

ACTUALIZACIÓN DEL CONOCIMIENTO DE LOS ROEDORES DEL MIOCENO TARDÍO DE LA MESOPOTAMIA ARGENTINA: ASPECTOS SISTEMÁTICOS, EVOLUTIVOS Y PALEOBIOGEOGRÁFICOS



NORMA L. NASIF¹, ADRIANA M. CANDELA², LUCIANO RASIA², M. CAROLINA MADOZZO JAÉN¹ y RICARDO BONINI²

¹Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 205, 4000, San Miguel de Tucumán, Tucumán. norma_nasif@yahoo.com.ar, cmadozzo@gmail.com

²Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Paseo del Bosque S/N, 1900, La Plata, Buenos Aires. acandela@fcnym.unlp.edu.ar, lucianorasia@hotmail.com, rbonini@fcnym.unlp.edu.ar

Resumen. Los roedores registrados en el “Conglomerado osífero”, aflorante en la base de la Formación Ituzaingó (=“Mesopotamiense”, Mioceno Tardío, Edad Mamífero Huayqueriense), pertenecen al grupo de los caviomorfos. En esta unidad, éstos muestran una importante diversidad de especies, representantes de todas las superfamilias y casi todas las familias reconocidas en este infraorden. Presentan una notable variedad de patrones morfológicos, tales como rangos amplios de tamaño corporal y diferentes grados de complejidad dentaria e hipsodoncia. Ambos atributos, diversidad taxonómica y disparidad morfológica, le otorgan a las especies del “Mesopotamiense” una particular importancia para el entendimiento de aspectos evolutivos y biogeográficos en el contexto de la historia de los caviomorfos de América del Sur. A pesar de los avances recientes en la sistemática de estos roedores, particularmente de aquellos registrados en el “Mesopotamiense”, aún quedan por resolver numerosos aspectos referentes al número de especies y a sus afinidades filogenéticas. En este trabajo se actualiza el conocimiento sistemático de los Caviomorpha registrados en la Formación Ituzaingó (provincia de Entre Ríos, Argentina) y se proponen hipótesis preliminares acerca del significado biogeográfico y paleoambiental de algunas de las formas representadas en esta unidad.

Palabras clave. Roedores. Caviomorpha. “Mesopotamiense”. Mioceno Tardío. Entre Ríos. Argentina.

Abstract. UPDATE OF THE KNOWLEDGE ON THE LATE MIOCENE RODENTS FROM THE ARGENTINE MESOPOTAMIA: SYSTEMATIC, EVOLUTIONARY, AND PALEOBIOGEOGRAPHIC ASPECTS. Rodents recorded in the “Conglomerado osífero”, outcropping at the base of the Ituzaingó Formation (=“Mesopotamiense”, late Miocene, Huayquerian Land Mammals Age), are included in the Caviomorpha. Remains recovered in this unit show an important species diversity, encompassing all Caviomorph superfamilies and almost all the families recognized within the infraorder. Moreover, these rodents have a great variety of morphological patterns, such as wide body size ranges, and different degree of dental complexity and hypsodonty. Both attributes, taxonomic and morphological diversity, render Mesopotamian species important for the explanation of evolutionary and biogeographic aspects in the context of South American caviomorph history. In spite of the recent advances in the systematics of these rodents, in particular those from the “Mesopotamiense”, several aspects concerning the number of species and their phylogenetic affinities remain unresolved. In this contribution the systematic knowledge of Caviomorpha from the Ituzaingó Formation (Entre Ríos Province) is updated and preliminary hypotheses about the biogeographic and palaeoenvironmental significance of some of them are proposed.

Key words. Rodents. Caviomorpha. “Mesopotamiense”. Late Miocene. Entre Ríos Province. Argentina.

La fauna de roedores de la Mesopotamia argentina representada en el “Mesopotamiense” o “Conglomerado osífero” de la base de la Formación Ituzaingó, asignado al Mioceno Tardío (Edad Mamífero Huayqueriense), aflorante en la provincia de Entre Ríos (Cione *et al.*, 2000; Candela, 2005), integra el grupo de los Caviomorpha (=Hystricognathi de América del Sur). Se reconocen cuatro agrupaciones suprafamiliares en el Infraorden Caviomorpha: Cavoidea, Erethizontoidea, Chinchilloidea y Octodontoidea, que incluyen 12 familias con representantes fósiles y vivientes (McKenna y Bell, 1997) y una completamente extinta. Entre los caviomorfos de la Formación Ituzaingó se identifican miembros de cada una de las superfamilias y de casi

la totalidad de las familias reconocidas en este infraorden (*i.e.*, Hydrochoeridae, Dinomyidae, Erethizontidae, Echimyidae, Abrocomidae, Caviidae, Myocastoridae, Chinchillidae, Neoepiblemidae). Esta fauna muestra una importante diversidad taxonómica y disparidad morfológica que brinda un particular interés desde las perspectivas evolutivas, biogeográficas y paleobiológicas (Candela, 2005).

En esta contribución se brinda una síntesis actualizada del conocimiento de los roedores del “Mesopotamiense”, tomando la información proporcionada por Candela (2005) e incluyendo los nuevos datos vertidos en estudios más recientes (*e.g.*, Vucetich *et al.*, 2005, 2010, 2011; Nasif, 2010; Rasia y Candela, en prensa).

Cabe destacar que, a pesar de que el número de especies de caviomorfos reconocidas tradicionalmente en el “Mesopotamiense” ha sido sustancialmente reducido a base de los últimos aportes (Vucetich *et al.*, 2005, 2011; Nasif, 2010), la riqueza específica de estos roedores sigue siendo relativamente alta respecto de la identificada en otras faunas del Mioceno Tardío de Argentina. Asimismo, los caviomorfos representan el clado con mayor número de especies respecto de los restantes mamíferos reconocidos en esta unidad (véase otros capítulos de este volumen). Además, se discuten aspectos referidos a la posible significancia biogeográfica y paleoambiental de algunas de las formas representadas en esta unidad.

Los Dinomyidae son uno de los grupos mejor representados en el “Conglomerado osífero”. Su ubicación sistemática en el contexto de los caviomorfos es aún hoy controvertida, habiendo sido agrupados tanto entre los Erethizontoidea (Nasif, 2009, 2010 y en prep.) como entre los Chinchilloidea (Nedball *et al.*, 1996; Blanga-Kanfi *et al.*, 2009) en los estudios filogenéticos más recientes. Debido a esto, en el presente trabajo se opta por no referir esta familia a ninguna de las agrupaciones suprafamiliares reconocidas. Consistentemente, los restantes taxones del “Mesopotamiense” son tratados también a nivel de familia, hasta tanto la monofilia y composición de los principales linajes de caviomorfos sea esclarecida.

Por otra parte, en este trabajo se incluye a los Cardiomyinae (tradicionalmente ubicados entre los Caviidae) en la Familia Hydrochoeridae, siguiendo el criterio de los últimos estudios de revisión taxonómica y filogenia (Pérez, 2010a,b; Vucetich y Pérez, 2011; Vucetich *et al.*, 2011).

Abreviaturas. CINZ, Código Internacional de Nomenclatura Zoológica; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires; MLP, Museo de La Plata, Buenos Aires; MASP, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “Profesor Antonio Serrano”, Paraná; PVL, Paleontología Vertebrados, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, **P4–M3**, serie dentaria de mejilla superior; **p4–m3**, serie dentaria de mejilla inferior.

Los eretizóntidos

Los Erethizontidae, puercoespines del Nuevo Mundo, son un clado de caviomorfos, reconocidos en América del Sur desde el Eoceno tardío–Oligoceno tardío (Frailey y Campbell, 2004). Los puerco-espines vivientes de América del Sur y Central constituyen una de las radiaciones de mamíferos neotropicales adaptados a la vida arbórea y conforman entre éstos uno de los grupos restringidos a la Subregión Brasileña (*sensu* Hershkovitz, 1958) (Fig. 1). Con excepción de *Chaetomys subspino-*

sus Olfers, 1818, la totalidad de las especies vivientes de eretizóntidos neotropicales se incluyen en el género *Coendou* Lacépède, 1799 (Voss, 2011). A lo largo de su distribución, extendida desde el sur de México hasta el norte de Argentina y Uruguay, las especies neotropicales habitan en distintos tipos de selvas (*e.g.*, semidecidual, siempre verdes, en galería, atlánticas y de montaña) y áreas forestadas diversas (*e.g.*, cerrado, llanos venezolanos, catinga, pantanal) (Emmons y Feer, 1997; Redford y Eisenberg, 1992). Su comportamiento de locomoción, estrictamente arborícola, es expresado en rasgos de su anatomía ósea y muscular (Candela y Picasso, 2008) y de la morfología externa, entre los que se destacan la cola musculosa y fuertemente prensil, y las almohadillas plantares bien desarrolladas, con superficies rugosas óptimas para trepar (Grand y Eisenberg, 1982). Se alimentan esencialmente de frutos, semillas, hojas y brotes tiernos, que ingieren en las copas de los árboles, donde se desarrolla la mayor parte de su actividad (Emmons y Feer, 1997). Su masa corporal varía entre 1 kg, como en *Coendou nycthemera* Olfers, 1818, y alrededor de 5 kg, como en *C. prehensilis* Linnaeus, 1758 (Emmons y Feer, 1997). Una de las características que permiten reconocerlos fácilmente entre los caviomorfos es la presencia de púas que cubren casi todo su cuerpo.

En el “Conglomerado osífero” sólo fue reconocida una especie, *Paradoxomys cancrivorus* Ameghino, 1886, única representante del género (Vucetich y Candela, 2001; Candela, 2005; fig. 1A). Como en la mayoría de los eretizóntidos, *P. cancrivorus* tiene molares braquiodontes, de paredes convexas y fosétidas relativamente amplias que se cierran con relativamente escaso desgaste (a juzgar por la morfología del m2). Es interesante destacar que ciertos rasgos, como el tamaño relativo del incisivo respecto del de los molares, así como la altura relativamente baja del cuerpo mandibular, indican que *P. cancrivorus* estaría más estrechamente vinculado al clado conformado por *Erethizon* Cuvier, 1822 y *Coendou*, que a la radiación patagónica del Oligoceno tardío–Mioceno Medio (Candela, 2000, 2004, 2005; Vucetich y Candela, 2001). Por lo tanto, la clarificación de sus relaciones filogenéticas son potencialmente importantes en el marco del establecimiento del tiempo del origen y radiación de los puerco-espines vivientes. *Paradoxomys cancrivorus* supera en tamaño a cualquiera de las especies vivientes de América del Sur y Central y es comparable al gigante *C. magnus* (Lund, 1839), una especie del Pleistoceno Tardío de Lagoa Santa (Brasil). Junto con *Neosteiromys* Rovereto, 1914 (el puercoespín gigante del NOA; Candela, 2004; Candela y Picasso, 2008), *P. cancrivorus* se encuentra dentro del rango de

tamaño corporal de los más grandes puercoespines extintos de América del Sur.

Los dinómidos

Los Dinomyidae son caviomorfos de tamaño mediano a gigantesco, que incluyen una sola especie viviente, *Dinomys branickii* Peters, 1873, cuya distribución está restringida a las laderas selváticas orientales andinas desde Venezuela hasta Bolivia (White y Alberico, 1992). Sin embargo, en el pasado geológico esta familia tuvo una muy amplia distribución en la Región Neotropical (ver Candela y Nasif, 2006; Nasif, 2010).

La familia se conoce desde el Oligoceno tardío (Patterson y Wood, 1982; Nasif, 2010; Krapovickas y Nasif, 2011), habiéndose reconocido 32 géneros con cerca de 50 especies extintas (Mones, 1986) y registra su mayor diversidad en el Mioceno Tardío de Argentina, donde alcanzó una amplia distribución geográfica. En este sentido, hay registro de dinómidos en las formaciones Arroyo Chasicó,

“Epecuén”, El Morterito, Palo Pintado, Chiquimil (Miembro El Jarillal) y Andalhuala (Rovereto, 1914; Pascual *et al.*, 1966; Bondesio *et al.*, 1980; Marshall y Patterson, 1981; Herbst *et al.*, 2000; Nasif, 2010; Nasif *et al.*, 2006). En el “Conglomerado osífero”, los dinómidos están entre los componentes faunísticos más abundantes, con más de 30 especies descritas, incluidas en más de 10 géneros (ver Ameghino, 1885, 1886, 1891b; Kraglievich, 1926a, 1927, 1931, 1932; Cione *et al.*, 2000; Nasif *et al.*, 2004; Candela, 2005).

Según un estudio reciente de revisión integral de la familia que incluye por primera vez un análisis filogenético, basado en rasgos craneo-mandibulares y dentarios (Nasif, 2010), los Dinomyidae del Mioceno Tardío del Noreste de Argentina (NEA), registrados en el “Conglomerado osífero”, incluyen representantes de las dos únicas subfamilias justificadas como grupos monofiléticos y divergentes entre sí: Potamarchinae y Eumegamyinae (ver clasificaciones previas en Mones, 1981, y McKenna y Bell, 1997). Entre los Potamarchinae, dinómidos protohipsodontes de porte chico a mediano, se reconocen: *Paranamys typicus* Scalabrini *in* Ameghino, 1889 (Fig. 2.1–3), una especie que casi dobla en tamaño a la otra especie de este género registrada en la Formación Chiquimil (de Edad Mamífero Chasiquense; Mioceno Tardío), aflorante en la provincia de Catamarca (noroeste de Argentina, NOA) (Nasif, 2006; 2010 y en prep.); *Potamarchus murinus* Burmeister, 1885, caracterizado principalmente por presentar los márgenes del esmalte de los lofos/lófidios muy crenulados y en doble capa (Fig. 2.4–6) y *Potamarchus sigmodon* Ameghino, 1891 (ver Ameghino, 1891b), una especie endémica del “Mesopotamiense”, sólo conocida por su holotipo en mal estado de preservación y caracterizada por presentar en la mandíbula la fosa masetérica superficial y la sínfisis muy corta. Cabe destacar que *P. murinus* fue citada en la Formación Salicas, provincia de La Rioja (Tauber, 2005) y en Río Acre, Brasil (Frailey, 1986), aunque los materiales asignados en estas áreas necesitan de una revisión y no se descarta que correspondan a nuevas especies de este género (Nasif, 2010). Respecto de *Paranamys typicus*, cabe mencionar que su holotipo (MASP 6) estuvo perdido por mucho tiempo y una vez encontrado fue descrito detalladamente y clasificado como una especie de *Drytomomys* Anthony, 1922 (ver Candela y Nasif, 2006). Sin embargo, una nueva revisión con material adicional asignable a *P. typicus* (MLP 15-250, Fig. 2.6), así como, la integración de estos taxones en el análisis filogenético de la familia, justifican la reasignación sistemática de esta especie aquí presentada (ver también Nasif, 2010).



Figura 1. Mapa de América del Sur indicando la ubicación de las localidades mencionadas en el texto y subdivisiones de la Región Neotropical según Hershkovitz (1958). 1, Urumaco, Venezuela; 2, Acre, Brasil; 3, “Mesopotamiense”, Argentina.

Entre los Eumegamylinae, dinómidos euhipsodontes de tamaño mediano a gigantesco, donde se integra la única especie viviente de la familia, se registra como una forma basal *Gyriabrus* Ameghino, 1891 (ver Ameghino, 1891b). Este es un género endémico del “Mesopotamiense”, caracterizado por presentar un plan pentafodonte en sus molares, con una capa conspicua de cemento entre los lófidios, con el cierre temprano del anterofléxido/ anterofosétida lingual y el margen anterior de la sínfisis alineado por arriba del nivel alveolar de la serie dentaria (Nasif, 2010). De las ocho especies nominadas en este género (ver Mones, 1981), sólo dos se reconocen como válidas, *G. holmbergi* Ameghino, 1885 (Fig. 2. 7–9) y *G. rebagliatti* Kraglievich, 1932, ya que las restantes están descriptas en base a dientes aislados y presentan dudas sobre el número y repositorio de los ejemplares originalmente asignados. El género *Tetrastylus* Ameghino, 1886, considerado uno de los taxones más diversos entre los dinómidos, con ocho especies reconocidas tradicionalmente (Mones, 1981; McKenna y Bell, 1997) y cinco de ellas registradas en el Mioceno Tardío del NEA, no se justifica como un grupo monofilético en las hipótesis filogenéticas más parsimoniosas obtenidas hasta el presente (Nasif, 2010 y en prep.). La mayoría de las especies tradicionalmente incluidas en “*Tetrastylus*” constituyen grupos naturales soportados por caracteres del cráneo y/o la mandíbula, pero habrían derivado independientemente en la evolución de los dinómidos. Se considera válida la especie tipo del género, *T. laevigatus* (Ameghino, 1885) Ameghino, 1886, con un abundante registro en el “Mesopotamiense” y recientemente registrada también en la Formación Chiquimil (NOA) (Nasif, 2010). Si bien el tipo de la especie (Ameghino, 1889, p. 210, láms. 22, fig. 3 y 23, fig. 6) está actualmente extraviado (Noriega com. pers.) hay varios ejemplares bien preservados (depositados en MACN y MLP) que se atribuyen a *T. laevigatus* (ver Kraglievich, 1932; Nasif, 2010) (Fig. 2.10–12). Este es un dinómido de tamaño semejante al de *D. branickii* que presenta, entre otros rasgos, incisivos inferiores más altos que anchos, de trayectoria posterior cercana al margen alveolar; molares con lófidios moderadamente oblicuos y con la región del protocónido (extremo anterolabial del diente, donde los dos primeros lófidios están fusionados) proyectada anteriormente en forma de “horquilla”. “*Tetrastylus*” *diffisus* Ameghino, 1886, y “*Tetrastylus*” (*Protelicomys*) *atavus* Kraglievich, 1931, registradas en el “Mesopotamiense”, son dinómidos de tamaño mayor al de *T. laevigatus*, pero comparable al de “*T. walteri*” Paula Couto, 1951, del Plioceno o Pleistoceno de Río Acre, Brasil. Estos taxones difieren en varios rasgos

de la mandíbula y la dentición, indicativo de su posible evolución independiente en la historia de los dinómidos euhipsodontes (Nasif, 2010).

Respecto de las otras especies de “*Tetrastylus*” del noroeste de Argentina (NEA), “*T. aguilari*” Kraglievich, 1932 fue nominada sobre la base de un único ejemplar: “un fragmento de rama mandibular izquierda, con incisivo, m1 y los alvéolos del p4 y el m2” (Kraglievich, 1932, p. 218). Este ejemplar no fue descripto por Kraglievich, quien sólo menciona: “su tamaño es como *T. laevigatus*, pero el m1 es más pequeño” (Kraglievich, 1932, p. 218) y brinda algunas dimensiones del diastema y los dientes; tampoco hay ilustraciones. Según refieren Kraglievich (1934) y Mones (1981), este ejemplar estuvo depositado en el Museo Regional de Corrientes, aunque no se conoce su número de repositorio (Mones, 1986) y en la actualidad se encuentra perdido (J. Noriega, com. pers.). En suma: el tipo de “*Tetrastylus aguilari*” no fue debidamente diagnosticado y/o descripto, ni ilustrado, al presente está perdido y no se conocen otros ejemplares referidos a la especie. Por estas razones debe ser declarada como *nomen nudum* de acuerdo con las reglas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

“*Tetrastylus*” *robustus* Kraglievich, 1932, fue nominada en base al ejemplar MACN 5821, un p4 izquierdo aislado, que previamente fuera referido por Ameghino (1889) a “*Megamys laurillardii*”. La morfología de este premolar: euhipsodonte, de forma perimetral subtriangular, con un plan oclusal tetralofodonte, fléxidos comparativamente anchos, lófidios ondulados, diámetro anteroposterior (DAP) de 15 mm y diámetro transversal (DT) de 12 mm, es muy semejante a la del único ejemplar (PVL 1040, p4 izquierdo) que soporta la especie “*Tetrastylus*” *angustidens* Rusconi, 1934, procedente del Plioceno Tardío (Puelchense) de la localidad de Villa Ballester, provincia de Buenos Aires. A su vez, el diseño oclusal y las dimensiones de estos p4 son semejantes a los molares de *Carlesia pendolai* Kraglievich, 1926 (ver Kraglievich, 1926a) (holotipo MACN 3986), única especie conocida para el género, procedente del Mioceno Tardío del NEA. En este sentido, se considera conveniente establecer una sinonimia, aunque no a nivel específico, debido a que el holotipo de *C. pendolai* no tiene preservado el p4 (si bien la forma del alvéolo también es subtriangular). Además, los dientes aislados no resultan suficientes para asignar taxonómicamente a ningún dinómido euhipsodonte, debido a la amplia variación ontogenética y filogenética de los molares en estos roedores (Nasif, 2010). Por estas razones ambos ejemplares deben asignarse a *Carlesia* sp.

hasta tanto se encuentren ejemplares más completos. Esta sinonimia extiende el biocrón y amplía la distribución geográfica de *Carlesia* hasta el Plioceno y centro este de Argentina, respectivamente.

Los dinómidos gigantes registran su mayor diversidad en el Mioceno Tardío del NEA: *Carlesia pendolai*, *Eumegamys paranensis* Kraglievich, 1926 (ver Kraglievich, 1926a) (Fig. 2.13–15), *Isostylomys laurillardii* (Ameghino) Kraglievich, 1926 (ver Kraglievich, 1926a) y *Eumegamysops praependens* (Ameghino) Kraglievich, 1940, son especies válidas según la última revisión de estos taxones (Nasif, 2010). Estos dinómidos presentan patrones morfológicos de la mandíbula y el cráneo diferentes a los de otros gigantes miocénicos recientemente reconocidos para el NOA (Nasif, 2001, 2010 y en prep.) y de *Telicomys* Kraglievich, 1926 (ver Kraglievich, 1926a), registrado en el Plioceno de la costa atlántica bonaerense (Monte Hermoso y Chapadmalal). En cambio, comparten múltiples rasgos con los registrados en el Plioceno de Uruguay (Rinderknecht y Blanco, 2008; Rinderknecht et al., 2008), con los cuales tendrían una relación filogenética muy estrecha (Nasif, 2010; Blanco et al., 2011).

Eumegamys paranensis e *Isostylomys laurillardii* presentan un patrón morfológico euhipsodonte pentalofofodonte (incluyendo las tendencias de cambios ontogénicos) similar al de *Gyriabrus*, sin embargo este rasgo parece haber evolucionado independientemente en la historia evolutiva de los dinómidos euhipsodontes y varias veces en la de la familia (Nasif, 2010 y en prep.).

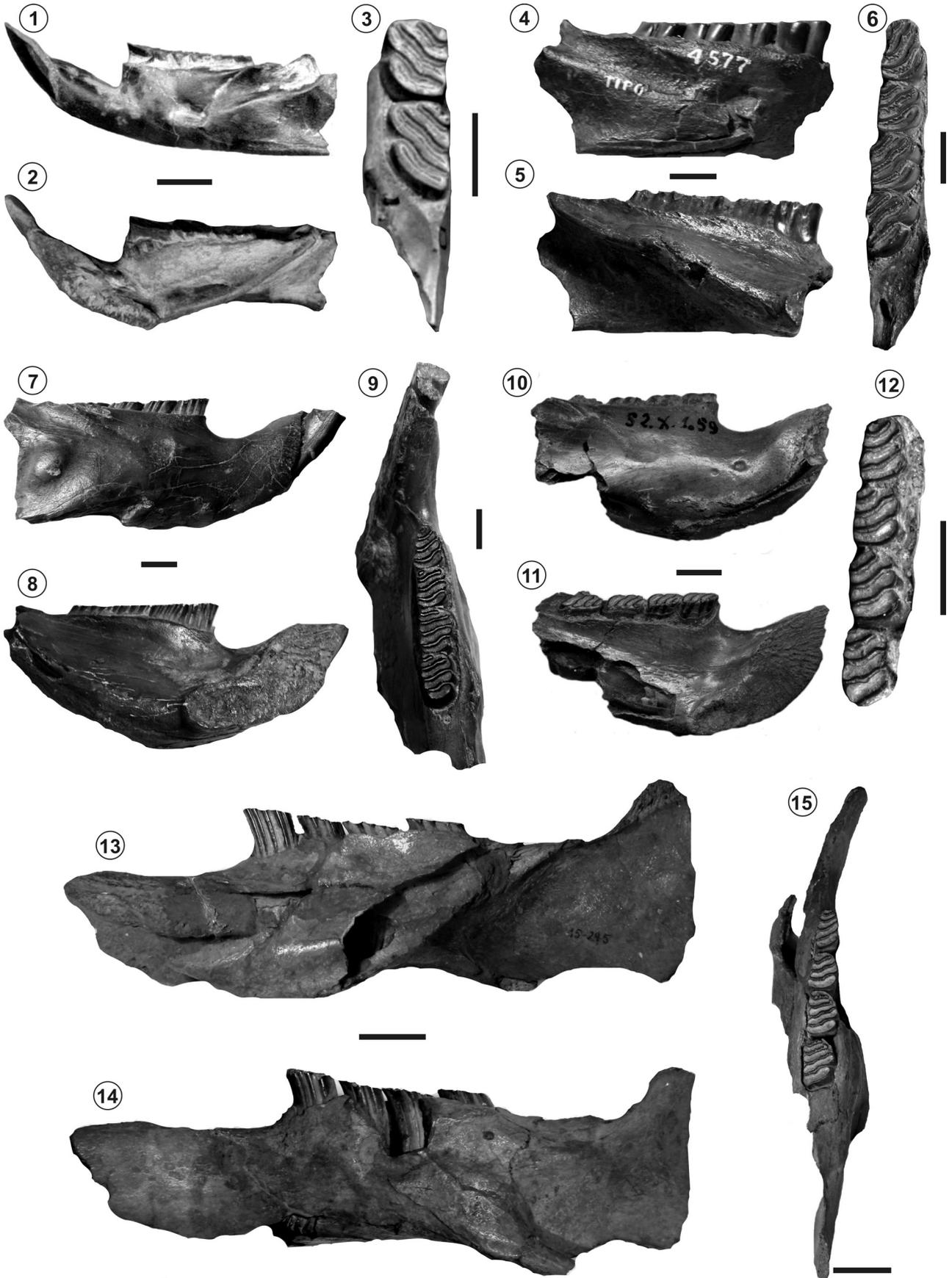
El resto de los taxones de dinómidos, mencionados en la clasificación de Mones (1981) y listados en Candela (2005), están en su mayoría escasamente representados por dientes aislados o materiales fragmentarios y necesitan ser más profundamente estudiados.

El registro de los dinómidos en América del Sur, teniendo en cuenta su distribución temporal, geográfica y el grado de hipsodancia de los molares en los diferentes taxa muestra: (1) especies braquiodontas, con un grado de hipsodancia incipiente, en el Oligoceno de Bolivia y Mioceno Medio de Patagonia; (2) especies protohipsodontas en el Mioceno de Colombia, Ecuador, Venezuela, Brasil y en Argentina, tanto en Patagonia como en el noroeste y noreste del país; (3) especies euhipsodontas en el Mioceno Tardío y Plioceno de Uruguay, Brasil y en el centro, noroeste y noreste de Argentina; (4) la especie viviente euhipsodonta, distribuida en las laderas selváticas orientales de los Andes desde Venezuela hasta Bolivia y Este de Brasil. Así, el registro paleontológico de los dinómidos indica que este grupo monofilético estuvo ampliamente

distribuido en América del Sur desde los comienzos de su representación en el Oligoceno, alcanzando su distribución más austral, en la Patagonia septentrional, durante el Mioceno Medio. Para estos períodos se infieren condiciones climático-ambientales más cálidas, húmedas y con amplias áreas boscosas extendidas hasta altas latitudes en el subcontinente. La condición de los molares de los dinómidos en este lapso temporal es braqui-, proto- e hipsodonte (Vucetich, 1984; Nasif, 2010). Durante el Mioceno Tardío–Plioceno su distribución parece haberse retraído latitudinalmente, llegando hasta el centro de Argentina, pero aún tiene una amplia representación en el norte del país (tanto al este como al oeste) y en varias áreas más cercanas al trópico, correspondientes a la actual subregión Brasílica (*sensu* Hershkovitz, 1958) (Fig. 1). Para estos períodos se infieren condiciones más áridas que la de los anteriores y la predominancia de ambientes abiertos y pastizales, particularmente para la mitad sur de Argentina donde no se registran los dinómidos, o bien son escasos. Sin embargo, en este lapso la familia evidenció su máxima diversidad, se reconocen especies protohipsodontas de tamaño chico y euhipsodontas de tamaño mediano a gigantesco. Cabe mencionar que taxones de dinómidos con estos dos grados diferentes de hipsodancia coexistieron al menos durante el Mioceno Tardío en el norte de Argentina, como lo evidencia el registro de la Formación Chiquimil en Catamarca (NOA) y de la Formación Ituzaingó en Entre Ríos (NEA). El registro de dinómidos pleistocénicos es muy escaso. Si bien esto puede deberse en gran medida a problemas de estudio, es probable también que la amplitud y profundidad de los cambios climáticos de este período hubiesen afectado la distribución del grupo, provocando su disminución específica y restricción geográfica hacia áreas ecuatoriales con condiciones más favorables.

La distribución actual de la única especie representante de la familia, *Dinomys branickii*, está restringida a la mitad noroccidental de América del Sur, en áreas de selvas con clima tropical a subtropical. Los molares de esta especie presentan un grado máximo de hipsodancia, sin embargo se alimenta de frutos, raíces y vegetales blandos. Cabe acotar, además, que el dinómido viviente tiene hábitos cursoriales y ocasionalmente arbóreos, como fue observado en los juveniles e inferido para los adultos (Moraes-Santos et al., 1998; Eisenberg y Redford, 1999).

Los aspectos antes mencionados permitirían inferir que la historia de la Familia Dinomyidae podría haber transcurrido siempre en relación a ambientes forestados, con condiciones ambientales o microambientales tropica-



les o subtropicales. Así, el desarrollo de la hipsodoncia en los integrantes de esta familia podría no estar relacionado exclusivamente con una adaptación al cambio hacia una dieta de pasturas o vegetales muy abrasivos (Nasif, 2010; Candela *et al.*, enviado).

Los chinchillidos

La historia evolutiva de los Chinchillidae, registrada desde el Oligoceno temprano de Chile (Flynn *et al.*, 2003), es documentada fundamentalmente en la región más austral de América del Sur (*e.g.*, Ameghino, 1887, 1889; Scott, 1905; Kraglievich, 1926b; Vucetich, 1984, 1989, Vucetich *et al.*, 1999; Kramarz, 2001). El clado es típicamente caracterizado, entre otros rasgos morfológicos, por la presencia de dientes protohipsodontes o euhipsodontes simplificados a sólo dos o tres láminas. Comparados con otros linajes de caviomorfos (*e.g.*, Echimyidae, Dasyproctidae), la familia es relativamente poco diversa. Incluye siete especies vivientes, agrupadas en los géneros *Chinchilla* Bennett, 1829, *Lagidium* Meyen, 1833, y *Lagostomus* Brookes, 1828, distribuidas principalmente en el oeste y sur de América del Sur (*e.g.*, Nowak, 1991; Redford y Eisenberg, 1992). *Chinchilla* y *Lagidium*, con dos y cuatro especies respectivamente, habitantes de áreas andinas y pre-andinas de Ecuador, Perú, Chile y Argentina, pertenecen a la subfamilia Chinchillinae (Redford y Eisenberg, 1992). *Lagostomus* es incluido en la Subfamilia Lagostominae (Pocock, 1922) y está actualmente representado por una única especie viviente, *L. maximus* (Desmarest, 1817), habitante en zonas bajas, desde pastizales subtropicales hasta matorrales secos, en Argentina, Bolivia y Paraguay (Jackson *et al.*, 1996).

Los chinchillidos fósiles están pobremente comprendidos desde un punto de vista filogenético, biogeográfico, ecológico-evolutivo y bioestratigráfico, y están casi enteramente restringido a los Lagostominae (pero ver Flynn *et al.*, 2002).

Estudios en progreso (Rasia, en elaboración) indican que en el “Conglomerado osífero” son reconocidas al menos dos especies incluidas en el subgénero *Lagostomus* (*Lagostomopsis*) Kraglievich, 1926 (ver Kraglievich, 1926b), un taxón con un registro muy extenso, que abarca

desde el Mioceno Tardío (Edad Mamífero Chasiquense) hasta el Plioceno Tardío (Edad Mamífero Chapadmalalense). *Lagostomus* (*Lagostomopsis*) *antiquus* (Ameghino, 1883) (Candela, 2005) (Fig. 3.5–6), el primer chinchillido reconocido en el “Conglomerado osífero”, es similar en sus proporciones dentarias a la especie viviente *Lagostomus maximus*, aunque de tamaño más pequeño (Rasia, observación personal). *Lagostomus* (*Lagostomopsis*) *laminosus* (Ameghino, 1891) (ver Ameghino, 1891b), aunque conocida sólo por molares inferiores aislados, presenta caracteres que permiten identificarla como una especie válida (Rasia, observación personal), caracterizada por tener molares muy comprimidos anteroposteriormente (Vucetich, 1984), similares a los de *Lagostomus* (*Lagostomopsis*) *incisus* (Ameghino, 1888), del Plioceno de la provincia de Buenos Aires, pero de un tamaño notablemente menor (Rasia y Candela, en prensa).

El estudio comparativo del ejemplar tipo de “*Lagostomus pallidens*” Ameghino, 1886 (MASP 30, un fragmento mandibular derecho con el incisivo), el cual se hallaba hasta ahora perdido, indica que éste carece de caracteres que permitan diferenciarlo de otras especies de *Lagostomus*, por lo que “*L. pallidens*” sería un *nomen vanum* (*sensu* Mones, 1989). Otros restos que han sido referidos a esta especie podrían pertenecer a un nuevo taxón (ver Rasia y Candela, 2010).

Como fue notado anteriormente (Vucetich y Verzi, 1995; Candela, 2005) es necesaria una revisión sistemática de la familia que incluya la totalidad de las formas fósiles y vivientes. Sobre esta base, se podrá comprender la historia biogeográfica y evolutiva de la chinchillidos y en particular el rol ecológico-evolutivo que las especies del “Mesopotamiense” tuvieron en el elenco de las comunidades del Mioceno Tardío del noreste argentino.

Los equímidos

Los Echimyidae representan la radiación más importante en términos de riqueza taxonómica y tipos ecomorfológicos (incluyendo formas terrestres, arborícolas, semifosoriales y semiacuáticas) de roedores caviomorfos vivientes en la región Neotropical (*e.g.*, Woods, 1993; McKenna y Bell, 1997). Tanto en el registro fósil como en la actualidad esta diversidad es exhibida, entre otros rasgos,

Figura 2. Mandíbulas de dinómidos del “Mesopotamiense”. 1–3, *Paranamys typicus* Scalabrini in Ameghino; 1–2, MASP 6 (holotipo); 3, MLP 15-250; 1, vista labial; 2, vista lingual; 3, vista dorsal; 4–6, *Potamarchus murinus* Burmeister, MACN 4577 (holotipo); 4, vista labial; 5, vista lingual; 6, vista dorsal; 7–9, *Gyriabrus holmbergi* Ameghino, MLP 15-252 (holotipo); 7, vista labial; 8, vista lingual; 9, vista dorsal; 10–12, *Tetrastylus laevigatus* (Ameghino) Ameghino, MLP 52-X-1-59; 10, vista labial; 11, vista lingual; 12, vista oclusal; 13–15, *Eumegamys paransis* Kraglievich, MLP 15-245 (holotipo); 13, vista labial; 14, vista lingual; 15, vista dorsal. Escala, 1–12, 10 mm y 13–15, 30 mm.

por una importante variación morfológica de las estructuras de los dientes molariformes (Candela y Rasia, 2012).

Sólo dos especies, "*Eumysops*" *parodii* Kraglievich, 1945 (Vucetich y Verzi, en Cione *et al.*, 2000; Candela, 2005) (Fig. 3.3–4) y *Haplostropha scalabriniana* Ameghino, 1891 (ver Ameghino, 1891a), son reconocidas para esta unidad (Candela, 2005). Ambas especies son conocidas sólo por sus ejemplares tipo, y en el caso de *H. scalabriniana* (un fragmento mandibular con parte del p4 y los m1–m3), su estudio comparativo se torna difícil debido al avanzado grado de desgaste de los molariformes.

Aportes previos consideraron a estas especies como miembros de los Eumysopinae (Vucetich y Verzi en Cione *et al.*, 2000) y diferentes de aquellos del Mioceno Tardío del oeste y centro de Argentina (Verzi *et al.*, 1994, 1995; Vucetich, 1995; Vucetich y Verzi, 1995). Al respecto cabe destacar que un estudio reciente (Candela y Rasia, 2012) soportó la monofilia de los Eumysopinae, un clado que incluye los vivientes *Clyomys* Thomas, 1916, *Euryzomatomys* Goeldi, 1901, *Carterodon* Waterhouse, 1848, y *Trichomys* Trouessart, 1881, y los extintos *Theridomysops* Vucetich, 1995, *Eumysops* Ameghino, 1888, y *Pampamys* Verzi, Vucetich y Montalvo, 1995 (véase Candela y Rasia, 2012 y bibliografía allí citada). Dicho análisis ofrece una base adecuada de información para futuros análisis filogenéticos que incluya los equímidos del "Mesopotamiense", cuyas más cercanas afinidades filogenéticas son hasta ahora inciertas.

De confirmarse la pertenencia de "*Eumysops*" *parodii* y *Haplostropha scalabriniana* a los Eumysopinae (Vucetich y Verzi en Cione *et al.*, 2000), su presencia en el "Conglomerado osífero" indica que durante el Mioceno Tardío (Vucetich y Verzi, 1995; Candela, 2005) el grupo vivió en latitudes más australes que las especies de eumysopinos vivientes. Como fue destacado previamente (Candela, 2005), ambas especies se encuentran dentro del rango de tamaño corporal más pequeño entre los caviomorfos del "Mesopotamiense".

Los myocastorinos. El género *Myocastor* Kerr, 1792, incluye una única especie viviente, *Myocastor coypus* Molina, 1782, de hábitos semiacuáticos, distribuida en Argentina, Chile, Uruguay, Paraguay, Bolivia y sur de Brasil (Woods *et al.*, 1992). *Myocastor* fue considerado como un miembro de los Capromyidae (e.g., Simpson, 1945), como un miembro de la familia Myocastoridae (e.g., Woods, 1982), o como un miembro de la familia Echimyidae (e.g., Patterson y Pascual, 1968; Patterson y Woods, 1982; McKenna y Bell, 1997). Más recientemente su inclusión

en la familia Echimyidae fue soportada por estudios moleculares (Leite y Patton, 2002; Galewski *et al.*, 2005; Upham y Patterson, 2012). Dentro de los Echimyidae, *Myocastor*, junto con varias especies extintas, fue incluido en los Myocastorinae (McKenna y Bell, 1997).

Resultados de un análisis filogenético indican que *Myocastor* y los extintos *Tramyocastor* Rusconi, 1936, y *Paramyocastor* Ameghino, 1888, conforman un clado, los Myocastorinae *sensu stricto* (*sensu* Candela y Rasia, 2012), que habría divergido muy tempranamente de los restantes miembros de Echimyidae (Candela y Rasia, 2012; véase también Candela *et al.*, 2007).

Dos especies provenientes del "Conglomerado osífero" fueron reconocidas por Ameghino como pertenecientes al género *Myocastor*: *M. paranensis* (Ameghino, 1885) (véase también Ameghino, 1886, 1889; Rusconi, 1929) y *M. obesus* (Ameghino, 1889) (véase también Rusconi, 1929, p. 513). El conjunto de rasgos mandibulares y dentarios de los ejemplares tipo de ambas especies nominales permitieron confirmar su pertenencia al género *Myocastor* (Candela y Noriega, 2004; Candela, 2005), reafirmando la concepción original de Ameghino. Sin embargo, aún es necesario evaluar la validez de *M. obesus*. Como fue destacado por Candela (2005), varias especies extintas de *Myocastor* fueron reconocidas esencialmente a base de diferencias de tamaño sin tener en cuenta la posibilidad de que éstas puedan deberse a variaciones ontogenéticas dentro de una misma especie, tal como fue detectado entre los carpinchos del "Mesopotamiense" (Vucetich *et al.*, 2005). Por lo tanto, un estudio de la variabilidad ontogenética de la viviente *Myocastor coypus* es necesario a la hora de evaluar la validez de las especies extintas de *Myocastor*. Por otra parte la especie *Colpostemma sinuata* Ameghino, 1891 (ver Ameghino, 1891a), proveniente también del "Mesopotamiense", fue referida recientemente al género *Myocastor* (Candela y Noriega, 2004).

La presencia de *Myocastor* en el "Conglomerado osífero", aceptando la asignación temporal de esta unidad al Mioceno Tardío, indica que el Mioceno Tardío representa la edad mínima para el origen de este género (Candela y Noriega, 2004; Candela *et al.*, 2007). Además, teniendo en cuenta la filogenia propuesta por Candela y Rasia (2012), la presencia de *Myocastor* en el "Conglomerado osífero" indica que el clado de los Myocastorinae *sensu stricto* (*Paramyocastor* (*Myocastor-Tramyocastor*)) se habría diferenciado del resto de los equímidos al menos durante el Mioceno Tardío.

Finalmente en el "Conglomerado osífero" se destaca la presencia de uno de los caviomorfos más pequeños del

“Mesopotamiense”: *Strophostephanos jheringi* Ameghino, 1891, un roedor endémico de esta unidad, de afinidades inciertas, conocido sólo por su ejemplar tipo. Este roedor fue originalmente descrito por Ameghino (1891) como un representante de los “Echimyidae”. Más recientemente McKenna y Bell (1997) lo consideraron un Myocastorinae, dentro de los Echimyidae, coincidiendo con Mones (1986) respecto de su asignación familiar. El análisis de la morfología dentaria de esta especie indica que no existe ningún rasgo que permita vincular a *S. jheringi* más estrechamente a los Myocastorinae que a otros miembros de Echimyidae (Candela, en progreso).

Hasta ahora no se han registrado representantes de la familia Octodontidae (un clado estrechamente emparentado con los Echimyidae) en esta unidad (véase Candela, 2005).

Los abrocómidos

Los Abrocomidae están actualmente representados por los géneros *Abrocoma* Waterhouse, 1837, habitante de zonas áridas andinas y preandinas (Woods y Kilpatrick, 2005), y *Cuscomys* Emmons, 1999, habitante de áreas forestadas del norte de la cordillera peruana (Emmons, 1999). *Abrocoma boliviensis* Glanz y Anderson, 1990, fue incluida en *Cuscomys* por Verzi y Quintana (2005), pero véase Woods y Kilpatrick (2005).

En el “Conglomerado osífero” se reconoce una única especie, *Protubrocoma paranensis* Kraglievich, 1927, conocida sólo por el ejemplar tipo, no revisado desde su descripción original. El género es registrado también en otras unidades del Mioceno Tardío de Argentina (e.g., Rovereto, 1914; Kraglievich, 1927; Herbst et al., 2000).

Como fue señalado previamente (Candela, 2005), el esclarecimiento de las más estrechas relaciones filogenéticas de *Protubrocoma paranensis* puede ser de gran valor para comprender la historia evolutiva y biogeográfica de la familia.

Los neoepliblémidos

Los Neoepliblemidae, junto con los eumegaminos (Dinomyidae), representan los roedores de mayor tamaño del “Conglomerado osífero” y los más grandes roedores terciarios de la Argentina (Kraglievich, 1926a) y de América del Sur. De acuerdo al tamaño de los restos óseos preservados, las masas inferidas (e.g., *Phoberomys pattersoni* Mones, 1980, 700 kg; Sánchez-Villagra et al., 2003) superan ampliamente el tamaño corporal del roedor viviente de mayor tamaño (*Hydrochoerus* Brisson, 1762 de 50 a 60 kg).

Los neoepliblémidos representan la única familia extinta de caviomorfos en el “Conglomerado osífero”, unidad en la que, con dos géneros reconocidos, *Neoeplibema* Ameghino, 1889 (= *Euphilus* Ameghino, 1889; *Epiblema* Ameghino, 1886, sensu McKenna y Bell, 1997) (Fig. 3.7) y *Phoberomys* Kraglievich, 1926a (= *Dabbenea* Negri y Ferigolo, 1999), y varias especies nominales descriptas, la familia registraría la mayor diversidad de la familia en América del Sur. Sin embargo, como fue señalado en Candela (2005, p. 41), los neoepliblémidos requieren una revisión taxonómica y “es posible que esta diversidad sea menor a la actualmente reconocida”. Esta problemática refleja, al menos parcialmente, las diferentes concepciones respecto de su composición taxonómica y diagnosis, las cuales se advierten desde que la familia fue reconocida originalmente por Kraglievich en 1926 (véase Kraglievich en 1926a; Candela, 2005). Más recientemente en referencia a los neoepliblémidos del Mioceno Tardío, Vucetich et al. (2010, p. 269) consideraron “...we consider that differences in size among late Miocene neoepliblemids could represent only specific differences, or even only ontogenetic differences in a single species in spite of previous systematic arrangements (Negri and Ferigolo 1999; Candela 2005)”. Concordamos con estos autores en que es probable que el número de especies de neoepliblémidos, incluyendo algunas del “Mesopotamiense”, sea menor al reconocido (Candela, 2005) y que los ejemplares en los que éstas fueron basadas puedan corresponder en realidad a diferentes estados ontogenéticos de una misma especie. Sin embargo, Vucetich et al. (2010) no indicaron cuales de las especies del “Mesopotamiense” podrían ser sinónimas, ni sobre la base de qué ejemplares se advierte la posible variación ontogénica. Por lo tanto, preferimos mantener aquí una visión conservadora respecto de las especies nominales reconocidas en el “Conglomerado osífero”, identificadas por autores previos y listadas en Candela (2005), hasta tanto el número de taxones de neoepliblémidos de esta unidad sea establecido sobre la base de estudios de revisión.

Como fue señalado (Candela, 2005), el registro de los neoepliblémidos en América del Sur es significativo desde el punto de vista biogeográfico. Su ausencia en el Terciario del NOA y su presencia en el “Mesopotamiense” y en el Mioceno Tardío de Acre (Brasil) y Urumaco (Venezuela), sugieren una relación biogeográfica del área mesopotámica con el norte de América del Sur (Fig. 1). Los neoepliblémidos se suman a las evidencias que permite distinguir a la Mesopotamia y el NOA como áreas diferenciadas al menos desde el Mioceno Tardío (véase Cione et al., 2000; Candela y Morrone, 2003).

Los cávidos

Los Caviidae se registran desde el Mioceno Medio hasta la actualidad (Vucetich y Verzi, 1995; Quintana, 1996, 1998; Vucetich *et al.*, 1999). Algunos taxones tradicionalmente incluidos en esta familia, como *Cardiomys* Ameghino, 1885, y *Caviodon* Ameghino, 1885, fueron recientemente incluidos en la Familia Hydrochoeridae (Vucetich *et al.*, 2011; ver más abajo). Estos géneros son integrantes de la Subfamilia Cardiomyinae y cuentan con representantes en el “Conglomerado osífero” (Cione *et al.*, 2000; Candela, 2005) (Fig. 3.1–2).

De esta manera, los únicos cávidos representados en la Mesopotamia argentina son especies de los géneros *Palaeocavia* Ameghino, 1889, *Parodimys* Kraglievich, 1932, *Pliodolichotis* Kraglievich, 1927, y *Prodolichotis* Kraglievich, 1932 (Cione *et al.*, 2000; Candela, 2005). En las contribuciones más recientes, estos taxones fueron integrados a la Subfamilia Caviinae (conocidos actualmente como cuises), sin embargo, hoy en día persiste una gran controversia en cuanto a la identidad a nivel subfamiliar de los taxa fósiles de Caviidae (Ubilla y Rinderknecht, 2003).

Los registros más antiguos de Caviinae proceden del Mioceno Medio–Tardío de Colombia (Quintana, 1998) y del Mioceno Tardío de Uruguay y Argentina (Ubilla y Rinderknecht, 2003; Nasif *et al.*, 2007). La mayor parte de los géneros que están representados durante el Mioceno Tardío y Plioceno se extinguieron al final de este intervalo, con la excepción de *Microcavia* Gervais y Ameghino, 1880, que presenta un registro continuo hasta la actualidad (Quintana, 1998; Verzi y Quintana, 2005; Nasif *et al.*, 2007). A partir de comienzos del Pleistoceno, los Caviinae documentados en el registro corresponden principalmente a géneros y especies vivientes (Quintana, 1998; Ubilla *et al.*, 1999; Ubilla y Rinderknecht, 2001).

Los registros fósiles de Caviinae del NEA necesitan ser reevaluados, ya que la mayoría fueron descritos sobre restos fragmentarios (Vucetich y Candela, 2001; Candela, 2005) y varios géneros y especies no fueron revisados desde sus descripciones originales (*e.g.*, *Parodimys entrerianus* Kraglievich, 1932, y *Prodolichotis molfinoi* Kraglievich, 1932). A continuación, sólo se aportan algunos ítems sobre la historia taxonómica de los cavinos del “Mesopotamiense”, hasta tanto se profundicen los estudios sistemáticos y filogenéticos sobre estos caviomorfos (Madozzo Jaén, en prep.).

Las primeras especies de Caviinae del “Conglomerado osífero” fueron reconocidas por Kraglievich (1927). *Plio-*

dolichotis ortuzari Kraglievich, 1927, se describió a partir de un M3 derecho aislado; *Neoprocavia mesopotamica* (Ameghino, 1885) fue sinonimizada con dicha especie por Kraglievich (1927). Sin embargo, contribuciones más recientes la consideraron como válida (Mones, 1986; McKenna y Bell, 1997).

Posteriormente, Kraglievich (1932) describió tres especies del “Mesopotamiense”: *Palaeocavia paranense* Kraglievich, 1932, a partir de un fragmento mandibular con incisivo y la serie p4–m2; la cual fue más tarde re-descripta como *P. avita paranense* (ver Kraglievich, 1940); *Prodolichotis molfinoi* Kraglievich, 1932, a partir de una rama mandibular izquierda con un fragmento del incisivo, premolar y tres molares; *Parodimys entrerianus* Kraglievich, 1932, a partir de un fragmento mandibular derecho con el incisivo y el p4.

Si se corroborara la validez de estas especies y su asignación a la Subfamilia Caviinae, sería notoria la ausencia de representantes de los Dolichotinae (la otra subfamilia reconocida de Caviidae) en el Mioceno Tardío del NEA, los cuales están bien representados en unidades del Mioceno Tardío–Plioceno del NOA, centro de Argentina y Uruguay (Herbst *et al.*, 2000; Ubilla y Rinderknecht, 2003). Los componentes vivientes de los dolichotinos son las comúnmente llamadas maras (*Dolichotis* Desmarest, 1820) y los conejos de los palos (*Pediolagus* Marelli, 1927) (*sensu* Mones, 1986; Ubilla y Rinderknecht, 2003; pero véase McKenna y Bell, 1997).

Los dolichotinos actuales se distribuyen en general en ambientes más áridos y abiertos que los cavinos vivientes. Asumiendo una situación similar para sus representantes fósiles, cabe preguntarse si la ausencia de dolichotinos en el “Mesopotamiense” y su presencia en otras áreas coetáneas de América del Sur puedan deberse, al menos parcialmente, a diferencias climático ambientales (más húmedas y arboladas en la Mesopotamia) que condicionaron su distribución selectiva. Esta problemática podrá explicarse a partir de estudios sistemáticos, filogenéticos y paleobiológicos de los Caviidae que permitan entender la historia evolutiva y biogeográfica del grupo durante el Mioceno Tardío.

Los hidroquéridos

Los representantes de la Familia Hydrochoeridae son reconocidos desde la Edad Mamífero Chasiyense (Mioceno Tardío, Vucetich *et al.*, 2005; Deschamps *et al.*, 2009), momento a partir del cual se advierte una importante diversidad taxonómica en el registro fósil, que declina hacia el Pleistoceno (Mones, 1991). En la actualidad están

representados por un único género, *Hydrochoerus*, que incluye dos especies: *H. hydrochaeris* Linnaeus, 1766, e *H. isthmius* Goldman, 1912 (Mones y Ojasti, 1986; Woods y Kilpatrick, 2005). Los carpinchos vivientes presentan una amplia distribución geográfica, extendida desde Panamá hasta el centro de Argentina y, en correspondencia con sus hábitos semiacuáticos, habitan en las cercanías de ríos y lagos y en diversos cuerpos de agua permanentes (Emmons y Feer, 1997).

En su revisión de los carpinchos fósiles de América del Sur, Mones (1991) reconoció varios géneros y especies, e incluyó en la extinta subfamilia “*Cardiatheriinae*” a la mayoría de los carpinchos provenientes del “Conglomerado osífero”.

Más recientemente, aportes de Vucetich y colaboradores (Vucetich *et al.*, 2005; Deschamps *et al.* 2007, 2009; Vucetich *et al.*, 2011), basados en descripciones y comparaciones que incluyen representantes fósiles y vivientes, contribuyeron sustancialmente a esclarecer la sistemática de los carpinchos fósiles y en particular aquellos registrados en el “Conglomerado osífero”. Estos trabajos, incluyen el análisis de la variación ontogenética de los ejemplares analizados, los cuales proporcionan un modelo de estudio a seguir para abordar la sistemática de otros grupos representados en esta unidad.

De acuerdo a los resultados de Vucetich y colaboradores, la diversidad de hidroquéridos en el “Conglomerado osífero” es mucho menor que la reconocida por autores

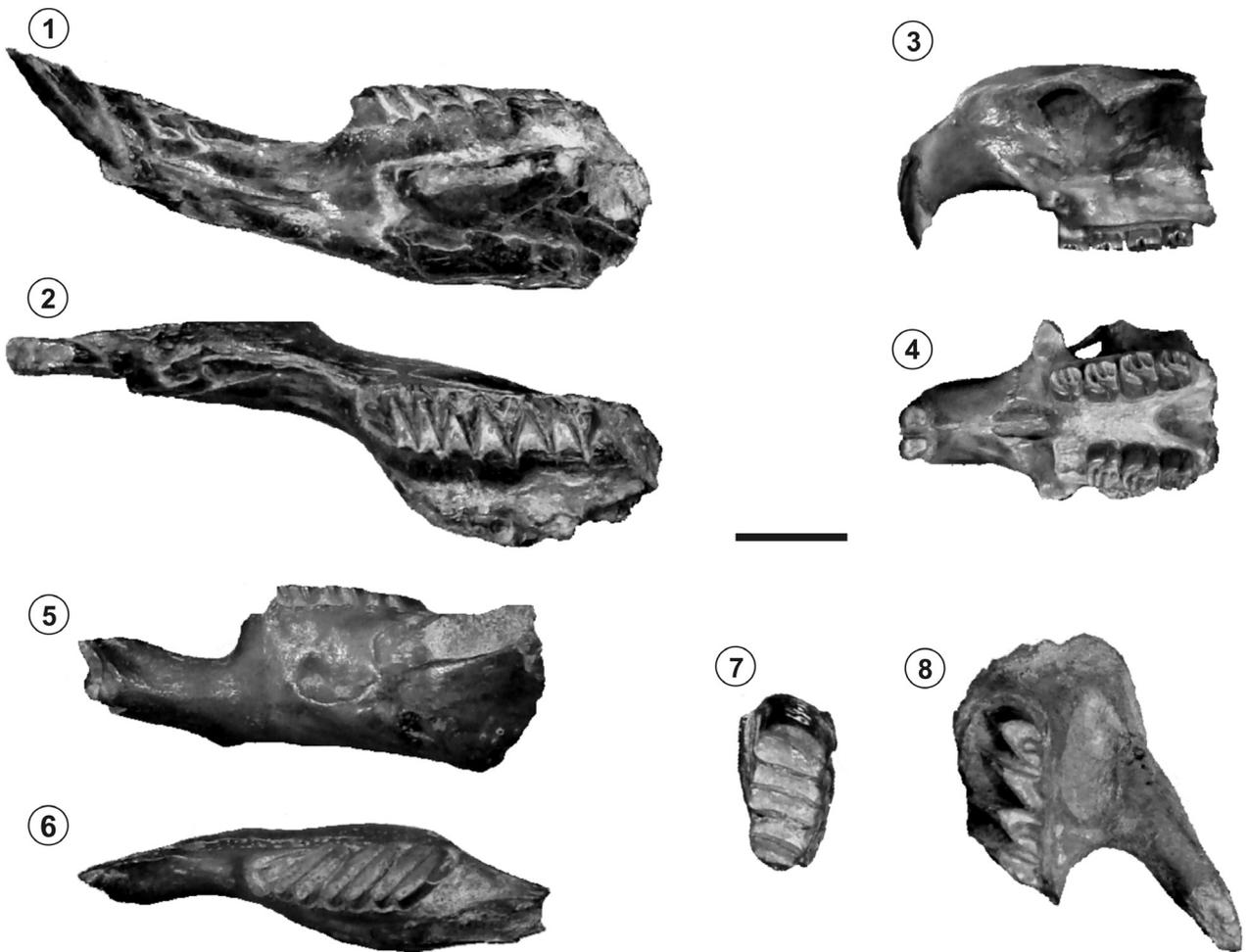


Figura 3. 1–2, *Cardiomyinae* indet., MLP 41-XII-13-178; 1, mandíbula izquierda con p4–m2 en vista labial; 2, en vista dorsal; 3–4, “*Eumysops*” *parodii* Kraglievich, MLP 41-XII-13-272 (holotipo); 3, fragmento de cráneo con P4–M3 izquierdos y M1–M3 derechos en vista lateral; 4, en vista ventral; 5–6, *Lagostomus (Lagostomopsis) antiquus* (Ameghino), MASP 32 (holotipo); 5, mandíbula izquierda con m1–m3 en vista labial; 6, en vista dorsal; 7, *Neopiblema horridula* Ameghino, MLP 69-XII-2-20 (holotipo); M3 derecho; 8, “*Cardiatherium minutum*” (Ameghino), MLP 69-XII-2-19 (holotipo); fragmento de maxilar izquierdo con P4–M1 en vista ventral. Escala, 10 mm.

previos. De hecho, Vucetich *et al.* (2005) concluyeron que la variación observada entre varios de los carpinchos del “Mesopotamiense”, previamente asignados a diferentes especies, representa en realidad estados ontogenéticos diferentes de individuos de la misma especie. Sobre esta base, las autoras consideraron que las especies *Anchimyus leidyi* (Ameghino, 1885), *Anchimyus marshi* (Ameghino 1885), *Procardiatherium simplicidens* (Ameghino, 1885), *Procardiatherium crassum* (Ameghino, 1885), *Kiyutherium scillatoyanei* Bondesio, 1985, *Kiyutherium denticulatum* (Ameghino, 1885) y *Cardiatherium* sp. A (= *Plexochoerus* sp. Pascual y Bondesio, 1961) podrían ser sinónimas de *Cardiatherium paranense* y que el género *Kiyutherium* Francis y Mones, 1965, sería un sinónimo junior de *Cardiatherium* (Vucetich *et al.*, 2005). Los ejemplares tipo de las especies *Anchimyusops dubius* y *A. radicei* nominadas por Kraglievich (1927), provenientes del “Conglomerado osífero”, están representados solamente por el holotipo, un M3 aislado, en cada una de las especies. Por otra parte, el estatus taxonómico de *Anatochoerus* Vucetich y Mones en Mones, 1991, y *Contracavia* (Burmeister, 1885) debería ser analizado (Vucetich *et al.*, 2005). Al respecto cabe destacar que según Deschamps *et al.* (2009), restos mandibulares provenientes del “Conglomerado osífero” correspondientes a *Cardiatherium* (“Cardiatheriinae”) y restos craneanos de esta misma unidad asignados previamente a *Anatochoerus* (incluido en la subfamilia Anatochoerinae por Mones y Vucetich, en Mones, 1991), corresponden a la misma especie, por lo que ambas subfamilias carecen de sustento. En línea con esta idea se desprende que *Anatochoerus* sería sinónimo de *Cardiatherium*, aunque la sinonimia sugerida debe ser formalizada.

En este contexto, y de acuerdo a la propuesta de Vucetich *et al.* (2005), la fauna de carpinchos del “Conglomerado osífero” está constituida por una única especie: *Cardiatherium paranense*. *Cardiatherium minutum* Mones, 1991 (= *Contracavia minuta* Ameghino, 1885), *Anchimyusops dubius* Kraglievich, 1940, *A. radicei* Kraglievich, 1934, y *Anatochoerus inusitatus* Vucetich y Mones, 1991 (en Mones, 1991), serían también sinónimas de *C. paranense* (Vucetich y Deschamps, comunicación personal).

Como se mencionó anteriormente, los Cardiomyinae, un grupo de cavioides extintos tradicionalmente incluidos en la familia Caviidae, registrados principalmente desde el Mioceno Tardío hasta el Plioceno Tardío y representados en el “Conglomerado osífero”, fueron referidos recientemente a los Hydrochoeridae (Pérez, 2010a,b; Vucetich y Pérez, 2011).

La subfamilia Cardiomyinae estuvo representada tradicionalmente por *Procardiomys martinoi* Pascual, 1961, registrada en la Formación Arroyo Chasicó (Mioceno Tardío, Chasiquense), *Xenocardia diversidens* Pascual y Bondesio, 1963, procedente de la Formación Huachipampa (Mioceno Tardío, Chasiquense?), y por varias especies del género *Caviodon*, el más diverso de cardiominos (Ameghino, 1885, 1888; ver Mones, 1986). En el “Conglomerado osífero” fueron originalmente descriptas tres especies: *C. multiplicatus* Ameghino, 1885, *C. bravardi* Kraglievich, 1927, y *C. (Lelongia) paranense* Kraglievich, 1930. Sin embargo, recientemente, Vucetich *et al.* (2011) advirtieron que la diversidad de los Cardiomyinae podría estar sobreestimada. De hecho, estos autores señalaron que los representantes de las especies *Caviodon bravardi* y *Caviodon (Lelongia) paranense* (están representados solamente por el holotipo, un M3 aislado, en cada una de las especies) representarían estados ontogenéticos diferentes de una misma especie. Tal como ocurre con los cardiaterinos, el número de especies de cardiominos del “Mesopotamiense” es menor al previamente reconocido.

DISCUSIÓN

Como fuera destacado por Candela (2005), los roedores del Mioceno Tardío del NEA muestran una gran riqueza de especies, pertenecientes a todas las superfamilias tradicionalmente reconocidas para el infraorden en América del Sur; exhiben un amplio rango de tamaño corporal, diversos diseños oclusales y cráneomandibulares y diferentes grados de hipsodoncia. Por otra parte, varios taxones están presentes también en otras áreas biogeográficas de Argentina y del resto de América del Sur durante gran parte del Cenozoico Tardío, mientras que otros son endémicos en esta unidad y parecen evidenciar fenómenos de extinción. Estos aspectos imprimen a la fauna de roedores del “Mesopotamiense” una importancia particular desde un punto de vista biogeográfico, evolutivo y paleoambiental (Candela, 2005).

La presencia compartida de ciertos géneros, *e.g.*, *Lagostomus (Lagostomopsis)*, *Tetrastylus*, *Potamarchus*, *Paranamys*, *Cardiomys*, en la Formación Ituzaingó y en otras unidades del Mioceno Tardío de Argentina (*e.g.*, formaciones, Chiquimil y Andalhuala de Catamarca, Cerro Azul de La Pampa y Arroyo Chasicó y “Epecuén” de Buenos Aires) podría ser el resultado de una amplia y más antigua distribución de estos taxones, al menos desde la Edad Mamífero Chasiquense. Aceptando esta hipótesis, dichos taxones no constituyen elementos de correlación

temporal entre el “Conglomerado osífero” y otras unidades asignadas al Huayqueriense.

Por otra parte, en el “Conglomerado osífero” se registran por primera vez grupos no representados en edades previas, como los neoeplémidos, el equímido *Myocastor*, y el puercoespín *Paradoxomys cancrivorus*, una especie más estrechamente vinculada al linaje de los erizóntidos vivientes que a los de Patagonia (Vucetich y Candela, 2001). Esto es potencialmente significativo para el establecimiento del tiempo del origen y radiación de estos roedores.

Además, los neoeplémidos y el puercoespín *Paradoxomys cancrivorus*, expresarían una mayor relación del área Mesopotámica con la subregión Brasileña (*sensu* Hershkovitz, 1958) (Fig. 1) y sustentan la hipótesis de su diferenciación de las restantes áreas de Argentina, al menos desde el Mioceno Tardío (Cione *et al.*, 2000; Candela y Morrone, 2003; Candela, 2005).

Los roedores del “Mesopotamiense” exhiben el rango de tamaño corporal más amplio registrado entre los caviomorfos del Cenozoico de Argentina, incluyendo pequeños equímidos y los gigantes *Eumegamysops*, *Eumegamys*, *Phoberomys* y *Neopiblema*. Se identifican además taxones braquiodontes (*e.g.*, puercoespines), protohipsodontes (*e.g.*, *Myocastor*, *Paranamys*, *Potamarchus*) y euhipsodontes (*e.g.*, neoeplémidos, hidroquéridos, dinómidos eumegámidos), con diseños oclusales complejos (*e.g.*, *Potamarchus* y *Eumegamys*) y simplificados, como el de los chinchillidos. Esta disparidad morfológica parece indicar el desarrollo de diversos hábitos y hábitats. Durante el Mioceno Tardío el área de la Mesopotamia habría tenido ambientes diversos y heterogéneos, compuestos por áreas forestadas, sistemas deltaicos y bosques en galería desarrollados en los alrededores del río pre-Paraná, bajo un clima cálido y húmedo (Cione *et al.* 2000; Candela *et al.*, 2012). La variabilidad de hábitats puede haber favorecido la coexistencia de especies con diferentes estilos de vida: especies adaptadas a zonas forestadas, tales como los puercoespines y dinómidos; especies indicativas de la presencia de cuerpos de agua y pantanos a lo largo de las orillas del río y condiciones cálidas, tales como hidroquéridos, miocastorinos y eventualmente neoeplémidos; especies que vivieron tanto en áreas de selvas como en áreas forestadas pero más abiertas, como el gigante *Eumegamys paranensis* (ver Candela *et al.*, 2012). La posible ausencia de dolicotinos (Caviidae) y octodóntidos en el registro del “Mesopotamiense”, grupos frecuentemente vinculados a ambientes más áridos y abiertos, podría indicar la relativa escasez de este tipo de ambientes en el área mesopotámica.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a las Dras. Cecilia Deschamps y Michelle Arnal por sus valiosos comentarios acerca de este manuscrito. A los Dres. Jorge Noriega y Diego Brandoni, editores de este volumen, por convocarnos a participar con este capítulo.

BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F. 1883. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el Profesor Scalabrini en las barrancas del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 112–113.
- Ameghino, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles oligocenos recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincial de la ciudad de Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 8: 5–207.
- Ameghino, F. 1886. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 9: 5–228.
- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1–26.
- Ameghino, F. 1888. *Lista de las especies de mamíferos fósiles del Mioceno superior de Monte Hermoso, hasta ahora conocidas*. En: PE. Coni, Buenos Aires, p. 1–21.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1–127.
- Ameghino, F. 1891a. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 129–167.
- Ameghino, F. 1891b. Mamíferos y aves fósiles argentinos. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 240–259.
- Anthony, H. 1922. A new fossil rodent from Ecuador. *American Museum Novitates* 35: 1–4.
- Bennett, E.T. 1829. The Chinchilla. *Gardens and Menagerie of the Zoological Society of London*. T. Tegg and Son, Londres, 1: 1–12.
- Blanco R.E., Rinderknecht, A. y Lecuona, G. 2011. The bite force of the largest fossil rodent (Hystricognathi, Caviomorpha, Dinomyidae). *Lethaia*, DOI: 10.1111/j. 1502-3931.2011.00265.
- Blanga-Kanfi, S., Miranda, H., Penn, O., Pupko, T., DeBry, R. y Huchon, D. 2009. Rodent phylogeny revised: Analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *BMC Evolutionary Biology* 9: 71.
- Bondesio, P. 1985. Un nuevo roedor Cardiatheriinae (Hydrochoeridae) del Departamento de Belén, Provincia de Catamarca: inferencias paleoambientales: probable edad de los sedimentos portadores. *Ameghiniana* 21: 280–284.
- Bondesio, P., Laza, J., Scillato-Yané, G.J., Tonni, E.P. y Vucetich, M.G. 1980. Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la provincia de Buenos Aires. *2^{do} Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1^{er} Congreso Latino-Americano de Paleontología* (Buenos Aires, 1978), *Actas* 3: 101–127.
- Brisson, M.J. 1762. *Regnum animale in classes IX distributum, sive synopsis methodica sistens generalem animalium distributionem in classes IX, & duarum primarum classium, quadrupedum scilicet &*

- cetaceorum, particularem divisionem in ordines, sectiones, genera & species*. T. Haak, Paris, 296 p.
- Brookes, J. 1828. A new genus of the order Rodentia. *Transactions of the Linnean Society* 16: 96–105.
- Burmeister, G. 1885. Los objetos de Historia Natural nuevos o poco conocidos. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 1–488.
- Candela, A.M. 2000. [Los Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) fósiles de Argentina. *Sistemática e historia evolutiva y biogeográfica*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 352 p.].
- Candela, A.M. 2004. A new giant porcupine (Rodentia, Erethizontidae) from the late Miocene of northwestern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 732–741.
- Candela, A.M. 2005. Los roedores del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío, Formación Ituzaingó) de la provincia de Entre Ríos (Argentina). En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino II. Miscelánea* 14: 37–48.
- Candela, A.M. y Morrone, J.J. 2003. Biogeografía de puercoespines neotropicales (Rodentia, Hystricognathi): Integrando datos fósiles y actuales a través de un enfoque panbiogeográfico. *Ameghiniana* 40: 361–368.
- Candela, A.M. y Noriega J.I. 2004. Los coipos (Rodentia, Caviomorpha, Myocastoridae) del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío; Formación Ituzaingó) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino. Miscelánea* 12: 77–82.
- Candela, A.M. y Nasif, N.L. 2006. Systematics and biogeographic significance of *Drytomomys typicus* (Scalabrini in Ameghino, 1889) nov. comb., a Miocene Dinomyidae (Rodentia, Hystricognathi) from Northeast of Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 1: 165–181.
- Candela, A. M., Noriega, J. I. y Reguero, M. 2007. The first Pliocene mammals from the Northeast (Mesopotamia) of Argentina: Its Biostratigraphic and Paleoenvironmental significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 476–483.
- Candela, A.M. y Picasso, M. 2008. Functional Anatomy of the Limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): Indicators of Locomotor Behavior in Miocene Porcupines. *Journal of Morphology* 269: 552–593.
- Candela, A.M. y Rasia, L.L. 2012. Tooth morphology of Echimyidae (Rodentia, Caviomorpha): homology assessments, fossils and evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society* 164: 451–480.
- Candela, A.M., Bonini, R. y Noriega, J.I. 2012. First continental vertebrates from the marine Paraná Formation (Late Miocene, Mesopotamia, Argentina): Chronology, biogeography, and palaeoenvironments. *Geobios*. doi.org/10.1016/j.geobios.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191–237.
- Cuvier, F. 1822. Examen des espèces du genre porc-épic, et formation des genres ou sous-genres *Acanthion*, *Erethizon*, *Sinéthère* et *Sphiggure*. *Memoires du Muséum d'Histoire Naturelle* 9: 413–437.
- Deschamps, C.M., Olivares, A.I., Vieytes, E.C. y Vucetich, M.G. 2007. The oldest capybaras (Rodentia, Hydrochoeridae); Late Miocene of Argentina): ontogeny and diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 683–692.
- Deschamps, C.M., Vieytes, E.C., Olivares, A.I. y Vucetich, M.G. 2009. Primer registro de *Cardiatherium chasicense* (Rodentia, Hydrochoeridae) fuera del área pampeana (Argentina) y su valor bioestratigráfico. *Ameghiniana* 46: 295–305.
- Desmarest, A.G. 1820. Note sur un Mammifère peu connu. *Journal de Physique Chimie Histoire Naturelle et Arts* 88: 205–211.
- Emmons, L.H. y Feer, F. 1997. *Neotropical Rainforest Mammals. A Field Guide, Second Edition*. University of Chicago Press, Chicago, 396 p.
- Eisenberg, J.F. y Redford, K.H. 1999. *Mammals of the Neotropics. Vol. 3. The Central Neotropics: Ecuador, Perú, Bolivia, Brazil*. University of Chicago Press, Chicago, 611 p.
- Emmons, L.H. 1999. A new genus and species of Abrocomid rodents from Perú (Rodentia: Abrocomidae). *American Museum Novitates* 3279: 1–14.
- Flynn, J.J., Croft, D.A., Charrier, R., Hérail, G. y Wyss, A.R. 2002. The first Cenozoic mammal fauna from the Chilean Altiplano. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 200–206.
- Flynn, J.J., Wyss, A.R., Croft, D.A. y Charrier, R. 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal ‘Age’. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195: 229–259.
- Frailey, C. 1986. Late Miocene and Holocene Mammals, exclusive of the Notoungulata, of the Río Acre Region, Western Amazonian. *Contributions in Science* 374: 1–46.
- Frailey, C. y Campbell, K. 2004. Paleogene rodents from Amazonian Peru: the Santa Rosa Local Fauna. En: K.E. Campbell (Ed.), *The paleogene mammalian fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series* 40: 71–130.
- Francis, J.C. y Mones, A. 1965. Sobre el hallazgo de *Kiyutherium orientalis* n.g., n.sp. (Rodentia, Hydrochoeridae) en la Formación Kiyú, de Barrancas de San Gregorio, Departamento de San José, República Oriental del Uruguay. *Kraglieviana* 1: 45–54.
- Galewski, T., Mauffrey, J.F., Leite, Y.L.R., Patton, J.L. y Douzery, E.J.P. 2005. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 601–615.
- Gervais, H. y Ameghino, F. 1880. *Los mamíferos fósiles de América del Sud*. Savy e Igon, Paris-Buenos Aires, 225 p.
- Glanz, W.E. y Anderson, S. 1990. Notes on Bolivian Mammals. 7. A new species of *Abrocoma* (Rodentia) and the relationships of the Abrocomidae. *American Museum Novitates* 291: 1–32.
- Goeldi, A.E. 1901. Dois roedores notáveis da família dos Ratos do Brasil. *Boletim do Museu Paraense* 3: 166–179.
- Goldman, E.A. 1912. New mammals from eastern Panama. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 60: 1–18.
- Grand, T. y Eisenberg, J. 1982. On the affinities of the Dinomyidae. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 30: 151–157.
- Herbst, R., Anzótégui, L., Esteban, G., Mautino, L., Morton, S. y Nasif, N.L. 2000. Síntesis paleontológica del Mioceno de los valles Calchaquíes, noroeste argentino. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 263–288.
- Hershkovitz, P. 1958. A geographic classification of Neotropical mammals. *Fieldiana (Zoology)* 36: 581–620.
- Jackson, J.E., Branch, L.C. y Villareal, D. 1996. *Lagostomus maximus*. *Mammalian Species* 543: 1–6.

- Kerr, R. 1792. *The animal kingdom, or zoological system, of the celebrated Sir Charles Linnaeus*. J. Murray y R. Faulder, Londres, 644 p.
- Kraglievich, J.L. 1945. Un nuevo roedor del Entrerriano: *Eumysops parodii* n. sp. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 140: 16–21.
- Kraglievich, L. 1926a. Los grandes roedores terciarios de la Argentina y sus relaciones con ciertos géneros pleistocenos de las Antillas. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 34: 121–135.
- Kraglievich, L. 1926b. Sobre el conducto humeral en las vizcachas y paquirucos chapadmalenses con descripción del *Paedotherium imperforatum*. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 34: 45–51.
- Kraglievich, L. 1927. Nota preliminar sobre nuevos géneros y especies de roedores de la fauna argentina. *Physis* 8: 591–598.
- Kraglievich, L. 1930. Un nuevo e interesante roedor de la fauna terciaria de Entre Ríos *Caviodon (Lelongia) paranesis* n. subgen. n. sp. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 110: 178–184.
- Kraglievich, L. 1931. Nuevos géneros de roedores eumegámidos. *Physis* 10: 392–394.
- Kraglievich, L. 1932. Diagnósis de nuevos géneros y especies de roedores cávidos y eumegámidos fósiles de la Argentina. Rectificación genérica de algunas especies conocidas y adiciones al conocimiento de otras. *Anales de la sociedad Científica Argentina* 114: 155–181; 211–237.
- Kraglievich, L. 1934. *La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*. Imprenta El Siglo Ilustrado, Montevideo, 136 p.
- Kraglievich, L. 1940. Descripción detallada de diversos roedores argentinos terciarios clasificados por el autor. En: A. Torcelli y C.A. Marelli (Eds.), *Kraglievich, L.: Obras de Geología y Paleontología* 2: 297–330.
- Kramarz, A.G. 2001. Registro de *Eoviscaccia* (Rodentia, Chinchillidae) en estratos colhuehuapenses de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 38: 237–242.
- Krapovickas, V. y Nasif, N.L. 2011. Large caviomorph rodent footprints of the Late Oligocene Vinchina Formation, Argentina. *Palaeontologia Electronica* 14: 12A: 13 p; palaeo-electronica.org/2011_2/256/index.html.
- Lacépède, B.G.E. de. 1799. *Tableau des divisions, sous-divisions, ordres et genres des mammifères*. Plassan, Paris, p. 1–18.
- Leite, Y.L.R. y Patton, J.L. 2002. Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the star-phylogeny hypothesis revisited. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 24: 455–464.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Laurentii Salvii, Estocolmo, 824 p.
- Linnaeus, C. 1766. *Systema naturae, per regna tria naturae secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Laurentii Salvii, Estocolmo, 532 p.
- Lund, P.W. 1839. Coup d'oeil sur les espèces éteintes de mammifères du Brésil, extrait de quelques mémoires présentés à l'Académie Royal des Sciences de Copenhaghe. *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)* 2: 214–234.
- Marelli, C.A. 1927. Notas anatómicas que fundamentan el género *Pediolagus* de roedores hystricomorfos. *Memorias del Jardín Zoológico de La Plata* 3: 1–11.
- Marshall, L.G. 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. *Filideana Geology, New Series* 9: 1–80.
- McKenna, M.C. y Bell, S.K. 1997. *Classification of Mammals above the species level*. Columbia University Press, Nueva York, 631 p.
- Meyen, F.J.F. 1833. Das Vizcacha der Peruaner. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum* 16: 576–580.
- Molina, G.I. 1782. *Saggio sulla storia naturale del Chile*. Stamperia di S. Tommaso d'Aquino, Bolonia, 367 p.
- Mones, A. 1980. Un Neoeplemidae del Plioceno medio (Formación Urumaco) de Venezuela (Mammalia: Rodentia: Caviomorpha). *Ameghiniana* 17: 277–279.
- Mones, A. 1981. Sinopsis sistemática preliminar de la familia Dinomyidae (Mammalia: Rodentia. Caviomorpha). *2^{do} Congreso Latino-Americano de Paleontología* (Porto Alegre, 1981), *Anais* 2: 605–619.
- Mones, A. 1986. Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados Fósiles de América del Sur Parte 1. Lista Preliminar y Bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 82: 1–625.
- Mones, A. 1989. Nomen dubium vs. nomen vanum. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9: 232–234.
- Mones, A. 1991. Monografía de la familia Hydrochoeridae (Mammalia, Rodentia): sistemática–paleontología–bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 134: 1–235.
- Mones, A. y Ojasti, J. 1986. *Hydrochoerus hydrochaeris*. *Mammalian Species* 264: 1–7.
- Moraes-Santos, H., Ferigolo, J. y Marros, C. 1998. Artrose em um espécime senil de *Dinomys branickii* de cativoiro (Rodentia, Caviomorpha, Dinomyidae). *Biociências* 6: 175–183.
- Nasif, N.L. 2001. Definición de morfotipos craneanos de Dinómidos (Dinomyidae, Caviomorpha) gigantes del Terciario tardío. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 38: 14R.
- Nasif, N.L. 2006. Primer registro de un Dinomyidae (Rodentia, Hystriognathi) protohispodonte en el Mioceno tardío del Noroeste argentino. Implicancias paleoambientales. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 43: 47R.
- Nasif, N.L. 2009. Phylogenetic position of *Dinomys branickii* Peters (Dinomyidae) in the context of Caviomorpha (Hystriognathi, Rodentia). *Cladistics* 25: 26.
- Nasif, N.L. 2010. [Los Dinomyidae (Rodentia, Caviomorpha) del Mioceno Superior del noroeste argentino. Su anatomía cráneo-dentaria. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales e IML, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, 362 p.].
- Nasif, N.L., Aceñolaza, F. y Esteban, G. 2004. Nuevo material de xenartros y roedores para la Formación Ituzaingó (Mioceno superior) provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 41: 16R.
- Nasif, N.L., Esteban, G. y Herbst, R. 2006. Nuevos registros de vertebrados en el Grupo Payogastilla (Terciario tardío), provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 43: 47–48R.
- Nasif, N.L., Esteban, G. y Georgieff, S.M. 2007. Nuevo registro de vertebrados para la Formación Aconquija, provincia de Catamarca, Noroeste de Argentina. Implicancias cronoestratigráficas y consideraciones paleoambientales. *Acta Geológica Lillona* 20: 99–112.
- Nedbal, M., Honeycutt, R. y Schlitter, D. 1996. Higher-Level Systematics of Rodents (Mammalia, Rodentia): Evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. *Journal of Mammalian Evolution* 3: 201–237.

- Negri, F.R. y Ferigolo, J. 1999. Anatomía craniana de *Neopiblema ambrosettianus* (Ameghino, 1889) (Rodentia, Caviomorpha, Neopiblemidae) del Mioceno Superior-Plioceno, Estado do Acre, Brasil, e revisão das espécies do gênero. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Série Ciências da Terra* 2: 3–8.
- Nowak, R.M. 1991. *Walker's Mammals of the World*, Vol. 2. The John Hopkins University Press, Baltimore y Londres, 1362+15 p.
- Olfers, I.F.J. 1818. *Bemerkungen zu Illiger's Ueberblick der Säugthiere nach ihrer Vertheilung über die Welttheile, rück-sichtlich der Süd-amerikanischen Arten (Species). Abhandlungen*. En: W.L. Eschwege (Ed.), *Journal von Brasilien* 15. Neue Bibliothek der wichtigsten Reisebeschreibungen zur Erweiterung der Erd-und Volkerkunde, Weimar, p. 192–237.
- Pascual, R. 1961. Un nuevo Cardiomyinae (Rodentia, Caviidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior) de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 2: 61–72.
- Pascual, R. y Bondesio, P. 1961. Un nuevo Cardiatheriinae (Rodentia, Hydrochoeridae) de la Formación Monte Hermoso (Plioceno superior) de la Provincia de Buenos Aires. Algunas consideraciones sobre la evolución morfológica de los molariformes de los Cardiatheriinae. *Ameghiniana* 2: 93–111.
- Pascual, R. y Bondesio, P. 1963. Un Nuevo tipo de morfología dentaria en un Cardiatheriinae (Rodentia, Hydrochoeridae) del Plioceno inferior de Huachipampa (San Juan). *Ameghiniana* 3: 43–49.
- Pascual, R., Ortega-Hinojosa, E.J., Gondar, D. y Tonni, E.P. 1966. *Paleontografía Bonaerense 4, Vertebrata*. Editorial Comisión de Investigación Científica de la Provincia de Buenos Aires, La Plata, 202 p.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1968. New Echimyid rodents from the Oligocene of Patagonia, and a synopsis of the family. *Breviora* 301: 1–14.
- Patterson, B. y Wood, A. 1982. Rodents from the Oligocene of Bolivia and the relationships of the Caviomorpha. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 149: 371–543.
- Paula Couto, C. 1951. Una especie do Genero *Tetrastylus* Ameghino 1886. Em Lagoa Santa. *Boletim do Museu Nacional, Nova Serie Geologia* 15: 1–16.
- Pérez, M.E. 2010a. [Sistemática, ecología y bioestratigrafía de *Eocardiidae* (Rodentia, Hystricognathi, Cavoioidea) del Mioceno temprano y medio de Patagonia. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 357 p.].
- Pérez, M.E. 2010b. A new rodent (Cavoioidea, Hystricognathi) from the middle Miocene of Patagonia, mandibular homologies, and the origin of the crown group Cavoioidea sensu stricto. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1848–1859.
- Peters, W. 1873. Ueber *Dinomys*, eine merkwürdige neue gattung von nagethieren aus Peru. *Festschrift Zum Feier der Hundertjährigen Bestehens der Gessellschaft Naturforschender Freunde*: 227–234.
- Pocock, R.I. 1922. On the external characters of hystricomorph rodents. *Proceedings of the Zoological Society of London* 25: 365–427.
- Quintana, C. 1996. Diversidad del roedor Microcavia (Caviomorpha: Caviidae) de América del Sur. *Mastozoología Neotropical* 3: 63–86.
- Quintana, C. 1998. Relaciones filogenéticas de roedores Caviinae (Caviomorpha: Caviidae), América del Sur. *Boletín Real Sociedad Española de Historia Natural (SB)* 94: 125–134.
- Rasia, L.L. y Candela, A.M. 2010. Revisión de las vizcachas (Rodentia, Caviomorpha, Chinchillidae) de la Formación Ituzzaingó ("Mesopotamiense", Mioceno tardío), provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 47: 18R.
- Rasia, L.L. y Candela, A.M. en prensa. Systematic and biostratigraphic significance of a chinchillid rodent from the Pliocene of eastern Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*. doi:10.4202/app.2011.0041.
- Redford, K.H. y Eisenberg, J.F. 1992. Mammals of the Neotropics. Vol. 2. *The southern cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. The University of Chicago Press, Chicago, 430 p.
- Rinderknecht, A. y Blanco, R.E. 2008. The largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society of London* 275: 923–928.
- Rinderknecht, A., Bostelmann, E. y Ubilla, M. 2008. Nuevos restos cráneo-mandibulares del género *Istomys* (Rodentia, Dinomyidae) en el Uruguay. *9^{mas} Jornadas de Zoología del Uruguay* (Montevideo, 2008), *Actas*: 68.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 25: 1–249.
- Rusconi, C. 1929. Revisión de las especies fósiles argentinas del género *Myocastor*, con descripción de nuevas especies. *Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos "G.E.A."* 3: 504–518.
- Rusconi, C. 1934. Sexta noticia sobre los vertebrados fósiles del Puelchense de Villa Ballester. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 117: 117–186.
- Rusconi, C. 1936. Nuevo género de roedores del Puelchense de Villa Ballester. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 7: 1–4.
- Sánchez-Villagra, M.R., Aguilera, O. y Horovitz, I. 2003. The anatomy of the world's largest extinct rodent. *Science* 301: 1708–1710.
- Scott, W.B. 1905. Mammalia of the Santa Cruz Beds. Vol. 5, Paleontology. Parte 3, Glires. En: W.B. Scott (Ed.), *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896–1899*. Princeton University-E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägeli), Stuttgart, p. 384–490.
- Simpson, G. 1945. The principles of classification and a classification of Mammals. *Bulletin of American Museum of Natural History* 85: 1–350.
- Tauber, A. 2005. Mamíferos fósiles y edad de la Formación Salicas (Mioceno tardío) de la sierra de Velazco, La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 42: 443–460.
- Thomas, O. 1916. Some notes on Echimyinae. *Annals and Magazine of Natural History* 18: 194–303.
- Trouessart, E.L. 1881. Catalogue des mammifères vivants et fossiles [part 2], ordre des rongeurs. *Bulletin de la Société d'Etudes Scientifiques d'Angers* 10: 58–212.
- Ubilla, M. y Rinderknecht, A. 2001. Consideraciones sobre el género *Galea* (Rodentia, Caviidae), su registro en el Pleistoceno de Uruguay y descripción de una nueva especie extinguida. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)* 96: 111–122.
- Ubilla, M. y Rinderknecht, A. 2003. A late Miocene Dolichotinae (Mammalia, Rodentia, Caviidae) from Uruguay. *Mastozoología Neotropical* 10: 293–302.
- Ubilla, M., Piñeiro, G. y Quintana, C.A. 1999. A new extinct species of the genus *Microcavia* (Rodentia, Caviidae), from upper Pleistocene of Northern basin of Uruguay (South America) with paleobiogeographic and paleoenvironmental comments. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 34: 141–149.
- Upham, N.S. y Patterson, B.D. 2012. Diversification and Biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63: 417–429.
- Verzi, D.H. y Quintana, C.A. 2005. The caviomorph rodents from the San Andrés Formation, east-central Argentina, and global Late

- Pliocene climatic change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 219: 303–320.
- Verzi, D.H., Vucetich, M.G. y Montalvo, C.I. 1994. Octodontid like Echimyidae (Rodentia): an Upper Miocene episode in the radiation of the family. *Palaeovertebrata* 23: 199–210.
- Verzi, D.H., Vucetich, M.G. y Montalvo, C.I. 1995. Un nuevo Eumysopinae (Rodentia, Echimyidae) del Mioceno tardío de la Provincia de La Pampa y consideraciones sobre la historia de la subfamilia. *Ameghiniana* 32: 191–195.
- Voss, R.S. 2011. Revisionary notes on neotropical porcupines (Rodentia, Erethizontidae). 3, An annotated checklist of the species of *Coendou* Lacépède, 1799. *American Museum Novitates* 3720: 1–36.
- Vucetich, M.G. 1984. Los roedores de la Edad Friasense (Mioceno medio) de Patagonia. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)* 7, *Paleontología* 50: 47–126.
- Vucetich, M.G. 1989. Rodents (Mammalia) of the Lacayani fauna revisited (Deseadan, Bolivia). Comparison with new Chinchillidae and Cephalomyidae from Argentina. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 11: 233–247.
- Vucetich, M.G. 1995. *Theridomysops parvulus* (Rovereto, 1914), un primitivo Eumysopinae (Rodentia, Echimyidae) del Mioceno tardío de Argentina. *Mastozoología Neotropical* 2: 167–172.
- Vucetich, M.G. y Candela, A.M. 2001. *Paradoxomys cancrivorus* Ameghino, 1885 (Rodentia, Hystricognathi, Erethizontidae): the first porcupine from the “Mesopotamiense” (late Miocene). *Ameghiniana* 38: 147–150.
- Vucetich, M.G. y Pérez, M.E. 2011. The putative cardiomyines (Rodentia, Caviioidea) of the middle Miocene of Patagonia (Argentina) and the differentiation of the Family Hydrochoeridae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 1382–1386.
- Vucetich, M.G. y Verzi, D.H. 1995. Los roedores caviomorfos. En: M.T. Alberdi, G. Leone y 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*. *Monografías Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid* 12: 213–225.
- Vucetich, M.G., Verzi, D.H. y Hartenberger, J.L. 1999. Review and analysis of the radiation of the South American Hystricognathi (Mammalia, Rodentia). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 392: 763–769.
- Vucetich, M.G., Deschamps, C.M., Olivares, A.I. y Dozo, M.T. 2005. Capybaras, size, shape and time: a model kit. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 259–272.
- Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Aguilera, O. y Sánchez-Villagra, M.R. 2010. The Tropics as Reservoir of Otherwise Extinct Mammals: The Case of Rodents from a New Pliocene Faunal Assemblage from Northern Venezuela. *Journal of Mammalian Evolution*. 17: 265–273.
- Vucetich, M.G., Deschamps, C.M., Morgan, C.C. y Forasiepi, A.M. 2011. A new species of Cardiomyinae (Rodentia, Hydrochoeridae) from western Argentina. Its age and considerations on ontogeny and diversity of the subfamily. *Ameghiniana* 48: 556–567.
- Waterhouse, G.R. 1837. Characters of species of the genus *Mus* [and other] small Rodents, belonging to the collection presented by Mr. Darwin to the Society. *Proceeding of the Zoological Society of London* 5: 15–21; 27–32.
- Waterhouse, G.R. 1848. *A natural history of the Mammalia*, vol. II. Containing the order Rodentia, or gnawing Mammalia. Hippolyte Ballière Publisher, Londres, 500 p.
- White, T. y Alberico, M. 1992. *Dinomys branickii*. Mammalian species. *American Society of Mammalogist* 410: 1–5.
- Woods, C. 1982. The history and classification of South American Hystricognath rodents: Reflections on the far away and long ago. En: M.A. Mares y H. Genoways (Eds.), *Mammalian Biology in South America. Special Publication Pimatuning laboratory Ecology* 6: 377–392.
- Woods, C. 1993. Suborder Hystricognathi. En: E.D. Wilson y D.M. Reeder (Eds.), *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*. Smithsonian Institution Press. Washington y Londres, p. 771–806.
- Woods, C.A., Contreras, L., Willner-Chapman, G. y Whidden, H.P. 1992. *Myocastor coypus*. *Mammalian Species* 398: 1–8.
- Woods, C.A. y Kilpatrick, W. 2005. Infraorden Hystricognathi. En: D.E. Wilson y D.M. Reeder (Eds.), *Mammal species of the World: a taxonomic and Geographic reference*, 3rd edition, The Johns Hopkins University Press, Baltimore, p. 1538–1600.