

## Novedoso hallazgo de egagrópilas para el Mioceno tardío de la Formación Andalhuala, provincia de Catamarca, Argentina

Norma L. NASIF<sup>1</sup>; Graciela I. ESTEBAN<sup>1</sup> y Pablo E. ORTIZ<sup>2</sup>

**Abstract:** *STRIKING RECORD OF PELLETS FROM THE LATE MIOCENE ANDALHUALA FORMATION, CATAMARCA PROVINCE, ARGENTINA.* We report the finding of two fossil bird pellets recovered from outcrops of Andalhuala Formation (Late Miocene), Santa María valley, Catamarca province, Argentina. The pellets are composed by several microvertebrate fossil bones and teeth included in a sandy matrix. We interpret that these structures were produced by the trophic activity of small predator, the “terror birds” (Phorusrhacidae, Psilopterinae), that lived in the area during the late Miocene. The pellets have centimetrical size scale, subovoid shape, and a highly calcareous matrix, and content highly concentrated and well preserved several cranial and postcranial fragmentary remains belonging to small rodents (Octodontidae and Cricetidae). Some long bones are nearly complete (diaphysis plus epiphyses), other bones are articulated and others are irregularly disposed. Some teeth show clear evidence of corrosion in enamel (pitting), due to digestive process of predators. This finding constitutes the oldest direct physic evidence of a bird pellet in South America and the oldest record of a cricetid rodent in this continent.

**Resumen:** *STREPSODISCUS AUSTRINUS PINILLA ET AL. (GASTROPODA, BELLEROPHONTOIDEA) Y FAUNAS ASOCIADAS DEL CÁMBRICO TARDÍO DEL ÁNGOSTO DE LA QUESERA, PROVINCIA DE SALTA.* En el presente trabajo se realiza un estudio paleontológico en la Formación Lampazar que aflora en la localidad Angosto de La Quesera, franja oeste de la Cordillera Oriental, provincia de Salta. En dicha unidad se ha registrado el género *Strepsodiscus* Knight (Gastropoda, Bellerophontoidea), el cual ha reforzado anteriores investigaciones que revelan una edad cámbrica tardía para la asociación fosilífera y los estratos portadores. En esta oportunidad se realiza un diagnóstico de la morfología funcional de la especie *Strepsodiscus austrinus* Pinilla et al., la cual se documenta asociada a trilobites característicos de la Biozona de *Parabolina frequens argentina* [*Parabolina (Neoparabolina) frequens* (Barrande), Olenidae indet., *Micragnostus* sp.], Hyolitha gen et sp. indet., placas de crinoideos y trazas fósiles de la ichnofacies de *Cruziana*.

**Key words:** Fossil pellets. Predator birds. Small mammals. Late Miocene. Northwestern Argentina. Cricetidae. Octodontidae. Oldest record.

**Palabras clave:** Egagrópilas fósiles. Aves depredadoras. Micromamíferos. Mioceno tardío. Noroeste argentino. Cricetidae. Octodontidae. Registro más antiguo

### Introducción

Numerosas especies de aves depredadoras producen, como resultado del proceso digestivo, un bolo de regurgitación que contiene los restos no digeridos de sus presas. Estas estructuras se forman en el estómago glandular de las aves y se conocen técnicamente como egagrópilas. El contenido de las mismas puede variar de acuerdo con la dieta del ave, incluyendo por lo general exoesqueletos de artrópodos, huesos, dientes, pelos, plumas, picos y uñas (Andrews, 1990).

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Instituto Superior de Correlación Geológica, Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Tucumán, Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 205, 4000, San Miguel de Tucumán, Argentina.

E-mail: norma\_nasif@yahoo.com.ar, graciela\_esteban@yahoo.com.ar

<sup>2</sup> Instituto Superior de Correlación Geológica, CONICET; Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 205, 4000, San Miguel de Tucumán, Argentina.

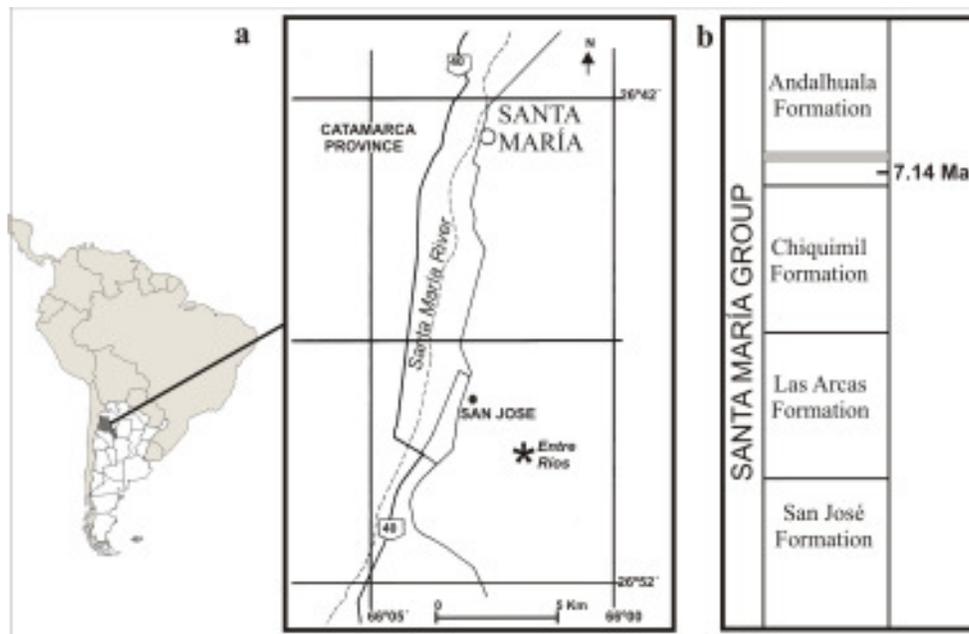
E-mail: peortiz@uolsinectis.com.ar

La preservación de egagrópilas en el registro fósil es un hecho poco frecuente, en particular porque la estructura se disgrega con mucha facilidad (Andrews, 1990; Tobien, 1977). Experiencias realizadas con egagrópilas modernas han indicado que su preservación casi completa requiere de condiciones bastante particulares. En ambientes húmedos una egagrópila mantiene su integridad sólo por tres o cuatro meses después de haber sido regurgitada, dependiendo de su grado de exposición a la intemperie, en tanto que en ambientes secos pueden preservarse durante varios años ya que sufren una deshidratación progresiva y completa (Pardiñas, 2004).

Existen escasos registros inequívocos de egagrópilas fósiles preservadas en todo su volumen, la más antigua procedente del Mioceno Medio de Nuevo México, Estados Unidos (Gawne, 1975). En América del Sur la cita más antigua de estas estructuras proviene de niveles referidos al Pleistoceno Medio-Superior de Argentina, en la provincia de Buenos Aires (Pardiñas, 2004).

En este trabajo comunicamos el hallazgo de dos egagrópilas fósiles tridimensionales, procedentes de los niveles inferiores de la Formación Andalhuala (Mioceno tardío), en la provincia de Catamarca, noroeste de Argentina (Figura 1) y describimos su contenido fosilífero. Asimismo, discutimos acerca del origen de estas estructuras y el rol de las aves forusracoideas como posibles formadores de egagrópilas y, por consiguiente, como contribuyentes subsidiarios al registro fósil de microvertebrados en América del Sur. Evaluamos, además, la relevancia del hallazgo de egagrópilas en el registro paleontológico como portadores de restos fósiles de pequeños vertebrados así como su utilidad en la reconstrucción de condiciones paleoambientales.

Abreviaturas institucionales: PVL, Colección Paleontología de Vertebrados Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.



**Figura 1. A,** ubicación geográfica de la localidad de Entre Ríos (=Chiquimil), en el valle de Santa María, provincia de Catamarca. **B,** columna estratigráfica del Grupo Santa María (Mioceno medio-superior) aflorante en la localidad de Entre Ríos. Los niveles portadores se indican con una banda gris.

## Procedencia geográfica y estratigráfica

Las egagrópilas fósiles proceden de los niveles inferiores de la Formación Andalhuala (entre 0-238 m a partir de la base), la que presenta extensos afloramientos en las proximidades de la localidad de Entre Ríos (=Chiquimil) (Figura 1). Esta localidad está ubicada unos 16 km al sur de la ciudad de Santa María, en el valle homónimo en la provincia de Catamarca, y es conocida desde principios del siglo XX por haber brindado una abundante fauna de vertebrados fósiles, particularmente mamíferos (Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981; Nasif *et al.*, 1995; 1997; Nasif, 1998; Bossi *et al.* 1999; Herbst *et al.* 2000). En esta localidad la Formación Andalhuala constituye la unidad superior del Grupo Santa María que incluye, además, a las Formaciones San José, Las Arcas y Chiquimil. La Formación Corral Quemado, la unidad superior del grupo, no se reconoce en este valle (Bossi y Palma, 1982). La Formación Andalhuala se extiende a lo largo de todo el valle con un espesor promedio de 1.200 m. Esta unidad está constituida, principalmente, por areniscas medianas a gruesas y areniscas conglomerádicas gris claras, macizas o con estratificación cruzada, que alternan con niveles limo-arenosos gris pardo amarillentos (a veces rojizos), bioturbados, paleosuelos poco definidos, capas tabulares de tobas blancas o intraconglomerados de sus fragmentos (Bossi *et al.*, 1999). Los estratos portadores de las egagrópilas se encuentran próximos a la toba de los niveles basales de esta Formación, datada en 7,14 Ma (Butler *et al.*, 1984; Latorre *et al.*, 1997; Bossi *et al.*, 2001).

## Descripción de las egagrópilas y su contenido

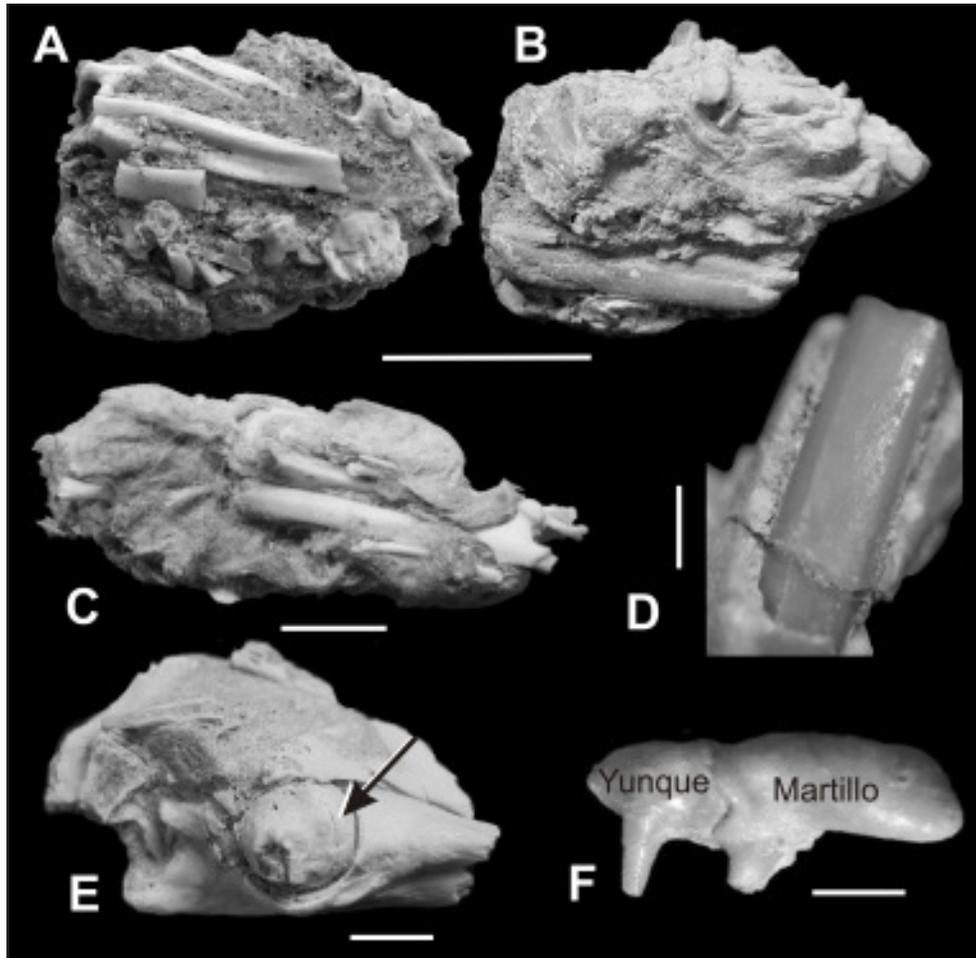
El material estudiado consiste en dos estructuras ovoides formadas por una masa de huesos altamente imbricados, incluidos en una matriz arenosa fuertemente cementada. La egagrópila más grande, PVL 6235, mide 19,0 mm de ancho, 40,0 mm de largo y 10,4 mm de espesor, mientras que el ejemplar PVL 6236 es ligeramente más pequeño, midiendo 16,0 mm de ancho, 31,0 mm de largo y 9,5 mm de espesor (Figura 2A, B). Las estructuras son morfológicamente muy similares a otras egagrópilas fósiles conocidas, aunque aquellas referidas al Pleistoceno presentan una matriz menos calcificada (Gawne, 1975; Pardiñas, 2004). Además, todas ellas son similares en forma y tamaño a las egagrópilas producidas por diferentes especies de aves rapaces modernas (Figura 2C).

Las egagrópilas contienen múltiples huesos craneanos y postcraneanos así como dientes aislados de pequeños mamíferos, en buen estado de preservación (Figura 2D, E, F). Algunos huesos están completos y otros se han preservado articulados (Figura 2E, F). Uno de los bolos fósiles (PVL 6235) fue parcialmente disgregado, revelando fragmentos de mandíbulas con molares, molares e incisivos aislados, osículos del oído medio articulados, vértebras, diáfisis de huesos largos no identificados, metapodios y falanges, todos ellos pertenecientes a pequeños roedores (Figuras 2 y 3). El buen estado de preservación de los huesos, articulados y casi completos, junto a la presencia de un suave piqueteado en el esmalte de los dientes (Figura 2D) constituyen rasgos similares a los presentes en los restos esqueléticos de mamíferos pequeños regurgitados por aves rapaces actuales, en particular las lechuzas (Andrews y Nesbit-Evans, 1983; Andrews, 1990; Kusmer, 1990). La variación en el tamaño de los huesos postcraneanos indicó la presencia de varios individuos en el conjunto y la morfología de los molares permitió la identificación de al menos tres especies de roedores, incluyendo un Octodontinae (Hystricognathi, Octodontidae) (Woods y Kilpatrick, 2005) y un Sigmodontinae (Muroidea, Cricetidae) (Musser y Carleton, 2005).

Los roedores octodóntidos constituyen un grupo endémico de América del Sur que se caracteriza por poseer el patrón de la superficie oclusal de sus molares en forma de "8" (Figura 3A). Uno de los

especímenes estudiados (fragmento de mandíbula con p4-m1) (Figura 3B) muestra diferencias morfológicas, tanto en el cuerpo mandibular como en el diseño oclusal de los molares, con los géneros fósiles reconocidos para esta subfamilia en el Mioceno tardío del noroeste argentino, *Phthoromys*, *Pseudoplataeomys* y *Neophanomys* (Rovereto, 1914; Verzi, 1999; Nasif y Esteban, 1999). Este ejemplar comparte múltiples rasgos con el género viviente *Octodontomys*: cresta masetérica orientada posteriormente, dientes euhipsodontes, mesofléxido e hipofléxido opuestos y distantes entre sí, ausencia de un pliegue secundario lingual en el lóbulo anterior del premolar y lóbulo anterior del primer molar redondeado (Verzi, 2001) (Figura 3A, B).

Otro de los restos recuperados corresponde a un fragmento de un segundo molar superior diminuto, atribuido a un roedor sigmodontino (Figura 3C, D, E). La morfología de las dos cúspides y el único flexo preservados señala una superficie oclusal simplificada y relativamente plana que se asemeja a los rasgos observados en el género viviente *Calomys*, por lo que este fragmentario material podría corresponder a un miembro de la Tribu Phyllotini (Steppan, 1995; Musser y Carleton, 2005).

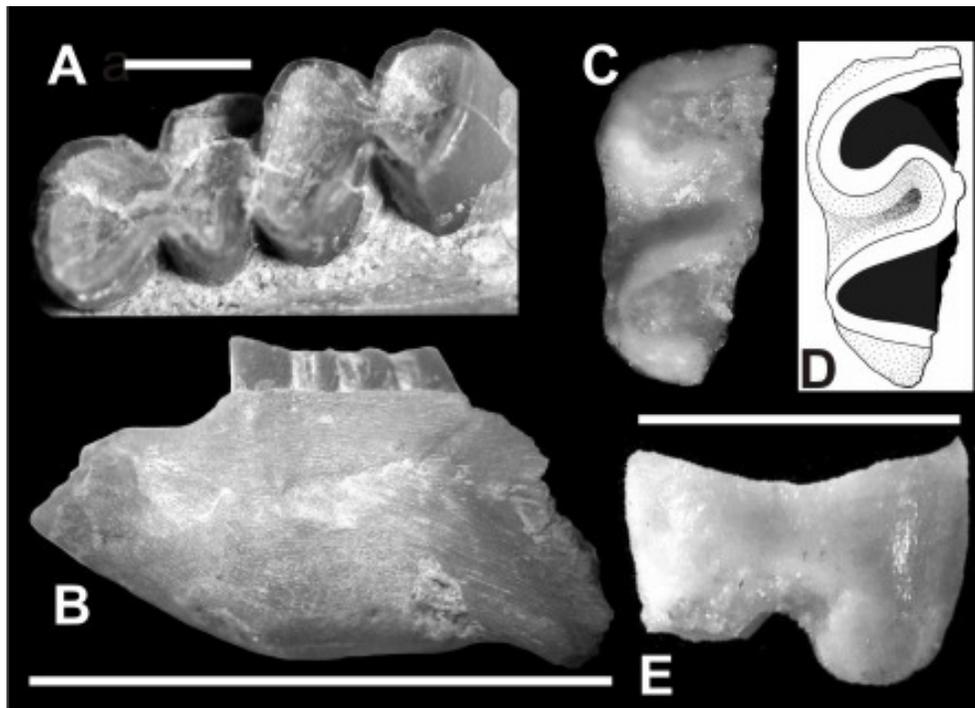


**Figura 2.** A, PVL 6235 y B, PVL 6236, egagrópilas fósiles. C, egagrópila moderna de lechuza (Strigiforme). D, PVL 6236, detalle de un incisivo de roedor mostrando el piqueteado suave en la superficie de esmalte. E, PVL 6235, detalle de una cabeza de fémur articulada en el acetábulo. F, oscículos del oído medio (yunque y martillo) articulados de un roedor pequeño. Las escalas corresponden a 10mm en A, B y C y a 1mm en D, E y F.

## Discusión

La depredación por aves rapaces es una de las causas principales de mortalidad de pequeños vertebrados y uno de los mecanismos más importantes en la formación de concentraciones de restos fósiles (Andrews, 1990). El papel de estas aves, en particular aquellas pertenecientes al Orden Strigiformes (búhos y lechuzas), como contribuyentes al registro fósil y arqueológico de pequeños vertebrados ha sido claramente establecido por numerosos autores (Dodson y Wexlar, 1979; Andrews, 1990; Avery, 1991, 1997; Fernández-Jalvo, 1996; Pardiñas, 1998). La presencia de marcas de corrosión en huesos y dientes constituye una clara evidencia de que las estructuras ovoideas estudiadas tienen su origen en la actividad depredadora de aves rapaces. Se ha reconocido que estas marcas, producidas por los procesos digestivos del depredador, son las mejores evidencias para identificar el origen de un agregado fosilífero de microvertebrados debido a su alto grado de especificidad y persistencia en la cadena de eventos tafonómicos (Andrews, 1990; Kusmer, 1990; Fernández-Jalvo y Andrews, 1992).

Estas evidencias permiten excluir a mamíferos carnívoros y a cocodrilos como probables generadores de estas estructuras, debido a que sus excretas presentan huesos y dientes con daños mucho más severos, incluyendo una alta fragmentación de los huesos por efecto de la masticación y superficies óseas muy corroídas por el pasaje de los restos a través del tracto digestivo completo y por una mayor acidez de los jugos digestivos (Andrews y Nesbit-Evans, 1983; Andrews, 1990). Por este motivo, además, los huesos y los dientes expulsados por los cocodrilos están desmineralizados, a tal punto que pierden la capa de esmalte, quedando expuesta sólo la dentina (Fisher, 1981).



**Figura 3.** Roedores pequeños recuperados de la egagrópila PVL 6235. **A, B**, Octodontinae indet. (Caviomorpha, Hystricognathi): **A**, vista oclusal de los p4-m1 (último premolar-primer molar inferiores). **B**, vista labial de un fragmento de mandíbula izquierda. **C-E**, fragmento de diente aislado de Sigmodontinae indet. (Cricetidae, Myomorpha): **C-D** vista oclusal. **E**, vista lingual. Las escalas corresponden a 1mm en A, C, D y E y a 10mm en B.

Una identificación más precisa de los productores de las egagrópilas aquí estudiadas es difícil. Además de las lechuzas, varias especies actuales de aves depredadoras y carroñeras producen egagrópilas, tales como urracas, gaviotas, águilas, halcones, cóndores y buitres (Andrews, 1990). Entre estas, las lechuzas son las que provocan el menor daño en los restos, debido a la baja acidez de los jugos gástricos. En este sentido, el estado de preservación de los huesos incluidos en las egagrópilas de la Formación Andalhuala se asemeja al de los restos óseos contenidos en los bolos de regurgitación de las lechuzas modernas (Andrews, 1990; Kusmer, 1990). Sin embargo, no hay registro de lechuzas en la Formación Andalhuala ni en otros depósitos coetáneos del noroeste argentino. Las únicas aves depredadoras conocidas para esta unidad geológica son aquellas incluidas en la Familia Phorusrhacidae (Ralliformes, Cariamae), un grupo extinto con un registro muy diverso en Argentina (Alvarenga y Höfling, 2003; Chiappe y Bertelli, 2006). Los forusrácidos, conocidos como las "aves del terror", tuvieron hábitos cursoriales y una morfología característica que incluía alas cortas, miembros posteriores largos y cráneos proporcionalmente grandes con un pico muy robusto. En el Cenozoico, durante el aislamiento de América del Sur, estas aves cumplieron un importante rol depredador junto a los marsupiales carnívoros (Chiappe y Bertelli, 2006).

En la Formación Andalhuala se han registrado dos especies de forusrácidos: *Andalgalornis steulleti* (Patagornithinae), de gran tamaño, y *Procariama simplex* (Psilopterininae), de un porte mucho menor (Alvarenga y Höfling, 2003). Cabe destacar que fragmentos del miembro posterior (un extremo proximal y uno distal de tarsometatarso) asignables a *Procariama* proceden de los mismos niveles estratigráficos en los que fueron halladas las egagrópilas. Existe, en general, una relación directa entre el tamaño del ave y el de la egagrópila (Andrews, 1990; Trejo y Ojeda, 2002). *Procariama* es de porte similar al de las chuñas actuales (*Cariamidae*: *Cariama cristata* y *Chunga burmeisteri*), aunque ligeramente más robusta, alcanzando casi 70 cm a la altura de la cabeza y una masa corporal de 10 kg (Alvarenga y Höfling, 2003). Las chuñas, que conforman un grupo monofilético con los forusrácidos, depredan sobre vertebrados pequeños y, como la mayor parte de las aves depredadoras, producen egagrópilas. Sobre esta base, nosotros sugerimos la posibilidad de que forusrácidos de pequeño tamaño, como *Procariama* (Figura 4), hayan producido egagrópilas y que fueran los depredadores que generaron las estructuras fósiles aquí estudiadas. No obstante, es necesario profundizar los estudios sobre el comportamiento trófico de las chuñas actuales que brinden información acerca de las modificaciones que sufren los huesos y los dientes digeridos por estas aves (Mayhew, 1977; Fernández-Jalvo, 1996). Tales estudios podrán proveer un mejor entendimiento del rol de los forusrácidos en la generación de asociaciones fosilíferas de microvertebrados.

Los rasgos derivado que portan los restos referibles a octodóntidos sugieren que el género *Octodontomys*, o alguna forma estrechamente emparentada, ya estaba presente en el Mioceno superior del noroeste de Argentina. Esto indica que al menos dos linajes de octodóntidos, uno con rasgos primitivos y el otro portador de rasgos más derivados, ya estaban presentes y en simpatria durante este período.

Cabe destacar, asimismo, la relevancia del fragmento de molar superior referible a un Cricetidae, ya que este diente constituye el registro más antiguo para este grupo en América del Sur (Pardiñas *et al.*, 2002). De hecho, el hallazgo amplía el biocron de la familia en el continente en al menos dos o tres millones de años respecto a registros previos (Reig, 1978; Verzi y Montalvo, 2008; Prevosti y Pardiñas, 2009) y demuestra empíricamente el arribo de cricétidos al continente durante el Mioceno tardío, tal como fue sugerido por Reig (1978; 1981; 1984; 1986), mucho antes del Gran Intercambio Biótico Americano.

Latorre *et al.* (1993) infirieron, sobre la base de evidencias sedimentológicas e isotópicas que indican un cambio en la vegetación del tipo C3 a C4, que entre los 7 y 6 Ma durante el Mioceno tardío, se habría producido modificaciones en las condiciones ambientales, desde húmedas a áridas, en los

valles intermontanos del noroeste argentino. La presencia de egagrópilas bien preservadas y de roedores octodontinos -típicos de áreas abiertas áridas y semiáridas- entre los taxones identificados, permiten convalidar las inferencias de condiciones más áridas para los niveles portadores de la Formación Andalhuala.

Finalmente, destacamos el gran potencial informativo que involucra el hallazgo de egagrópilas fósiles. Por una parte, permiten conocer una fauna de vertebrados de tamaño muy pequeño, extremadamente difíciles de detectar aisladamente y a simple vista en el campo con técnicas de prospección convencionales. Por otro lado, la presencia de egagrópilas fósiles permite evaluar la relación predador-presa en paleocomunidades, así como la reconstrucción del escenario paleoambiental en el que fueron producidas.



**Figura 4.** Reconstrucción de un "ave del terror" o forusrácido chico, *Procarriama* (Aves, Ralliformes) predando sobre un roedor, basado en las figuras 30 y 32 de Alvarenga and Höfling (2003).

## Agradecimientos

Los autores agradecemos a los Dres. F. Abdala, F. Novas, G. Rougier y J. Wilson por la revisión crítica del manuscrito. A E. Guanuco y D. García López por la realización de los dibujos. A la Secretaría de Ciencia y Técnica de la UNT (CIUNT) por el financiamiento de los proyectos 26/G 316 y 26/G 307 que posibilitaron el desarrollo de las investigaciones.

## Bibliografía

Alvarenga H. y Höfling E. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). *Papeis Avulsos de Zoologia* 43: 55-91.

- Andrews P. 1990. *Owls, Caves and Fossils. Predation, Preservation, and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with an Analysis of the Pleistocene Cave Faunas from Westbury-Sub-Mendip, Somerset, UK*. University of Chicago Press, Chicago, 231pp.
- Andrews P. y Nesbit-Evans E. 1983. Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology* 9: 289-307.
- Avery D. 1991. Micromammals, owls and vegetation change in the Eastern Cape Midlands, South Africa, during the last millenium. *Journal of Arid Environments* 20: 357-369.
- Avery D. 1997. Micromammal and the Holocene environment of Rose Cottage cave. *South African Journal of Science* 93: 71-87.
- Bossi G. E. y Palma R. 1982. Reconsideración de la estratigrafía del valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. En: *5 Congreso Latinoamericano de Geología* 1: 155-172. Buenos Aires.
- Bossi G. E., Muruaga C. y Gavriloff I. 1999. Ciclo Andino. Neógeno-Pleistoceno. Sedimentación. En: González Bonorino G., Omarini R. y Viramonte J., Eds., *14 Congreso Geológico Argentino*, Relatorio 1: 329-360. Salta.
- Bossi G., Georgieff S., Gavriloff I., Ibáñez L. y Muruaga C. 2001. Cenozoic evolution of the intramontane Santa María basin, Pampean Ranges, northwestern Argentina. *Journal of South American Earth Science* 14: 725-734.
- Butler R., Marshall L., Drake R. y Curtis G. 1984. Magnetic polarity stratigraphy and  $^{40}\text{K}$ / $^{40}\text{Ar}$  dating of Late Miocene and Early Pliocene continental deposits, Catamarca Province, NW Argentina. *Journal of Geology* 92: 623-636.
- Chiappe L. y Bertelli S. 2006. Skull morphology of giant terror birds. *Nature* 443: 9-29.
- Dodson P. y Wexlar D. 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology* 5: 275-284.
- Fernández-Jalvo Y. 1996. Small mammal taphonomy and the middle Pleistocene environments of Dolina, Northern Spain. *Quaternary International* 33: 21-34.
- Fernández Jalvo Y. y Andrews P. 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Sciences* 19: 407-428.
- Fisher D. C. 1981. Crocodylian scatology, microvertebrate concentrations, and enamel-less teeth. *Paleobiology* 7: 262-275.
- Gawne C. E. 1975. Rodents from the Zia Sand Miocene of New Mexico. *American Museum Novitates* 2586:1-25.
- Herbst R., Anzotegui L., Esteban G., Mautino L., Morton S. y Nasif N. 2000. Síntesis paleontológica del Mioceno de los valles Calchaquies, noroeste argentino. En: El Neógeno de Argentina, Aceñolaza F. y Herbst R., Eds. *Serie de Correlación Geológica* 14: 263-288.
- Kusmer K. 1990. Taphonomy of owl pellet deposition. *Journal of Paleontology* 64: 629-637.
- Latorre C., Quade J. y McIntoch W. C. 1997. The expansion of the C4 grasses and global changes in the Late Miocene: stable isotope evidence from the America. *Earth and Planetary Science Letters* 146: 83-96.
- Marshall L., R. Butler, R. Drake, G. Curtis, y R. Tedford. 1979. Calibration of the Great American Interchange. A radioisotope chronology for Late Tertiary interchange of terrestrial faunas between the Americas. *Science* 204: 272-279.
- Marshall L. y Patterson B. 1981. Geology and geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the valle de Santa María and Río Corral Quemado, Catamarca province, Argentina. *Fieldiana Geology* 9: 1-75.
- Mayhew D. 1977. Avian depredadores as accumulators of fossil mammal material. *Boreas* 6: 25-31.
- Musser G. y Carleton M. 2005. Superfamily Muroidea; pp. 894-1531 En: D. E. Wilson y D. M. Reeder, Eds., *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3ª edición. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Nasif N., Esteban G., Georgieff S., Musalem S., Gómez Cardozo C. y Villafañe W. 1995. Nuevos registros de mamíferos fósiles para la Formación Andalhuala (Terciario tardío) Valle de Santa María, provincia de Catamarca. *Libro de Resúmenes X Jornadas Argentinas de Mastozoología*. 47. La Plata.
- Nasif N., Esteban G., Musalem S. y Herbst R. 1997. Primer registro de Vertebrados fósiles para la Formación Las Arcas (Mioceno tardío), Valle de Santa María, Provincia de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 34: 538. Buenos Aires.
- Nasif N. 1998. Nuevo material de Eumysopinae (Echimyidae, Rodentia) del Terciario Tardío (Formación Andalhuala), Valle de Santa María, Provincia de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 35: 3-6. Buenos Aires.
- Nasif N. y Esteban G. 1999. Nuevo registro de *Neophanomys biplicatus* (Octodontidae, Caviomorpha) en el Terciario tardío del Noroeste argentino. *Ameghiniana* 37: 13R.
- Pardiñas U., D'Elía G. y Ortiz P. E. 2002. Sigmodontinos fósiles (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) de América del Sur: estado actual de su conocimiento y prospectiva. *Mastozoología Neotropical* 9: 209-252.
- Pardiñas, U. 1998. Roedores Holocénicos del sitio Cerro Casa de Piedra 5 (Santa Cruz, Argentina): Tafonomía y Paleoambientes. *Palimpsesto. Revista de Arqueología* 5: 66-90.
- Pardiñas U. F. 2004. Roedores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos como indicadores de ambientes hacia el Ensenadense cuspidal en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 41: 437-450.
- Prevosti F. y Pardiñas U. F. 2009. Comment on "The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae

- (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange" by D.H. Verzi and C.I. Montalvo [Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 267 (2008) 284-291]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 280: 543-547.
- Reig O. A. 1978. Roedores cricétidos del Plioceno superior de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Publicación del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"* 2: 64-190.
- Reig O. A. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae, Publicaciones del Museo Municipal de Mar del Plata* 1: 1-162.
- Reig O. A. 1984. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Revista Brasileira de Genética* 7: 333-365.
- Reig O. A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. Pp. 404-439. En: Vuilleumier F. y M Monasterio Eds., *High altitude tropical biogeography*, New York y Oxford: Oxford University Press.
- Riggs E. S. y Patterson B. 1939. Stratigraphy of late Miocene and Pliocene deposits of the Province of Catamarca (Argentina). With notes on the faune. *Physica* 14: 143-162.
- Rovereto C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1-227. Buenos Aires.
- Steppan S. 1995. Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana: Zoology, new series*, 80: 1-112.
- Tobien H. 1977. Eine Gewöllrest mit Megacricetodon (Rodentia, Mammalia) aus dem Obermiozän von Oningen (Baden Württemberg). *Berichte des Naturforschenden Freiburg* 67: 359-369.
- Trejo A. y Ojeda V. 2002. Identificación de egagrópilas de aves rapaces en ambientes boscosos y ecotonaes del Noroeste de la Patagonia argentina. *Ornitología Neotropical* 13: 313-317.
- Verzi D. H. 1999. The dental evidence of the differentiation of the ctenomyine rodents (Caviomorpha, Octodontidae, Ctenomyiinae). *Acta Theriologica* 44:263-282.
- Verzi D. H. 2001. Phylogenetic position of *Ahalosia* and the evolution of the extant Octodontinae (Rodentia, Caviomorpha, Octodontidae). *Acta Theriologica* 46: 243-268.
- Verzi D. H. y Montalvo C. I. The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 267 (2008) 284-291.
- Woods C. y Kilpatrick C. 2005. Infraorder Hystricognathi Brandt, 1985; pp. 1538-1600 En D. E. Wilson y D. M. Reeder Eds., *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3ª edición. The John Hopkins University Press, Baltimore.

