bosques en galería, donde predominan las especies *Ocotea acutifolia* (Lauraceae), *Allophylus edulis* (Sapindaceae),

Pouteria salicifolia (Sapotaceae) y *Sebastiania brasiliensis* (Euphorbiaceae) (Cabrera & Dawson, 1944; Cabrera, 1949). Estas formaciones boscosas se entremezclan con praderas hiperhúmedas (Fig. 2B) donde predomina *Coleataenia prionitis* (Poaceae); y con los denominados “carrizales”, formaciones palustres muy particulares de *Cyperus byssaceus* (Cyperaceae). Existe, de acuerdo con Apodaca *et al.* (2019), una comunidad formada por la combinación casi exclusiva de *Baccharis penningtonii* (Asteraceae), *Eryngium mesopotamicum* (Apiaceae), *Oxypetalum sylvestre* (Apocynaceae), *Vicia epetiolaris* (Fabaceae), y *Paspalum haumanii* y *Zizaniopsis bonariensis* (Poaceae)).

Los taxones endémicos que caracterizan esta provincia, de acuerdo con Arana *et al.* (2021) son *Isoetes ekmanii* (Isoetaceae); *Microgramma mortoniana* (Polypodiaceae); *Goniopteris burkartii* (Thelypteridaceae); *Sagina humifusa* (Caryophyllaceae); *Tarenaya titubans* (Cleomaceae, Fig. 2E); *Rorippa bonariensis* var. *burkartii* (Brassicaceae); *Lupinus albescens*, *Vicia epetiolaris*, *V. macrograminea* y *Vicia platensis* (Fabaceae); *Lycium vimineum* y *Solanum platense* (Solanaceae, Fig. 2C); *Araujia megapotamica*, *Funastrum flavum* y *Oxypetalum sylvestre* (Apocynaceae); *Eryngium mesopotamicum* (Apiaceae); *Baccharis frenguelli*, *B. pedersenii*, *B. penningtonii* y *B. phyteumoides* (Asteraceae); *Cyperus byssaceus* y *Rhynchospora corymbosa* var. *bonariensis* (Cyperaceae); *Echinochloa helodes*, *Oplismenopsis* sp., *Paspalum haumanii*, *Setaria stolonifera* y *Zizaniopsis bonariensis* (Poaceae); *Platythelys platensis* (Orchidaceae); *Hernandaria scabricula* y *Pucroliia minuta* (Gonyleptidae); *Mastophora conifera* (Araneidae); *Uraarachne plana*, *U. kapiity* y *U. variegata* (Thomisidae); *Jollas manantiales* (Salticidae); *Eurymetopus unicolor* (Curculionidae); *Oxysarcodexia ibera* (Sarcophagidae); *Argenteohyla* sp. (Hylidae, Fig. 2D); *Limnomedusa macroglossa* (Cycloramphidae); *Elachistocleis bicolor* (Microhylidae); *Erythrolamprus jaegeri coralliventris*, *E. semiaureus* y *Helycops infrataeniatus* (Dipsadidae); *Limnornis curvirostris* (Furnariidae); *Pseudoleistes guirahuro* (Icteridae); *Anthus nattereri*



Fig. 2. Provincia Esteros del Iberá. A: Vista aérea de las sabanas inundables. B: Aspecto general de la vegetación. Taxones endémicos característicos. C: *Solanum platense* (Solanaceae). D: *Argenteohyla* sp. (Hylidae). E: *Tarenaya titubans* (Cleomaceae). Fotos: A y B: C. De Angelo, C y E: A. González, D: D. Baldo.

Fig. 2. Esteros del Iberá province. A: Aerial view of the flooded savannas. B: General aspect of the vegetation. Characteristic Endemic taxa. C: *Solanum platense* (Solanaceae). D: *Argenteohyla* sp. (Hylidae). E: *Tarenaya titubans* (Cleomaceae). Photos: A y B: C. De Angelo, C y E: A. González, D: D. Baldo.

(Motacillidae); *Picumnus nebulosus* (Picidae); *Poospiza cabanisi*, *Sporophila palustris* (Thraupidae); *Florisuga fusca* (Trochilidae); *Culicivora caudacuta*, *Xolmis dominicanus* (Tyrannidae); y *Scapteromys aquaticus* (Cricetidae). A estos endemismos, se le suman *Diploneis sudamericana* (Diploneidaceae, Sala *et al.*, 2018); el género *Beauverdia* (Amaryllidaceae, Sassone *et al.*, 2014), *Stenoterommata isa* (Pycnothelidae), *Catumiri sapucaí* (Theraphosidae, Nicoletta *et al.*, 2022), *Hydrelliaeucoila nonstriata* (Figitidae, Reche & Gallardo *et al.*, 2022), *Paranotella* (Tingidae, Carpintero *et al.*, 2022) y *Homonota taragui* (Phyllodactylidae, Cajade *et al.*, 2013), la cual, junto con *Gymnocalycium angelae* (Cactaceae) y *Amaryllis euryphylla* (Amaryllidaceae), conforman microendemismos del Paraje Tres Cerros, un pequeño grupo de colinas aisladas en un curso abandonado de un subsidiario del río Uruguay.

Los principales ríos de la cuenca, Paraná, Paraguay y Uruguay, poseen elementos bióticos tropicales, que alcanzan en su distribución mayores latitudes, siguiendo su curso (Arzamendia & Giraud, 2009). Entre los taxones que ejemplifican este patrón podemos citar a *Diploneis zanii* (Diploneidaceae, Vouilloud *et al.*, 2018); *Utricularia breviscapa*, *U. laxa* y *U. subulata* (Lentibulariaceae, Taylor, 1989); *Victoria* (Nymphaeaceae, Smith *et al.*, 2022); *Potamostrygon motoro* (Fig. 3) y *P. brachyura*, ambos Potamostrygonidae, el único linaje de elasmobranquios vivientes dulceacuícolas obligados, cuya colonización de los ríos de la cuenca Paraná-Paraguay comenzó en el Mioceno, desde el Amazonas superior, hace 12 millones de años (Fontenelle *et al.*, 2021), a partir del retroceso del mar Paranaense. También responde a este patrón el pez pulmonado *Lepidosiren paradoxa* (Lepidosirenidae), cuyo linaje presente en la cuenca Paraná-Paraguay se separó del linaje presente en la cuenca del Amazonas durante el Mioceno tardío (Carneiro *et al.*, 2021). Aunque el río Paraná ha tenido una mayor preponderancia en la formación geomorfológica de todo el Delta (Arzamendia *et al.*, 2015); de acuerdo a Menalled & Adámoli (1995), la riqueza florística de árboles y arbustos

se debe fundamentalmente a la eficiencia diferencial de los ríos Paraná y Uruguay como corredores para especies tropicales hacia latitudes templadas; desempeñándose la cuenca del río Paraná como la principal fuente de aporte a la riqueza florística de la porción norte o superior del Delta, en tanto el río Uruguay desempeña el mismo papel con el Delta Inferior, constituyendo la principal conexión de elementos tropicales del Bajo Delta. Entre los animales que responden al patrón de conexión con el dominio Paranaense, de acuerdo a Apodaca *et al.* (2019) y Arana *et al.* (2021), encontramos a *Eusarcus hastatus* (Gonyleptidae), *Caenis uruzu* (Caenidae), *Chironius bimaculatus* (Dipsadidae), *Hydromedusa tectifera* y *Phrynopis williamsi* (Chelidae), *Trogon surrucura* (Trogonidae), y *Bibimys chacoensis* y *Sooretamys angouya* (Cricetidae).

Los elementos de la geobiota de la provincia Esteros del Iberá presentan, en general, un patrón de distribución en donde los tramos de las cuencas en general poseen un intercambio biótico muy estrecho con las unidades biogeográficas que atraviesan. De esta manera, las partes altas de las cuencas poseen una influencia netamente Paranaense e incluso Amazónica, con aporte de especies tropicales, mientras que las partes bajas de las cuencas se vinculan más entre ellas y con el Chaco Húmedo y la provincia Pampeana, con elementos bióticos de áreas biogeográficas subtropicales templadas. Las principales causas de este patrón se deben fundamentalmente a una serie de eventos geomorfológicos influenciados principalmente por la orogenia andina, los que causaron el desplazamiento y cambios en las conexiones de los grandes ríos, en combinación con factores ecológicos y el grado de conexión actual de los ríos y de unidades biogeográficas circundantes, debido al efecto de borde, más que por el simple efecto de los ríos como vías de dispersión de especies. Este patrón biogeográfico queda ejemplificado por elementos geobióticos como las plantas trepadoras y epífitas (Guerrero *et al.*, 2018), las especies de araña *Pseudofluda pulcherrima* (Salticidae, Nadal, 2021) y *Xenonemesia platensis* (Pycnothelidae, Nicoletta *et al.*,



Fig. 3. *Potamotrygon motoro* (Potamotrygonidae), especie característica de la biota tropical que alcanza mayores latitudes en la provincia Esteros del Iberá. Foto: L. Lucifora.

Fig. 3. *Potamotrygon motoro* (Potamotrygonidae), a characteristic species of the tropical biota that reaches higher latitudes in the Esteros del Iberá province. Photo: L. Lucifora.

2022), la fauna de decápodos acuáticos (Collins *et al.*, 2011) y la fauna de serpientes mesopotámica (Arzamendia & Giraudo, 2009; Arzamendia *et al.*, 2015).

La provincia Esteros del Iberá está constituida por tres distritos (Fig. 4A): del Delta del Paraná, del Río Uruguay y de las Sabanas Inundables del Paraná (Arana *et al.*, 2021). De acuerdo al artículo 2 (sección C) del Código Internacional de Nomenclatura de Áreas (ICAN, Ebach *et al.*, 2018), para la provincia Esteros del Iberá se propone al Parque Nacional Iberá (28°07'03"S 57°17'18"W) como localidad tipo de la misma; para el distrito Delta del Paraná se propone como localidad tipo a la Reserva de la Biosfera Delta del Paraná (34°15'00"S 58°58'33"W); para el distrito del Río Uruguay se propone a la Isla Dolores (32°39'3"S 58°9'4"W) como localidad tipo; mientras que la Laguna Iberá (28°31'S 57°09'W) se propone como localidad tipo para el distrito Sabanas Inundables del Paraná. Los Esteros del Iberá se encuentran inmersos en el último distrito, el cual se describe a continuación.

Distrito de las Sabanas Inundables del Paraná

Ecorregión de las Sabanas Inundables del Paraná, Dinerstein *et al.*, 1995: 107.

Subregión Hidrosistemas de Planicies de Inundación, Matteucci, 2018b: 509.

Subdistrito de los Valles Inundables del Paraguay-Paraná, Apodaca *et al.*, 2019: 9.

Distrito de las Sabanas Inundables del Paraná, Arana *et al.*, 2021: 61.

Este distrito está conformado por ecosistemas relacionados funcionalmente, entre los que predominan los ambientes palustres (esteros y bañados, Fig. 4B) que interconectan extensos lagos poco profundos, unidos por cursos de agua de distinto orden y los Esteros están separados entre sí por extensos cordones arenosos (Neiff, 2001). La vegetación consiste esencialmente en bosques en galería de *Salix humboldtiana* (Salicaceae), *Tessaria integrifolia* (Asteraceae), *Sapium haematospermum* (Euphorbiaceae), y *Enterolobium contortisiliquum* y *Erythrina crista-galli* (Fabaceae), acompañados de

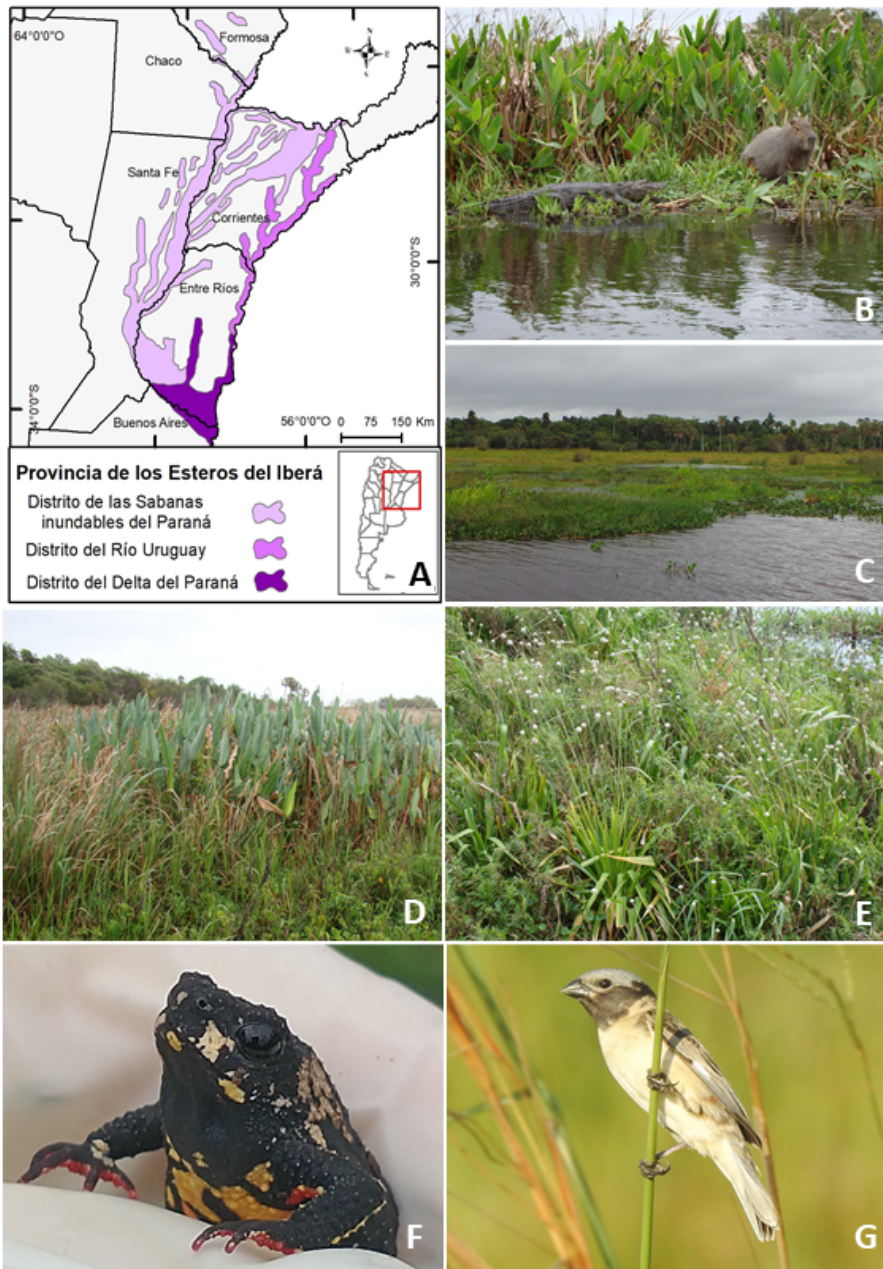


Fig. 4. Provincia Esteros del Iberá. A: Mapa de los distritos biogeográficos (tomado de Arana *et al.*, 2021). B: Ambiente típico de estero. C: Ambiente típico del distrito de las Sabanas Inundables del río Paraná. D: Vegetación palustre de *Thalia geniculata* (Marantaceae) y *Typha dominguensis* (Typhaceae). E: Sabana inundable con *Eriocaulon magnum* (Eriocaulaceae). Especies endémicas características del distrito de las Sabanas Inundables del río Paraná. F: *Melanophryniscus cupreuscapularis* (Bufonidae). G: *Sporophila iberensis* (Thraupidae). Fotos: B, C, D, E: M. Arana. F: N. Frank. G: S. De Lucca.

Fig. 4. Esteros del Iberá province. A: Map of biogeographical districts. B: Typical estero environment. C: Typical environment of the Paraná Flooded Savannas district. D: Wetland vegetation of *Thalia geniculata* (Marantaceae) and *Typha dominguensis* (Typhaceae). E: Flooded savannah with *Eriocaulon magnum* (Eriocaulaceae). Endemic species characteristics of the Paraná Flooded Savannas district. F: *Melanophryniscus cupreuscapularis* (Bufonidae). G: *Sporophila iberensis* (Thraupidae). Photos: B, C, D, E: M. Arana. F: N. Frank. G: S. De Lucca.

Annona emarginata (Annonaceae), *Psychotria carthagenensis* (Rubiaceae), *Zanthoxylum hyemale* (Rutaceae), *Cupania vernalis* (Sapindaceae) y *Guadua chacoensis* (Poaceae). Sobre albardones de reciente formación se encuentran comunidades dominadas por *Croton urucurana* (Euphorbiaceae) y *Cecropia pachystachya* (Urticaceae). Estos bosques alternan con ambientes abiertos con vegetación principalmente gramínea (Fig. 4C) de *Hymenachne grumosa* y *Paspalum repens* (Poaceae), *Cyperus giganteus* (Cyperaceae), *Thalia geniculata* (Marantaceae) y *Typha dominguensis* (Typhaceae) (Fig. 4D), acompañada de *Cephalanthus glabratus* (Rubiaceae), *Heteropterys glabra* (Malthaceae) y *Polygonum hydropiperoides* (Polygonaceae). Los sectores bajos, usualmente inundados, se hallan cubiertos por especies arraigadas palustres como *Thypha dominguensis* (Typhaceae), *Polygonum punctatum* (Polygonaceae), *Ludwigia peploides* (Onagraceae), *Eriocaulon magnum* (Eriocaulaceae, Fig. 4E). También acuáticas arraigadas con hojas flotantes que forman poblaciones densas, como *Hydrocleys nymphoides* (Alismataceae), *Nymphoides indica* (Menyanthaceae), *Nymphaea pedersenii* y *N. prolifera* (Nymphaeaceae) y plantas flotantes como *Pontederia azurea*, *P. crassipes* y *P. cordata* (Pontederiaceae).

Una particularidad de los esteros la constituyen los embalsados, estructuras formadas a partir de un conjunto de plantas flotantes, sobre el cual arraigan otras plantas, formando un complejo entramado vegetal, que retiene sedimentos y restos orgánicos, formando una estructura flotante de espesor variable. Cuando el embalsado alcanza el fondo de la laguna, por acumulación de los elementos del sustrato, ocurre la fijación del mismo, permitiendo el desarrollo de plantas leñosas. El sustrato de los embalsados fijos llega a poseer un espesor de 2 m y una antigüedad de aproximadamente 1000 años (Neiff, 2004). En estos embalsados ya fijos, en las proximidades de las lagunas, existen turberas formadas por *Sphagnum recurvum* y *S. perichaetiale* (Sphagnaceae, Vanni & López, 2014).

En el extremo noreste del Macrosistema

Iberá se encuentran fragmentos de selva higrófila marginal, con presencia de *Calophyllum brasiliense* (Calophyllaceae, Rodríguez *et al.*, 2009), *Sebastiania brasiliensis* (Euphorbiaceae), *Erythrina crista-galli* (Fabaceae), *Ficus luschnathiana* (Moraceae), *Myrsine lorentziana* (Myrsinaceae), *Citharexylum mondevidensis* (Verbenaceae) y *Cecropia pachystachya* (Urticaceae), que presentan adaptaciones morfológicas notables a las condiciones de anegamiento. Estas formaciones de selva higrófila no constituyen una entidad en sí mismas, sino que están enriquecidas con elementos de la vegetación circundante, en particular las especializadas en ambientes inundados (Kurtz *et al.*, 2014).

Los taxones endémicos que caracterizan a este distrito son, de acuerdo a Arana *et al.* (2021): *Rorippa bonariensis* var. *chacoensis* (Brassicaceae), *Lathyrus nigrivalvis* (Fabaceae), *Solanum pedersenii* (Solanaceae), *Baccharis albida* (Asteraceae); *Zizaniopsis villanensis* (Poaceae), *Zephyranthes correntina* (Amaryllidaceae), *Progonyleptes borellii* (Gonyleptidae), *Almafuerte vigorosa* y *Verita* sp. (Gnaphosidae), *Hoplias ambigua* (Erythrinidae), *Melanophryniscus cupreuscapularis* (Bufonidae, Fig. 4F), *Argenteohyla siemersi pedersenii* (Hylidae, Fig. 2D), *Physalaemus santafecinus* (Leptodactylidae); *Colobosaura kraepelini* (Gymnophthalmidae); y *Sporophila iberaensis* (Thraupidae, Fig. 4G). A estos endemismos se le adicionan en este trabajo, los siguientes taxones: *Trachelomonas cristata* var. *parvula*, *T. phiala*, *T. porteri*, *T. proboscidata*, *T. proboscidata* var. *robusta*, *T. spinigera* var. *densispina*, *T. spinigera* var. *robusta* y *T. vasculum* (Euglenaceae, Frenguelli, 1929); *Eunotia camelus* var. *arcuata*, *E. indica* var. *biggiba*, *E. indica* var. *gracilis*, *E. lunaris* var. *cuspidata*, *E. silviasalae*, *E. zygodon* var. *major*, *E. zygodon* var. *maxima* (Eunotiaceae, Frenguelli, 1933; Guerrero & Vouilloud, 2022); *Gomphonema correntinum*, *G. yberianse* (Gomphonemataceae); *Navicula muticopsis* var. *yberai* (Naviculaceae); *Pinnularia carambolae*, *P. divergens* var. *laticeps*, *P. microstauron* var. *semicruciatum* (Pinnulariaceae); *Stauroneis phoenicenteron* var. *correntina*, *S. phoenicenteron* var. *yberiana*

(Stauroneidaceae, Frenguelli, 1933; Swenson, 2020); *Isoetes pedersenii* (Isoetaceae) *Oxypetalum fontellae* (Apocynaceae), *Bernardia asplundii* (Euphorbiaceae), *Portulaca meyeri* var. *meyeri*, *P. meyeri* var. *rodrigoii* (Portulacaceae) y *Victoria cruziana* (Nymphaeaceae, Smith *et al.*, 2022), cuyo trazo individual es característico de este distrito.

La historia geológica del macrosistema Iberá ha sido extensamente estudiada y sintetizada por Orfeo (2005) y Brea & Zucol (2011). Sucintamente, podemos mencionar que Iberá es un extenso sistema de esteros, bañados, lagos someros y cursos de distinto orden interconectados, con características que lo convierten en un macrohumedal único en América del Sur (Orfeo, 2005), perteneciente a la cuenca del Plata, Chaco-Paranaense o Paraná-Uruguay.

La Cuenca del Plata, en el sureste de Sudamérica, es uno de los grandes sistemas fluviales del mundo, con orígenes geológicos que se remontan a la ruptura mesozoica de Gondwana (Potter, 1997; Ribeiro, 2006). Con una superficie total de más de 3 millones de km², esta cuenca hidrográfica es la quinta más grande del mundo, sólo superada por la cuenca del Amazonas en Sudamérica (Brea & Zucol, 2011). Los primeros estudios geológicos y paleontológicos fueron realizados por D'Orbigny, Darwin, Bravard y Bonpland (Brea & Zucol, 2011). El agua subterránea de este extenso sistema de drenaje carga el Acuífero Guaraní, uno de los mayores reservorios continentales de agua subterránea del mundo. La Cuenca del Plata puede dividirse en cuatro subcuencas geológica e hidrográficamente distintas: los sistemas de los ríos Paraná, Paraguay, Uruguay y del Plata. El Paraná es el más grande de los tres, constituyendo el 48,7% de la superficie total de la Cuenca del Plata y a la cual pertenece el macrosistema Iberá.

De acuerdo con Orfeo & Neiff (2008), el basamento de la cuenca del Paraná es fundamentalmente granítico, proveniente de la era Paleozoica. Esta cuenca comenzó a llenarse con sedimentos de origen continental y marino durante el Pérmico. Durante el Mesozoico se depositaron arenas, limos y arcillas de origen fluvio-lacustre de edad triásica. En el Jurásico predominaba un desierto, con dunas movilizadas por los vientos. Hace 133 millones

de años, a fines del Mesozoico, se produjeron importantes erupciones volcánicas, debido a la fragmentación de Gondwana, que depositaron lava basáltica sobre las areniscas eólicas (formación Serra Geral). Durante el Cenozoico, el levantamiento de la cordillera de los Andes ejerció una compresión que provocó la ruptura y hundimiento de la cubierta basáltica.

La conformación actual de los ambientes del macrohumedal comenzó con el retroceso del denominado Mar Paranaense (Fig. 5), una formación marina del Mioceno, de poca profundidad y aguas templadas a cálidas, que cubrió un amplio sector de la cuenca Chaco-Paranaense y la porción oriental de la Mesopotamia (Russo *et al.*, 1979; Orfeo, 2005, Brea & Zucol, 2011). Dicho mar interior penetró por el actual estuario del Río de la Plata y alcanzó la latitud de la ciudad de Corrientes (Teruggi, 1970). Este proceso estuvo controlado fundamentalmente por la orogénesis andina (Ramos, 1999). En el ámbito mesopotámico y pampásico, los depósitos pertenecientes a la mencionada transgresión marina miocénica se conocen con el nombre de Formación Paraná (Bravard, 1858). Entre el Mioceno superior y parte del Plioceno se produjo el retroceso del mar Paranaense, permitiendo que los depósitos de la formación Paraná fueran cubiertos por sedimentos fluviales (Aceñolaza, 2000, 2004), denominados formación Ituzaingó, ya reconocida en 1842 por D'Orbigny como Horizontes terciarios guaraníes ("Tertiare Guaranien", Brea & Zucol, 2011).

De acuerdo con Orfeo (2005), durante el Plioceno el río Paraná escurría por las actuales zonas del Iberá y la depresión del río Corrientes, situación ya advertida por Azara (1847), que menciona que el río Paraná cruzaba anteriormente por los actuales Esteros. A fines del Plioceno se concentraron en esas tierras deprimidas los excesos hídricos provenientes del norte, iniciando su actividad geológica el actual río Paraná. Movimientos tectónicos desencadenaron cambios en el diseño de escurrimiento de las aguas superficiales. Así, el cauce del Paraná fue migrando paulatinamente de sur hacia el noroeste hasta ocupar su actual posición a fines del Pleistoceno. En consecuencia, la depresión central del territorio correntino (depresión del Iberá)

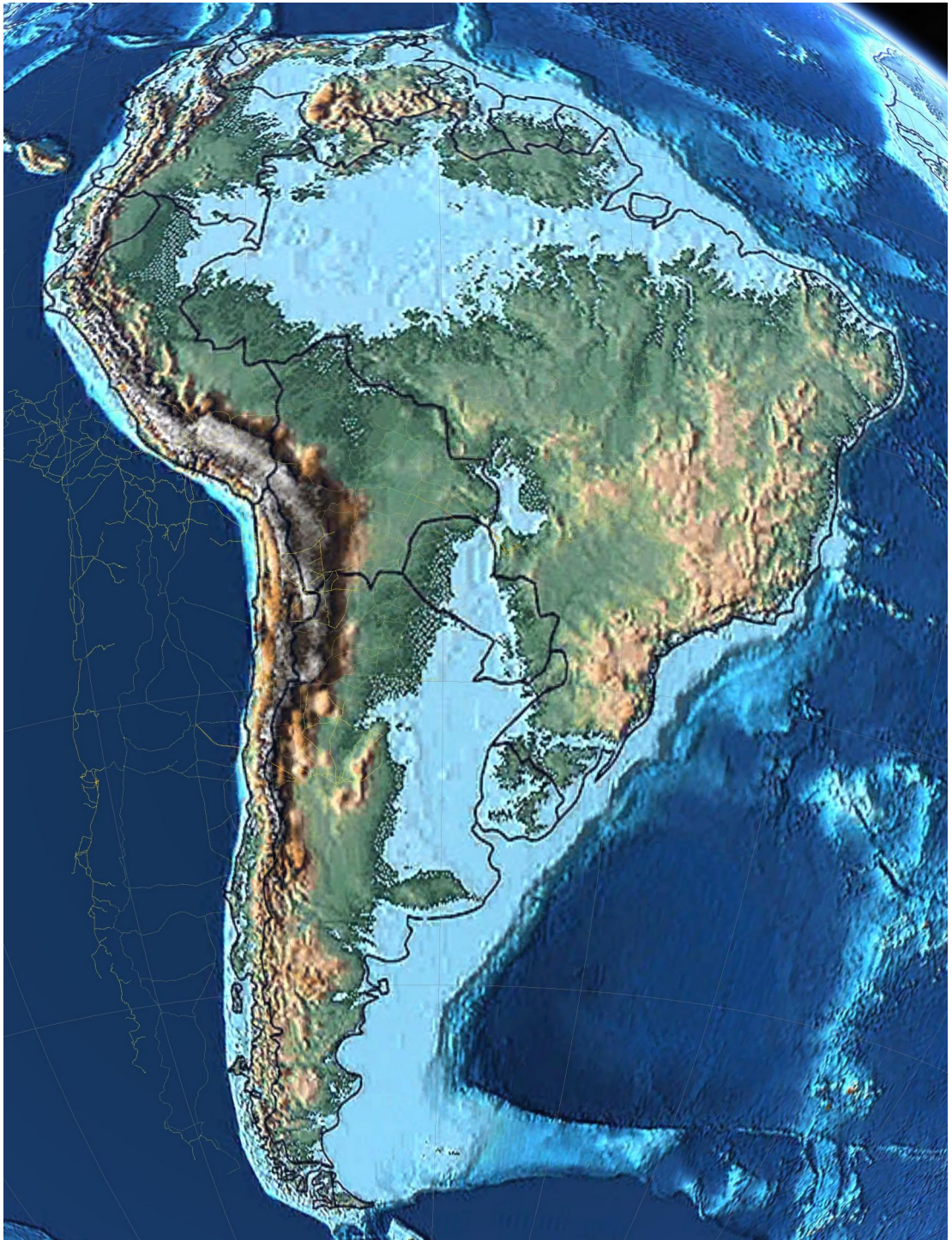


Fig. 5. La introgresión marina denominada mar Paranaense, hace aproximadamente 17 millones de años, durante el Mioceno Medio a Tardío (tomado de Arana *et al.*, 2021, modificado de Scotese, PALEOMAP Project; Scotese & Wright, 2018).

Fig. 5. The marine introgresion referred to as the Parana Sea, approximately 17 million years ago, during the Middle to Late Miocene (from Arana *et al.*, 2021, modified from Scotese, PALEOMAP Project; Scotese & Wright, 2018).

quedó desconectada del cauce principal del río Paraná en las inmediaciones de Ituzaingó, hace unos 10.000 años, de acuerdo con la edad de los sedimentos del albardón que, con escasos kilómetros de extensión, separa el Iberá del río Paraná (Orfeo & Neiff, 2008). El antiguo valle fluvial se transformó en una cubeta con muy escasa pendiente e ineficiente red de escurrimiento para evacuar los excesos hídricos de los últimos 3.000 años, cuando se instaló el clima actual. Esto dio lugar al desarrollo del macrohumedal Iberá actual, que pasó de ser un sistema lótico, dominado por los aportes fluviales, a un sistema léntico de lagunas, con predominancia de hidrófitos enraizados y plantas rizomatosas (Fig. 6) y fluctuaciones debidas al régimen de lluvias locales, alimentado fundamentalmente por precipitaciones y probablemente por el río Paraná (Orfeo, 2005). Este sistema léntico

conforma los esteros, de los cuales los del Iberá son los mayores, con 12000 km² de superficie. También destacan los Esteros de Santa Lucía, del Batel y del Batelito, del Riachuelo y del Maloyas, todos ellos vinculados a la cuenca del río Paraná.

Los estudios paleoflorísticos con elementos del Mioceno que incluyen impresiones foliares afines a los géneros *Ocotea*, *Paramyrciaria*, *Schinus*; fitolitos de palmeras afines a *Trithrinax* y *Copernicia*, y leños fósiles relacionados a los géneros *Anadenanthera*, *Parapiptadenia*, *Astronium* y *Solanum* (Brea *et al.*, 2013), así como los invertebrados y vertebrados registrados en la Formación Paraná, indican que el clima imperante era del tipo tropical a subtropical, más cálido que el presente para las mismas latitudes (Cione *et al.*, 2009; Pérez *et al.*, 2013) y los ambientes presentaban una gran heterogeneidad, con la existencia de



Fig. 6. Vegetación característica del sistema léntico de los Esteros del Iberá, con predominancia de hidrófitos enraizados y plantas rizomatosas. Foto: C. De Angelo.

Fig. 6. Characteristic vegetation of the lentic system of the Esteros del Iberá, with a predominance of rooted hydrophytes and rhizomatous plants. Photo: C. De Angelo.

diferentes tipos de paleocomunidades tanto arbóreas húmedas, con representantes de Polypodiaceae, Cyatheaceae, Aquifoliaceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae y Sapindaceae, bosques secos (Anacardiaceae y Fabaceae), y bosques de *Araucaria* y *Podocarpus*. La vegetación herbácea, representada por Azollaceae, Haloragaceae, Poaceae, Asteraceae, Polygonaceae, Onagraceae, y Amaranthaceae reflejan la presencia de vegetación vinculada con cuerpos de agua dulce (Brea *et al.*, 2013).

En el sector se han hallado restos fósiles de entre 35.000 y 50.000 años (Pleistoceno tardío) atribuidos a *Boa constrictor* (Boidae), extinta actualmente en la provincia Esteros del Iberá. Estos restos, en conjunto con otros de vertebrados y evidencia sedimentológica indicarían que el área de la provincia Esteros del Iberá era más húmeda y cálida, con una marcada influencia de fauna brasileña (Albino & Carlini, 2008). Los cambios explicados anteriormente en los ambientes de la provincia Esteros del Iberá, en particular los ocurridos durante el Pleistoceno generaron un proceso vicariante en las poblaciones de *Boa constrictor*: al este del río Paraguay, evolucionó *Boa constrictor amarali*, mientras que en el sector oeste del río Paraguay, a la misma latitud, en la actualidad habita la subespecie *Boa constrictor occidentalis*. Ambas subespecies están separadas por el distrito Chaqueño Oriental (provincia biogeográfica del Chaco, Arana *et al.*, 2021), área en donde la especie está ausente. Esto indicaría que, durante el Pleistoceno tardío, el cambio sufrido por los cauces de los ríos Paraná y Uruguay, junto a las alteraciones climáticas, habrían provocado la extinción de varios elementos faunísticos amazónico-paranaenses en la provincia (Cione *et al.*, 2009; Carvalho & Albert, 2011), tal cual lo sucedido con *Boa constrictor* (Albino & Carlini, 2008), e incorporando elementos bióticos de las provincias biogeográficas circundantes, generando la geobiota actual característica del distrito de las Sabanas Inundables del Paraná y de la provincia biogeográfica Esteros del Iberá en general. En relación con lo expresado, es de destacar que las especies de Caimaninae *Caiman latirostris* y *C. yacare* (Alligatoridae),

presentes actualmente en la provincia Esteros del Iberá, constituyen un relicto de una distribución ancestral más amplia durante el Neógeno (Bona *et al.*, 2013).

Agradecimientos

Se desea realizar un especial agradecimiento a Amelia Vouilloud (Universidad Nacional de La Plata), Sara Isasmendi y María Taboada (Fundación Miguel Lillo) por brindar bibliografía, a Carlos De Angelo (Universidad Nacional de Río Cuarto), Luis Lucifora (Instituto Nacional de Limnología, INALI), Juan Diego Baldo (Instituto de Biología Subtropical, CONICET- Universidad Nacional de Misiones), Nora Celeste Frank (Fundación Protección Ñacaniná), Andrés Gonzalez (Museo de Historia Natural, Montevideo, Uruguay), Adrián Di Giacomo (Centro de Ecología Aplicada del Litoral, CECOAL-CONICET) y Sabina De Lucca por facilitar varias de las fotos que ilustran este trabajo. Un especial agradecimiento a Karina Echavarría (ICBIA) y Evangelina Natale (Universidad Nacional de Río Cuarto) por su trabajo en los mapas, a la Universidad Nacional de Río Cuarto, por las facilidades brindadas para realizar este trabajo, a Carolina Peichoto por su excelente trabajo editorial y a dos revisores anónimos, cuyos comentarios contribuyeron a mejorar el manuscrito.

Bibliografía

- ACEÑOLAZA, F. G. (2000). La Formación Paraná (Mioceno medio): Estratigrafía, distribución regional y unidades equivalentes. *Correlación Geológica* 14: 9-28.
- ACEÑOLAZA, F. G. (2004). Paleobiogeografía de la región Mesopotámica. En ACEÑOLAZA, F. G. (ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*. Miscelánea 12: 25-30.
- ALBINO, A. M. & CARLINI, A. A. (2008). First Record of *Boa constrictor* (Serpentes, Boidae) in the Quaternary of South America. *Journal of Herpetology* 42: 82-88.
- APODACA, M. J., KATINAS, L. & GUERRERO, E. L. (2019). Hidden areas of endemism: Small units in the South-eastern Neotropics. *Systematics and Biodiversity* 17: 425-438.

- ARANA, M. D., NATALE, E., OGGERO, A., FERRETI, N., ROMANO, G., MARTÍNEZ, G., POSADAS, P. & MORRONE, J. J. (2021). Esquema biogeográfico de la República Argentina. *Opera lilloana* 56: 1-240.
- ARBO, M. M. & TRESSENS, S. G. (2002). Flora del Iberá. EUDENE, Corrientes.
- ARZAMENDIA, V. & GIRAUDO, A. R. (2009). Influence of large South American rivers of the Plata Basin on distributional patterns of tropical snakes: A panbiogeographical analysis. *Journal of Biogeography* 36: 1739-1749.
- ARZAMENDIA, V., GIRAUDO, A. R. & BELLINI, G. P. (2015). Relaciones biogeográficas de los grandes ríos de la cuenca del Plata basadas en ensamblajes de serpientes. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 674-684.
- AZARA, DE F. (1847). Descripción e historia del Paraguay y del Río de la Plata. Imprenta de Sánchez, Madrid. Disponible en: https://www.cervantesvirtual.com/obra-visor/descripcion-e-historia-del-paraguay-y-del-rio-de-la-plata--0/html/ff6cca86-82b1-11df-acc7-002185ce6064_6.html
- BAIGÚN, C. R. M. & MINOTTI, P. G. (2021). Conserving the Paraguay-Paraná Fluvial Corridor in the XXI Century: Conflicts, Threats, and Challenges. *Sustainability* 13: 5198. <https://doi.org/10.3390/su13095198>
- BONA, P., RIFF, D. & GASPARINI, Z. (2013). Los Alligatoridae del Mioceno tardío de Argentina: el registro más austral de cocodrilos neógenos en América del Sur. En BRANDONI, D. & J. I. NORIEGA (eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14: 84-96.
- BRAVARD, A. (1858). Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná. Imprenta del Registro Oficial, Paraná. 107 p. (Reimpresión Imprenta del Congreso de la Nación, 1995).
- BREA, M. & ZUCOL, A. F. (2011). The Paraná-Paraguay Basin: Geology and Paleoenvironments. En ALBERT, J. & R. REIS (eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*, pp. 68-87. University of California Press, California.
- BREA, M., ZUCOL, A. F. & FRANCO, M. J. (2013). Paleoflora de la Formación Paraná (Mioceno Tardío), Cuenca Chaco-Paranaense, Argentina. En BRANDONI, D. & J. I. NORIEGA (eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14: 28-40.
- BURKART, A. (1947). Parque mesopotámico En HAUMAN, L., A. BURKART, L. R. PARODI, & A. L. CABRERA (eds.), *La vegetación de la Argentina*. Tomo VIII: 91-142.
- BURKART, R. N., BÁRBARO, O., SANCHEZ, R. O. & GÓMEZ, D. A. (1999). Ecorregiones de la Argentina. Buenos Aires: Administración de Parques Nacionales y Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable.
- CABRERA, A. L. (1949). Las comunidades vegetales de los alrededores de La Plata (prov. de Buenos Aires, Rep. Argentina). *Lilloa* 20: 269-347.
- CABRERA, A. L. & DAWSON, G. (1944). La selva marginal de Punta Lara en la ribera argentina del Río de la Plata. *Revista Museo de La Plata, Nueva Serie, Sección Botánica* 5: 267-382.
- CABRERA, A. L. (1951). Territorios fitogeográficos de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 4: 21-65.
- CABRERA, A. L. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1-42.
- CABRERA, A. L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. En KUGLER, W. F. (ed.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2: 1-85.
- CAJADE, R., ETCHEPARE, E. G., FALCIONE, C., BARRASSO, D. A. & ALVAREZ, B. B. (2013). A new species of Homonota (Reptilia: Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) endemic to the hills of Paraje Tres Cerros, Corrientes Province, Argentina. *Zootaxa* 3709: 162-176.
- CARNEIRO, J., DUTRA, G. M., NOBRE, R. M., PINHEIRO, L. M. D., OLIVA, P. A. C., SAMPAIO, I., SCHNEIDER, H. & SCHNEIDER, I. (2021). Evidence of cryptic speciation in south American lungfish. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 59: 760-771.
- CARNEVALI, R. & CARNEVALI, R. P. (2008). Diversidad vegetal del Macrosistema Iberá. En BASTERRA N. I., J. J. NEIFF (dirs.), & S. L. CASCO (comp.), *Manual Biodiversidad de Chaco, Corrientes, y Formosa*, pp. 163-176. Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes.
- CARPINTERO, D. L., GUILBERT, E. & DE MAGISTRIS, A. A. (2022). *Paranotella taragui*, a curious new genus and new species of Tingini (Heteroptera: Tingidae) from Argentina. *Revista Chilena de Entomología* 48: 807-811.
- CARVALHO, T. & ALBERT, J. (2011). The Amazon-Paraguay divide. En ALBERT J. S. & R. E. REIS (eds.), *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*, pp. 193-202. University of California Press, Los Angeles.
- CIONE, A. L., DAHDUL, W. M., LUNDBERG, J. G. & MACHADO-ALLISON, A. (2009). *Megapiranha*

- paranensis*, a new genus and species of Serrasalmidae (Characiformes, Teleostei) from the Upper Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 350-358.
- COLLINS, P. A., GIRI, F. & WILLINER, V. (2011). Biogeography of the freshwater decapods in the La Plata Basin, South America. *Journal of Crustacean Biology* 31: 179-191.
- DINERSTEIN, E., OLSON, D. M., GRAHAM, D. J., WEBSTER, A. L., PRIMM, S. A., BOOKBINDER, M. P. & LEDEC, G. (1995). A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. The World Bank, Washington, D. C.
- EBACH, M. C. (2015). Origins of biogeography: The role of biological classification in early plant and animal geography. Springer, Cham, Suiza.
- EBACH, M. C., MORRONE, J. J., PARENTI, L. R. & VILORIA, Á. L. (2018). International Code of Area Nomenclature. *Journal of Biogeography* 35: 1153-1157. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01920.x>
- EBACH, M. C. & PARENTI, L. R. (2015). The dichotomy of the modern bioregionalization revival. *Journal of Biogeography* 42: 1801-1808.
- ESCALANTE, T. (2009). Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 551-560.
- ESPINOSA ORGANISTA, D., AGUILAR, C., & ESCALANTE, T. (2001). Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. En LLORENTE-BOUSQUETS, J. & J. J. MORRONE (eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*, pp. 31-37. Las Prensas de Ciencias, Ciudad de México.
- FERRO, I. & MORRONE, J. J. (2014). Biogeographic transition zones: A search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 1-12. <https://doi.org/10.1080/14772000.2022.2025946>
- FONTENELLE, J. P., MARQUES, F. P. L., KOLMANN, M. A. & LOVEJOY, N. R. (2021). Biogeography of the neotropical freshwater stingrays (Myliobatiformes: Potamotrygoninae) reveals effects of continent-scale paleogeographic change and drainage evolution. *Journal of Biogeography* 48: 1406-1419. <https://doi.org/10.1111/jbi.14086>
- FRENGUELLI, J. (1929). *Trachelomonas* de los esteros de la región del Yberá en la Provincia de Corrientes, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 33: 563-568.
- FRENGUELLI, J. (1933). Contribuciones al conocimiento de las Diatomeas Argentinas. VII. Diatomeas de la región de los Esteros del Ybera (en la Provincia de Corrientes). *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 37: 365-475.
- GUERRERO, E. L., APODACA, M. J., DOSIL-HIRIART, F. D., & CABANILLAS, P. A. (2018). Análisis biogeográfico de los humedales del sistema fluvial del Río de la Plata basado en plantas trepadoras y epífitas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 1190-1200.
- GUERRERO, J. M. & VOUILLOUD, A. A. (2022). Taxonomic revision of *Eunotia luna* var. *aequalis* f. *paucistriata* Frenguelli and *E. luna* var. *aequalis* f. *major* Frenguelli: analysis of type material, lectotypification and current taxonomic status. *Phytotaxa* 561: 291-300.
- KURTZ, B. C., CARIS, E. A. P. & SCARANO, F. R. (2014). Heterogeneity of the woody flora of swamp forests in southeastern and southern Brazil. *Check List* 10, 1359-1379. <https://doi.org/10.15560/10.6.1359>
- MATTEUCCI, S. D. (2018a). Ecorregión Esteros del Iberá. En MORELLO J., S. D. MATTEUCCI, A. F. RODRÍGUEZ & M. SILVA (eds.), *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*, pp. 331-351. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires.
- MATTEUCCI, S. D. (2018b). Ecorregión Delta e Islas de los ríos Paraná y Uruguay. En MORELLO J., S. D. MATTEUCCI, A. F. RODRÍGUEZ & M. SILVA (eds.), *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*, pp. 501-545. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires.
- MENALLED, F. D. & ADÁMOLI, J. M. (1995). A quantitative phytogeographic analysis of species richness in forest communities of the Paraná River Delta, Argentina. *Vegetatio* 120: 81-90.
- MORRONE, J. J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- MORRONE, J. J. (2001). Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7: 297-300.
- MORRONE, J. J. (2007). Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 509-520.
- MORRONE, J. J. (2009). *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. Columbia University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- MORRONE, J. J. (2017) *Neotropical Biogeography: Regionalization and Evolution*. CRC Press.
- MORRONE, J. J. (2018). *Evolutionary Biogeography of the Andean Region*. CRC Press, Boca Ratón.
- MORRONE, J. J. & CRISCI, J. V. (1995). Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373-401.
- MORRONE, J. J., ESCALANTE, T., RODRÍGUEZ-TAPIA, G., CARMONA, A., ARANA, M. & MERCADO-GÓMEZ, J.

- D. (2022). Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 94: e20211167. <https://doi.org/10.1590/0001-376520220211167>
- NADAL, M. F. (2021). Description of a new species of *Pseudofluda* Mello-Leitão 1928 (Salticidae: Dendryphantini: Dendryphantina) from Chaco, Argentina. *Acta Arachnologica* 70: 107-116.
- NEIFF, J. J. (2001). Humedales de la Argentina: Sinopsis, problemas y perspectivas futuras. En CIRELLI, A. F. (ed.), *El Agua en Iberoamérica, funciones de los humedales, calidad de vida y agua segura*, pp. 83-112. CYTED, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.
- NEIFF, J. J. (2004). *El Iberá... ¿en peligro?*. Ed. Fundación Vida Silvestre, Argentina, Buenos Aires.
- NICOLETTA M., PANCHUK, J., PERALTA-SEEN, N. & FERRETTI, N. (2022). Description and sexual behavior of two new species of mygalomorph spiders (Araneae: Theraphosidae, Pycnothelidae), and first record of *Xenonemesia platensis* (Pycnothelidae) of Corrientes, Argentina. *Zoological Studies* 61: 62. <https://doi.org/10.6620/ZS.2022.61-62>.
- ORFEO, O. (2005). Historia geológica del Iberá, provincia de Corrientes, como escenario de biodiversidad. *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino II INSUGEO, Miscelánea*, 14: 71-78.
- ORFEO, O. & NEIFF, J. J. (2008). Esteros del Iberá: Un enorme laboratorio a cielo abierto. *Servicio Geológico Minero Argentino* 46: 415-425.
- Pérez, L. M., GRIFFIN, M. & MANCENIDO, M. O. (2013). Los macroinvertebrados de la Formación Paraná: historia y diversidad de la fauna bentónica del Mioceno marino de Entre Ríos, Argentina. En BRANDONI D. & J. I. NORIEGA (eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14: 56-70.
- PG_PN IBERA (2017). Plan de Gestión, Parque Nacional: Iberá. Administración de Parques Nacionales, Argentina.
- POI DE NEIFF, A. (ed.). (2003). *Limnología del Iberá. Aspectos físicos, químicos y biológicos de sus aguas*. Ed. EUDENE, Resistencia.
- POTTER, P. E. (1997). The Mesozoic and Cenozoic paleodrainage of South America: a natural history. *Journal of South American Earth Sciences* 10: 331-344.
- RAGONESE, A. E. & CASTIGLIONI, J. A. (1970). La vegetación del Parque Chaqueño. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 11: 133-166.
- RAMOS, V. (1999). Las provincias geológicas del territorio argentino. En *Geología Argentina*, Instituto de Geología y Recursos Minerales. *Anales* 29: 41-96.
- RECHE, V. & GALLARDO, F. (2022) Two new species of the Neotropical genus *Hydrelliaeucoila* (Cynipoidea: Figitidae: Eucoilinae), *Journal of Natural History* 56: 1-4, 227-239. <https://doi.org/10.1080/00222933.2022.2064249>
- RIBEIRO, A. C. (2006). Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotropical Ichthyology* 4: 225-246.
- RINGUELET, R. A. (1961). Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis (Buenos Aires)* 22: 151-170.
- Rodríguez, M. E., CARDOZO, A. E., KRAUCZUK, E. R., FONTANA, J. L. & IRIART, D. (2009). *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae): nuevo registro para la flora de la Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 44: 361-366.
- RUSSO, A., FERELLO, R. & CHEBLI, G. (1979). Llanura Chaco-Pampeana. II Simposio de Geología Regional Argentina, Academia Nacional de Ciencias, I: 139-184. Córdoba.
- SALA, S. E., VOUILLOUD, A. A. & HEGUILOR, S. (2018). Valve morphology of *Diploneis sudamericana* nov. sp. and *Diploneis elliptica* (Kützing) Cleve. *Nova Hedwigia, Beihefte* 147: 295-306.
- SANMARTÍN, I. 2012. Historical biogeography: Evolution in time and space. *Evolution: Education and Outreach* 5: 555-568. <https://doi.org/10.1007/s12052-012-0421-2>.
- SASSONE, A. B., GIUSSANI, L. M. & GUAGLIANONE, E. R. (2014). *Beauverdia*, a resurrected genus of Amaryllidaceae (Allioideae, Gilliesieae). *Systematic Botany* 39: 767-775.
- SCOTESE, C. R. & WRIGHT N. (2018). PALEOMAP Project. <https://www.earthbyte.org/paleodem-resourcescotese-and-wright-2018>.
- SMITH, L. T., MAGDALENA, C., PRZELOMSKA, N. A. S., Pérez-ESCOBAR, O. A., MELGAR-Gómez, D. G., BECK, S., NEGRÃO, R., MIAN, S., LEITCH, I. J., DODSWORTH, S., MAURIN, O., RIBERO-GUARDIA, G., SALAZAR, C. D., GUTIERREZ-SIBAUTY, G., ANTONELLI, A. & MONRO, A. K. (2022). Revised species delimitation in the giant water lily genus *Victoria* (Nymphaeaceae) confirms a new species and has implications for its conservation. *Frontiers in Plant Science* 13: 883151. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.883151>

- SWENSON, J. (2020). Diatoms of the Esteros del iberá. A taxonomic and ecological comparison of historic and contemporary collections. MS Thesis. Colorado University, Boulder. 88 pp.
- SZUMIK, C. A. & GOLOBOFF, P. (2004). Areas of endemism: An improved optimality criterion. *Systematic Biology* 53: 968-977.
- TAYLOR, P. G. (1989). The genus *Utricularia*, a taxonomic monograph. *Kew Bulletin Additional Series* 14: 1-724.
- TERUGGI, M. E. (1970). Bosquejo geológico del Paraguay y la Provincia de Corrientes. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 11: 1-16.
- VANNI, R. O. & LÓPEZ, M. G. (2014). Sobre la presencia de turberas en la Laguna del Iberá (Corrientes, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49: 341-346.
- VOUILLOUD, A., SALA, S. E. & HEGUILOR, S. (2018). Revision of the type material of *Diploneis zannii* Frenguelli (Bacillariophyceae). *Phytotaxa* 351: 239-245. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.351.3.5>