

Los roedores del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío, Formación Ituzaingó) de la provincia de Entre Ríos (Argentina)

Adriana Magdalena CANDELA¹

Abstract: *MESOPOTAMIENSE RODENTS (LATE MIOCENE, ITUZAINGO FORMATION FO ENTRE RÍOS, PROVINCE (ARGENTINA).* The Hystricognathi rodents recorded in the “Conglomerado osífero” (= “Mesopotamiense”, Late Miocene, Huayquerian Age), outcropping in the base of the Ituzaingó Formation (Entre Ríos, Argentina), show a wide species diversity, encompassing all South American superfamilies of the Suborder. Among them, the unusual assemblage of echimyids, abrocomids, neopiblemids and *Myocastor* is identified, a unique composition not registered before in any other South American Cenozoic fossil fauna. In spite of the rich representativity of these “Mesopotamian” Hystricognathi, their systematics, biogeographic history, paleoenvironmental and biochronological significance remain poorly known. This contribution summarizes the state of knowledge of the Hystricognathi families from the Ituzaingó Formation (Entre Ríos Province) and provides a preliminary list of species of the Suborder Hystricognathi coming from this unit, as a reference framework for future studies.

Key words: Rodentia - Hystricognathi - “Mesopotamiense” - Late Miocene - Entre Ríos Province - Argentina.

Palabras clave: Rodentia - Hystricognathi - “Mesopotamiense” - Mioceno tardío - Entre Ríos - Argentina.

Introducción

Los roedores de la Mesopotamia argentina registrados en el “Conglomerado osífero” (= “Mesopotamiense”, *sensu* Frenguelli, 1920; Mioceno tardío, Edad Huayqueriense; Cione et al., 2000), aflorante en la base de la Formación Ituzaingó, en la provincia de Entre Ríos, pertenecen al Suborden Hystricognathi, cuyos representantes sudamericanos son incluidos tradicionalmente dentro del Infraorden Caviomorpha. Ellos son particularmente interesantes desde un punto de vista biogeográfico y evolutivo ya que: (1) muestran una gran diversidad de especies, pertenecientes a todas las superfamilias reconocidas para el Suborden en América del Sur (Cione et al., 2000) (Apéndice 1); (2) exhiben un amplio rango de tamaño corporal, diversos diseños oclusales y cráneo-mandibulares, y diferentes grados de hipsodondia (figura 1); (3) varios taxones están presentes también en otras áreas biogeográficas de Argentina y del resto de América del Sur durante gran parte del Cenozoico tardío; (4) numerosos taxones se registran sólo, con primeros y últimos registros, en esta unidad y parecen evidenciar fenómenos de extinción.

En este sentido, los Hystricognathi “mesopotamienses” ofrecen un modelo adecuado para evaluar aspectos ecológico-evolutivos y reconstruir las características paleomambientales y relaciones biogeográficas del área Mesopotámica durante el Neógeno. Estos aspectos podrán ser analizados una vez esclarecida la sistemática de la mayoría de los taxones reconocidos, los cuales necesitan una revisión sustancial (Candela, en preparación).

¹ Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina. E-mail: acandela@museo.fcnym.unlp.edu.ar

En esta contribución se realiza una síntesis del estado actual del conocimiento de las familias de Hystricognathi registradas en la Formación Ituzaingó, en la que se destacan aspectos sistemáticos y biogeográficos de algunos de los grupos representados. Se brinda además una lista preliminar de especies de Hystricognathi reconocidas en esta unidad, a fin de contar con un marco de referencia para futuros estudios (Apéndice 1).

Siguiendo la propuesta de Cione et al. (2000), se asume que la fauna del “Conglomerado osífero” es asignable a la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío), pendiente de un estudio integral de correlación de las unidades fosilíferas del Neógeno de América del Sur.

Los Hystricognathi del “Mesopotamiense”

SUPERFAMILIA ERETHIZONTOIDEA

Los Erethizontidae registrados en el “Conglomerado osífero” están representados por *Paradoxomys cancrivorus* Ameghino 1886, un puercoespín endémico del “Mesopotamiense” (Vucetich y Candela, 2001). Algunos rasgos de su morfología mandibular y dentaria (figura 1.A) indican que esta especie estaría vinculada al clado de los Erethizontinae (*sensu* Candela, 2004), al que pertenecen los géneros vivientes *Erethizon* y *Coendou*, de hábitos semi y estrictamente arborícolas (Candela, 2000; Reguero et al., en prensa). De confirmarse la pertenencia de *P. cancrivorus* al clado de los puercoespines vivientes, esta especie sería el miembro más antiguo de la subfamilia, cuya historia biogeográfica parece haberse desarrollado esencialmente en la subregión Brasileña (*sensu* Hershkovitz, 1958) o región Neotropical *sensu stricto* (Morrone, 2001). Su presencia en el “Conglomerado osífero” representaría además el registro más austral del clado en Argentina (Candela y Morrone, 2003).

SUPERFAMILIA OCTODONTOIDEA

Los Echimyidae son un grupo de Hystricognathi de pequeño a mediano tamaño, que incluye numerosas especies vivientes habitantes de la subregión Brasileña (*sensu* Hershkovitz, 1958). Los Echimyidae “mesopotamienses” están representados por “*Eumysops*” *parodii* Kraglievich, 1945 (Vucetich y Verzi, en Cione et al., 2000; figura 1.B), y por el endémico género y especie *Haplostropha scalabriniana* Ameghino 1891. Según Vucetich y Verzi (en Cione et al., 2000) ambos taxones pertenecen a la subfamilia Eumysopinae, un grupo que incluye formas terrestres y semisubterráneas (Reig, 1989), aunque representarían linajes 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 señalar que la monofilia de los Eumysopinae fue recientemente cuestionada (Leite y Patton, 2002; Galewski et al., 2005). Por lo tanto, un análisis integral de taxones extintos (e. g. *Reigechimys*, *Pampamys*, *Eumysops*, *Theridomysops*) y vivientes (e. g. *Trichomys*, *Clyomys*, *Euryzygomatomys*) tradicionalmente incluidos en los Eumysopinae (Verzi et al., 1994, 1995; Vucetich, 1995), es necesario a fin de poner a prueba la monofilia de este grupo y afinidades de los equimidos “mesopotamienses”. Sobre esta base se podrá examinar la historia biogeográfica de la familia, particularmente la de aquellos equimidos del área Mesopotámica.

La presencia de “*Eumysops*” *parodii* y *Haplostropha scalabriniana* en el “Conglomerado osífero” sustenta la importante diversidad que los Eumysopinae tuvieron durante el Mioceno tardío, la cual habría sido mayor que la desarrollada durante el Plioceno y Pleistoceno (Vucetich y Verzi, 1995). Ambas especies, con una masa estimada de aproximadamente 1100 g., se encuentran entre los más grandes equimidos del Mioceno tardío de Argentina y entre los más pequeños Hystricognathi “mesopotamienses”, los cuales habrían convivido con los gigantes *Phoberomys*, *Neopiblema* y *Eumegamys*, chinchilloideos que alcanzaron los mayores tamaños del Orden Rodentia (figura. 1. E-F).

Es interesante remarcar la ausencia en el "Mesopotamiense" de los Octodontidae, una familia estrechamente emparentada con los Echimyidae, con una importante representación durante el Neógeno de Argentina (e. g. Verzi, 1999, 2001, 2002; Verzi, et al., 1999). Los Ctenomyinae, representados actualmente por el politípico género *Ctenomys*, se habrían diferenciando durante el Mioceno tardío (Edad Chasiquense), probablemente en el área pampásica (Verzi, 1999, 2002). Dicha diferenciación podría haber estado vinculada al deterioro climático y desarrollo de biomas abiertos inferidos para este momento (Verzi, 2002). La ausencia de Ctenomyinae en el "Mesopotamiense" (asumiendo que ésta no se debe a un error de registro), pudo haber estado condicionada por el desarrollo en el área Mesopotámica de condiciones climático-ambientales no propicias para los representantes miocénicos de la subfamilia, los cuales fueron frecuentes en Argentina Central (Verzi, 2002). Los Octodontinae se distribuyen actualmente al sur de América del Sur, principalmente en la región andina y subandina, entre los 16 y 40° de latitud sur (Mares y Ojeda, 1982). Sus representantes extintos muestran una distribución relativamente amplia en Argentina, que incluye la región pampeana, donde se registran desde el Chasiquense (Mioceno tardío) hasta el Sanandresense (Plioceno tardío; Verzi, 2001) y en el Ensenadense (Verzi et al., 2002). La ausencia de este grupo en el área Mesopotámica durante el Mioceno tardío pudo deberse también al desarrollo de condiciones ambientales no aptas para la vida de estos roedores. Sin embargo, es necesario un conocimiento mayor de la historia biogeográfica y paleobiología de los Octodontidae extintos a fin de evaluar su ausencia en el "Mesopotamiense".

Los Myocastoridae están representados actualmente por una única especie, *Myocastor coypus*, distribuida en Argentina, Chile, Uruguay, Paraguay, Bolivia y sur de Brasil (Woods et al., 1992). Los registros más antiguos de este género se identifican en el "Conglomerado osífero" (Candela y Noriega, 2004) y en el "Puelchense" (Rusconi, 1945) (aceptando la correlación de al menos la base de las "capas puelchenses" con la Formación Ituzaingó; véase Cione et al., 2000). Estos registros indican que los miocastóridos "mesopotamienses" (figura 1.C) están representados sólo por *Myocastor*, siendo aparentemente éste el único género viviente de Hystricognathi reconocido en esta unidad y el más antiguo del Suborden identificado hasta el momento en América del Sur.

Para el "Mesopotamiense" fueron descriptas las especies endémicas *Myocastor paranensis* (Ameghino 1885, 1886, 1889; Rusconi, 1929) y *M. obesus* (Ameghino, 1889; Rusconi, 1929). Ameghino (1891) reconoció además a *Colpostemma sinuata* (única especie del género), también endémica del "Mesopotamiense", aunque recientemente Candela y Noriega (2004) la refirieron al género *Myocastor*. Por otra parte, Rusconi (1929) asignó a "*Myopotamus*" *priscus* Gervais y Ameghino (Ensenadense - Lujanense; Ameghino, 1889: 133; Lám.V, fig. 2; Rusconi, 1929) dos fragmentos craneanos provenientes del "Mesopotamiense", aunque esta asignación no fue justificada. Las especies de *Myocastor*, especialmente aquellas registradas en el "Conglomerado osífero", han sido reconocidas esencialmente por sus diferencias de tamaño, sin tener en cuenta la posibilidad de que éstas puedan deberse a variaciones ontogenéticas. La validez de las especies "mesopotamienses" de *Myocastor* necesita ser confirmada luego de la revisión del conjunto de las especies del género, contemplando la variación ontogenética e individual de la viviente *M. coypus* (Candela, en preparación).

Cabe destacar la presencia en el "Mesopotamiense" del endémico *Strophostephanos jheringi*, Ameghino, 1891, un roedor muy pequeño, de afinidades inciertas, que fue incluido originalmente por Ameghino (1991) en los "Echinomyidae". Posteriormente, Mones (1986) lo consideró un género de Echimyidae, una postura seguida por McKenna y Bell (1997), quienes lo incluyeron dentro de los Myocastorinae. El status sistemático y afinidades de este roedor están siendo actualmente analizados (Candela, en preparación).

SUPERFAMILIA CHINCHILLOIDEA

Los Abrocomyidae están representados actualmente por el género *Abrocoma*, habitante de zonas andinas áridas (Glanz y Anderson, 1990), y por el género *Cuscomys*, habitante de áreas forestadas del norte de la cordillera peruana (Emmons, 1999). Los registros más antiguos de la familia provienen de diferentes unidades asignadas al Mioceno tardío (Rovereto, 1914; Kraglievich, 1927; Montalvo et al., 1996; Herbst et al., 2000). Particularmente en el “Conglomerado osífero” se reconoce a la especie endémica *Protubrocoma paranensis* Kraglievich, 1927. En relación a su presencia en el “Mesopotamiense” Vucetich y Verzi (en Cione et al., 2000: 211) señalaron que: ... “the most plausible hypothesis is that *Protubrocoma paranensis* had environmental constraints different to the living species of *Abrocoma*. In this sense, it is remarkable the record of a recent unusual abrocomid, showing climbing capabilities, from the forested areas in the northern Vilcabamba cordillera (Bolivia; *Cuscomys*; Emmons, 1999)”. Los abrocómidos del Mioceno tardío pudieron haber tenido un hábitat más generalizado que el de las especies vivientes de *Abrocoma*. Estas últimas se habrían diferenciado más recientemente, probablemente durante el Plioceno, en asociación a los cambios climáticos y ambientales vinculados a la fase diastrófica Diaguíta de la orogenia andina, que dio lugar a una mayor aridización de los ambientes (Pascual et al., 1996). En este sentido, el estudio de las afinidades filogenéticas y biogeografía de los representantes fósiles de Abrocomyidae y especialmente de *Protubrocoma paranensis* puede ser de gran valor para comprender la historia evolutiva y biogeográfica de la familia, así como su significado paleoambiental.

Los Chinchillidae “mesopotamienses” están representados por las especies *Lagostomopsis pallidens* (Ameghino 1886) y *L. antiquus* (Ameghino, 1883) (figura 1.D). Cabe destacar que un único género, *Lagostomus* (*Lagostomopsis*), ha sido reconocido para los chinchillidos plio-pleistocénicos (Vucetich y Verzi, 1995). Es probable que en este género deban incluirse también los chinchillidos del Mioceno tardío (como aquellos reconocidos en la formaciones Arroyo Chasicó, Andalhualá, Chiquimil, Cerro Azul, e Ituzaingó; Rovereto, 1914; Marshall y Patterson, 1981; Marshall et al., 1983; Montalvo et al., 1996; Bondesio et al., 1980; Herbst et al., 2000). Al respecto cabe destacar que los rasgos utilizados para diagnosticar ambos géneros corresponden esencialmente a diferencias de tamaño (Francis y Mones, 1966; Vucetich y Verzi, 1995), las cuales son comunes entre los representantes de la especie viviente *Lagostomus maximus*. La identidad genérica de los chinchillidos del Mioceno tardío necesita ser analizada luego de una revisión sistemática de la familia que incluya los representantes extintos.

Los Dinomyidae están representados actualmente por una única especie, *Dinomys branickii*, habitante de zonas selváticas del este de los Andes en Brasil, Perú, Ecuador, Bolivia, Venezuela y Colombia (White y Alberico, 1992). La familia se conoce desde el Mioceno medio de Patagonia (Ameghino, 1904) y registra su mayor diversidad en el “Conglomerado osífero”, con más de 30 especies descriptas, incluidas en más de 10 géneros (e. g. Ameghino, 1885, 1886, 1891; Kraglievich, 1926, 1927, 1931, 1932; Nasif et al., 2004; Apéndice 1, figura 1.E). Sin embargo, los dinómidos en su conjunto necesitan una revisión sustancial, de hecho, varias especies “mesopotamienses” han sido fundadas originalmente en base a un único diente aislado, e. g. *Pseudosignomys paranensis* Kraglievich, 1931, *Pentastylomys seriei* Kraglievich, 1926, “*Protomegamys*” *coligatus* Kraglievich, 1932, *Teledontomys compressidens* Kraglievich, 1931, *Tetrastylomys castellanosi* Kraglievich, 1926, *Tetrastylus diffusus* Ameghino 1886. El registro fósil de dinómidos indica que la familia tuvo una amplia distribución geográfica en Argentina durante el Mioceno tardío, así lo demuestran aquellos taxones reconocidos en las formaciones Arroyo Chasicó, Epecuén, El Morterito, Chiquimil (Miembro El Jarillal) y Andalhualá (Rovereto, 1914; Pascual et al., 1966; Bondesio et al., 1980; Marshall y Patterson, 1981; Herbst et al., 2000). Por otra parte, en el “Conglomerado osífero” se reconocen varios géneros endémicos, e. g. *Briaromys*, *Doellomys*, *Pentastylodon*, *Teledontomys*, *Pentastylomys*, *Pseudosignomys* (Apéndice 1).

A pesar de la rica representación de la familia en el registro fósil sudamericano (Mones, 1981; Latrubesse et al., 1997; Linares, 2004), no existe todavía un esquema filogenético que permita evaluar su historia biogeográfica. Es posible que aquellos dinómidos registrados en el oeste, centro y este de Argentina durante el lapso Chasiquense-Huayqueriense, (e. g. *Tetrastylus*, *Potamarchus*) hayan tenido una amplia distribución en momentos previos, más cercanos a la transgresión del mar “paranense” (Mioceno medio?). Este mar pudo haber fragmentado el área de distribución de estos taxones, promoviendo fenómenos de vicarianza. De cualquier modo la historia biogeográfica de la familia podrá ser evaluada luego de un estudio sistemático, especialmente de aquellos taxones provenientes de las unidades fosilíferas antes mencionadas (Nasif en preparación).

Los Neopiblemidae representan la única familia extinta de Hystricognathi registrada en el “Conglomerado osífero”. Conocidos desde el Oligoceno tardío, alcanzaron su mayor diversidad en el “Mesopotamiense” (Apéndice 1), aunque es posible que esta diversidad sea menor a la reconocida. Los neopiblemidos se destacan por haber alcanzado el mayor tamaño corporal entre los Rodentia, una masa de aproximadamente 700 kg ha sido estimada para *Phoberomys pattersoni* (Sánchez Villagra et al., 2003). Se caracterizan además por presentar molariformes euhiposodontes, con diseños laminares y lofos/idos separados por una gruesa capa de cemento interlaminares (Bondesio et al., 1975; Mones, 1981; figura 1.F). Desde que Kraglievich (1926) reconociera a los Neopiblemidae, la composición taxonómica y diagnosis del grupo han variado considerablemente (Bondesio et al., 1975; Mones, 1981; Bondesio y Bocquentin-Villanueva, 1988; Bocquentin-Villanueva et al., 1990; Sant’anna-Filho, 1994). Kraglievich (1926) consideró como Neopiblemidae a *Neopiblema* y *Dabbenea*, y vinculó a la familia más estrechamente con los Chinchillidae (Kraglievich, 1940). Esta posición fue seguida por Bondesio et al. (1975) quienes además incluyeron entre los neopiblemidos a *Perimys*, un género del Mioceno de Patagonia (Kramarz, 2002). El status sistemático de *Perimys scalabrinianus* Ameghino 1889, la única especie del género identificada en el “Conglomerado osífero”, no pudo ser confirmado, dado a que el material tipo y único ejemplar conocido no ha sido hallado luego de su descripción original. Bondesio y Bocquentin-Villanueva (1988) consideraron a *Phoberomys* (previamente incluido en los Dinomyidae) un género válido de Neopiblemidae, y Negri y Ferigolo (1999) a *Phoberomys* (incluyendo a *Dabbenea*), *Neopiblema* (Ameghino 1889) (incluyendo a *Euphilus*) y *Eusignomys* Ameghino (1904). La inclusión de *Scotamys* en los Neopiblemidae extiende el registro de la familia hasta el Oligoceno tardío (Kramarz, 2001). Un estudio preliminar de los neopiblemidos “mesopotamienses” indica que ellos comparten varios rasgos con los Eumegamyinae (un grupo perteneciente a los Dinomyidae; Mones, 1981, Candela; en preparación).

La presencia de Neopiblemidae en el “Mesopotamiense”, Urumaco (Mioceno tardío, Venezuela; Mones, 1981; Bondesio y Bocquentin-Villanueva, 1988), y Acre (Mioceno tardío, Brasil; Sant’Anna Filho, 1994; Bocquentin-Villanueva et al., 1990; Negri y Ferigolo, 1999) sugiere una vinculación biogeográfica del área de estudio con la subregión Brasileña (*sensu* Hershkovitz, 1958). Ésta familia representa además uno de los linajes que desde un punto de vista faunístico permite distinguir el área Mesopotámica del noroeste y centro de Argentina durante el Mioceno tardío, tal como lo indican otros grupos de mamíferos (xenartros y ungulados, véase Cione et al., 2000; Candela y Morrone, 2003).

SUPERFAMILIA CAVIOIDEA

Los Hydrochoeridae están representados en la actualidad por *Hydrochaeris hydrochaeris*, distribuida en gran parte de América del Sur (Eisenberg y Redford, 1999). Esta especie es el roedor viviente de mayor tamaño y el único sobreviviente de la familia. Los hidroqueridos se registran desde el Chasiquense, y tuvieron una diversidad importante durante el Mioceno tardío y Plioceno (Mones, 1991). En el “Mesopotamiense” han sido reconocidos numerosos géneros y especies, aunque es

posible que esta diversidad sea menor. De hecho, un estudio en preparación indica que varias especies de carpinchos “mesopotamiense” serían sinónimas (Vucetich et. al., en prensa). Por este motivo, sólo se brinda aquí una lista de los géneros representados en esta unidad (Apéndice 1).

Los cávidos “mesopotamienses” están representados también por numerosos géneros y especies, aunque, como en el caso de los Hydrochoeridae, ellos necesitan una revisión sustancial. Por lo tanto, sólo se brinda una lista de aquellos géneros previamente reconocidos en esta unidad (Cione et al., 2000) (Apéndice 1).

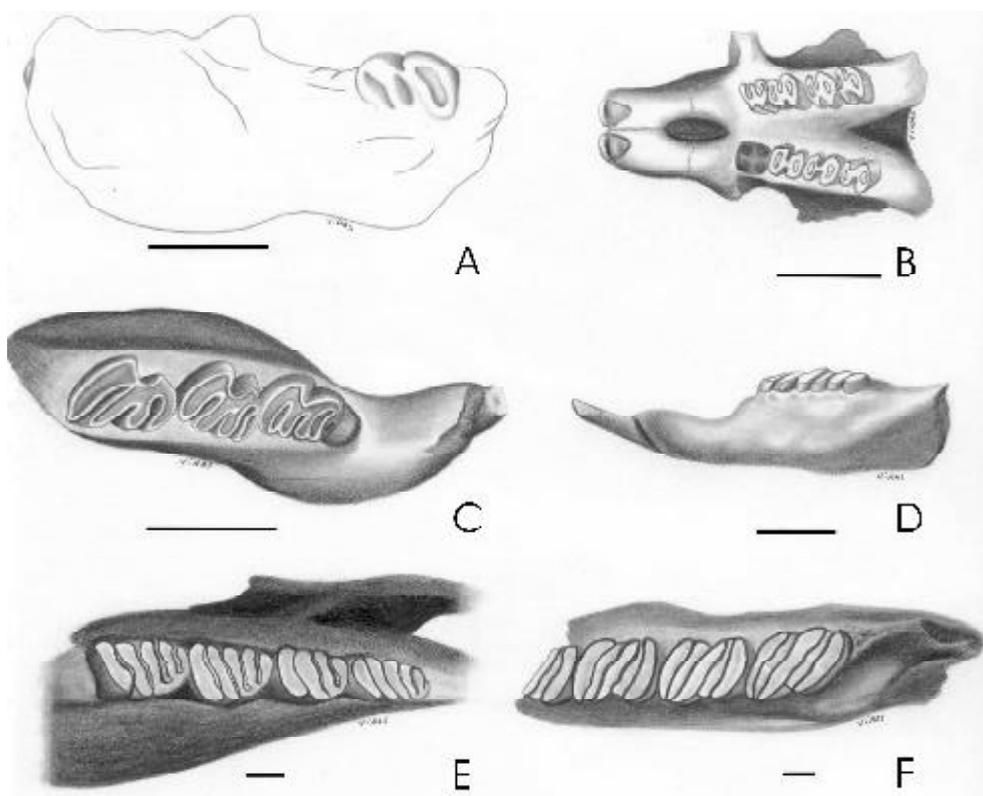


Fig. 1. Roedores de la Formación Ituzaingó. A, *Paradoxomys cancrivorus* fragmento mandibular derecho con el incisivo y el m2, vista lingual (modificado de Vucetich y Candela, 2001); B, “*Eumysops*” *parodii*, fragmento de cráneo con P4-M3 izquierdos y M1-M3 derechos, vista oclusal (modificado de Kraglievich, 1945); C, *Myocastor* sp., fragmento mandibular izquierdo con dp4-m2, vista oclusal (modificado de Candela y Noriega, 2004); D, *Lagostomopsis antiquus*, fragmento mandibular izquierdo con el incisivo y la serie p4-m2, vista labial (modificada de Ameghino, 1889: Lám. XXVI, fig. 9a); E, *Eumegamys paranensis* fragmento mandibular derecho con p4-m3, vista oclusal (modificado de Kraglievich, 1926); F, *Phoberomys burmeisteri*, fragmento mandibular izquierdo con parte del p4 y la serie m1-3, vista oclusal (modificado de Kraglievich, 1926). Escala: 1 cm.

Discusión

De la información precedente se destaca la importante diversidad de los Hystricognathi registrados en la Formación Ituzaingó, así como la necesidad de esclarecer la sistemática de la mayoría de los taxones reconocidos en esta unidad. Sobre esta base se podrá analizar su historia biogeográfica y precisar su significado biocronológico, a fin de lograr una más ajustada correlación temporal del “Mesopotamiense” con otras unidades tradicionalmente asignadas al Mioceno tardío y Plioceno de América del Sur.

La presencia compartida de ciertos géneros, e. g. *Lagostomopsis*, *Tetrastylus*, *Potamarchus*, *Cardiomyx*, en la Formación Ituzaingó y en otras unidades de Argentina asignadas al Mioceno tardío (e. g. Formación Arroyo Chasicó, Formación Chiquimil, Formación Andalhualá, Formación Cerro Azul, Formación Epecuén) podría ser el resultado de una amplia y más antigua distribución de estos taxones, al menos desde la Edad Chasicuense.

Los neopiblémidos y el puercoespín *Paradoxomys cancrivorus*, una especie vinculada a los Erethizontinae (*sensu* Candela, 2004), expresaría una mayor relación del área Mesopotámica con la subregión Brasilica (*sensu* Hershkovitz, 1958) y sustenta 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).

Los roedores del “Mesopotamiense” exhiben el rango de tamaño corporal más amplio registrado entre los Hystricognathi del Cenozoico de Argentina. Entre ellos se identifican además taxones braquiodontes (e. g. puercoespines), protohypsodontes (e. g. *Myocastor*) y euhypsodontes (e. g. neopiblémidos, hidroquéridos), con diseños oclusales complejos, como en estos últimos, y simplificados, como el de los chinchillidos (figura 1). Esta diversidad, que parece indicar el desarrollo de diversos hábitos y hábitats, necesita ser estudiada desde un punto de vista eco-morfológico, poniendo a prueba la existencia de “constraints” filogenéticos en los caracteres analizados, a fin de evaluar su significado adaptativo y paleoambiental.

Por otra parte, entre los Hystricognathi “mesopotamienses” se registra la inusual asociación de equímidos, abrocómidos, neopiblémidos y *Myocastor*, una composición única de taxones, hasta ahora no reconocida en ninguna de las faunas fósiles del Cenozoico de América del Sur, cuyo significado ecológico-evolutivo y biogeográfico debe ser aún analizado.

Agradecimientos

Deseo expresar mi agradecimiento a F. Aceñolaza por invitarme a participar de este trabajo, a A. Kramarz por facilitarme el acceso de las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, y a J. Noriega por brindarme valiosa información acerca de la problemática del “Mesopotamiense”.

Este trabajo es una contribución los PICT 11928 y 8395 (AGENCIA).

Apéndice 1

Familia Erethizontidae

Paradoxomys Ameghino, 1885 nomen dubium

P. cancrivorus Ameghino, 1886 nomen dubium

Familia Echimyidae

Haplostropha Ameghino, 1891

H. sacabriniana Ameghino, 1891

“*Eumysops*” *parodii* Kraglievich, 1945

Familia Myocastoridae (subfamilia Myocastorinae *sensu* McKenna y Bell, 1997)

Myocastor Kerr, 1792

M. paranensis (Ameghino, 1885)

M. obesus (Ameghino, 1889)

M. sinuata (Ameghino, 1991)

Myocastoridae?

Strophostephanos Ameghino, 1991

S. jheringi Ameghino, 1991

Familia Abrocomyidae

Protabrocoma Kraglievich, 1927

P. paranensis Kraglievich, 1927

Familia Chinchillidae

Lagostomopsis Kraglievich, 1926

L. pallidens (Ameghino, 1889)

L. antiquus (Ameghino, 1883)

Familia Dinomyidae

Briaromys Ameghino, 1889.

B. trouessartianus Ameghino, 1889

"*Discolomys*" Ameghino, 1889

"*D.* *cuneus* Ameghino, 1889

Doellomys Alvarez, 1947

D. parvus Alvarez, 1947

Eumegamys Kraglievich, 1926 (= *Megamys*, *Isostylomys*, *Carlesia*, *Diaphoromys*, *Rusconia*, *Protomegamys*, sensu McKenna y Bell, 1997).

E. contortus (Ameghino, 1889)

E. scalabrinianus Kraglievich, 1926

E. paranensis Kraglievich, 1926

E. dubius Kraglievich, 1932

"*E.* *depressidens* (Ameghino, 1885)

Carlesia Kraglievich, 1926

C. pendolai Kraglievich, 1926

Diaphoromys Kraglievich, 1931

D. compressidens Alvarez, 1947

D. gamayensis Kraglievich, 1931

D. mesopotamicus Kraglievich, 1932 (= *D. artussi* Kraglievich, 1934)

Isostylomys Kraglievich, 1926

I. ameghinoi Kraglievich, 1932

I. laurillardi (Ameghino, 1883)

Protomegamys Kraglievich, 1932

P. coligatus Kraglievich, 1932

Rusconia Kraglievich, 1931

R. crassidens Kraglievich, 1931

Eumegamysops Kraglievich en Alvarez, 1947

E. praependens (Ameghino, 1886)

Gyriabrus Ameghino, 1891

G. glutinatus Ameghino, 1891

G. holmbergi (Ameghino, 1885)

G. indivisus Kraglievich, 1932

- G. rebagliattii* Kraglievich, 1932
Paranamys Kraglievich, 1934 (= *Olenopsis* Ameghino 1889)
O. typicus, (Ameghino, 1889)
Pentastylodon Kraglievich en Alvarez, 1947
P. racedi (Ameghino, 1885)
Pentastylomys Kraglievich, 1926
P. seriei Kraglievich, 1926
Potamarchus Burmeister, 1885
P. murinus Burmeister, 1885
P. sigmodon Ameghino, 1891
Pseudosigmomys Kraglievich, 1931
P. paranensis Kraglievich, 1931
Telodontomys Kraglievich, 1931
T. compressidens Kraglievich, 1931
Tetrastylomys Kraglievich, 1926
Tetrastylomys castellanosi Kraglievich, 1926
Tetrastylus Ameghino, 1886 (= *Loxomylus*, *Loxopygus*, *Tetrastylopsis*, *Protelicomys*, sensu McKenna y Bell, 1997).
T. aguilari Kraglievich, 1932
T. diffusus Ameghino, 1886
T. laevigatus (Ameghino, 1885)
T. robustus Kraglievich, 1932
T. (Protelicomys) atavus Kraglievich, 1931

Familia Neopiblemidae

- Neopiblema* Ameghino, 1889 (= *Euphilus* Ameghino, 1889; *Epiblema* Ameghino, 1886, sensu McKenna y Bell, 1997).
N. horridula Ameghino, 1886
N. ambrosettianus (Ameghino, 1889)
Phoberomys Kraglievich, 1926 (= *Dabbenea* Kraglievich, 1926)
P. burmeisteri (Ameghino, 1891) Kraglievich, 1926
P. praecursor Kraglievich, 1932
P. insolita (Kraglievich, 1940)
P. lozanoi (Kraglievich, 1940)
P. minima (Kraglievich, 1940)
Perimys Amghino, 1887
P. scalabrinianus Ameghino, 1889

Familia Hydrochoeridae

- Anatochoerus* Mones y Vucetich, 1991
Anchimylops Kraglievich, 1927
Cardiatherium Ameghino, 1883
Cantracavia Burmeister, 1885
Kiyutherium Francis y Mones, 1965
Plexochoerus Ameghino, 1886
Procardiatherium Ameghino, 1885
Protohydrochoerus Rovereto, 1914

Familia Caviidae

- Cardiomys* Ameghino, 1885

Caviodon Ameghino, 1885
Paleocavia Ameghino, 1889
Parodimys Kraglievich, 1932
Pliodolichotis Kraglievich, 1927
Prodolichotis Kraglievich, 1932

Apéndice 1. Lista preliminar de especies de Hystricognathi “mesopotamienses” (la sistemática de las familias Neopiblemidae y Dinomyidae sigue parcialmente las propuestas de Mones, 1986; McKenna y Bell, 1997 y Negri y Ferigolo, 1999). Los cavioideos sólo son citados a nivel genérico (véase el texto).

Bibliografía

- Alvarez, E. F. de. 1947. Nota preliminar sobre nuevos roedores “Eumegamyidae”. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 2 (1): 59-64.
- Ameghino, F. 1983. 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 de Córdoba* 8: 5-207.
- Ameghino, F. 1886. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos de Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 9: 5-228.
- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles colectados 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 (del apartado).
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: xxxii + 1-127.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretácicos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 57: 162-175, 327-341.
- Bocquentin-Villanueva, J. Souza-Filho, J. P. y Negri, F. R. 1990. *Neopiblema acrensis* sp. n. (Mammalia, Rodentia) do Neógeno de Acre, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Paraná Emilio Goeldi* 2: 65-72.
- Bondasio, P., Pascual, R. y Vucetich, M. G. 1975. Los Neopiblemidae (Rodentia, Caviomorpha): su caracterización y sus relaciones filogenéticas con los Chinchillidae. *Actas del primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Tomo II: 431-447. Tucumán.
- Bondasio, P. y Bocquentin-Villanueva, J. 1988. Novedosos restos de Neopiblemidae (Rodentia, Hystricognathi) del Mioceno tardío de Venezuela. Inferencias paleoambientales. *Ameghiniana* 25(1): 31-37.
- 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 de La Plata, 352 p. Inédita].
- Candela, A. M. y Noriega, J. I. 2004. Los coipos (Rodentia, Caviomorpha, Myocastoridae) del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío; Formación Itzaingó) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: F. G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*, serie INSUGEO, Miscelánea, 12:5-12.
- Candela, A. M. 2004. A new giant porcupine (Rodentia, Erethizontidae) from the late Miocene of northwestern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (3): 732-741.
- 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 (3): 361-368.
- Cione, A. L., M. Azpelicueta, M. Bond, A. A. Carlini, J. R. Casciotta, M. A. Cozzuol, M. de la Fuente, Z. Gasparini, F. J. Goin, J. Noriega, G. J. Scillato-Yané, L. Soilbelzon, E. P. Tonni, D. Verzi, M. G. Vucetich. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F. G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Mio-neógeno Argentino*. Insugeo. Serie Correlación Geológica 14: 191-237.
- Emmons, L. H. A new genus and species of Abrocomid rodents from Perú (Rodentia: Abrocomidae). *American Museum Novitates* 3279: 1-14.
- Francis J. C. y Mones, A. 1966. La presencia de vizcachas [(*Lagostomys* (*Lagostomopsis*) *spicatus* Amegh.)] en la Formación Kiyú, Dpto. de San José R. O del Uruguay. *Kraglieviana* 22: 147-168.
- Freguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55-256.
- Galewski, T., Mauffrey J. F., Leite, Y. L. R., Patton, J. L., Douzery, E. J. P., 2005. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a Phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 601-6015.
- 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.

- Herbst, R., Anzótegui, L. M., Esteban, G., Mautino, L. R., Morton, S. y Nasif, N. Síntesis paleontológica del Mioceno de los valles Calchaquies, noroeste argentino. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F. G. Aceñolaza, y R. Herbst (eds.), *El Mio-neógeno Argentino*. Insugeo. Serie Correlación Geológica 14: 263-268.
- Hershkovitz, P. 1958. A geographic classification of Neotropical mammals. *Fieldiana (Zoology)* 36 (6): 581-620.
- Kraglievich, L. 1926. Los grandes roedores Terciarios de la Argentina y sus relaciones con ciertos géneros pleistocenos de las antillas. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural "Bernardino Rivadavia"*, Tomo XXXIV:122-135.
- Kraglievich, L. 1927. Nota preliminar sobre nuevos géneros y especies de la fauna argentina. *Physis* 8: 591-598.
- Kraglievich, L. 1931. Nuevos géneros de roedores eumegámidos. *Physis* 10: 392-39.
- 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* 115: 155-181 y 211-237.
- Kraglievich, L. 1940. Descripción detallada de diversos roedores argentinos terciarios clasificados por el autor. En: obras Completas y Trabajos Científicos Inéditos de Lucas Kraglievich. A. J. Torcelli, Compilador. Obras de Geología y Paleontología, 2: 297-330.
- Kramarz, 2001: Revision of the family Cephalomyidae (Rodentia, Caviomorpha) and new cephalomyids from the Early Miocene of Patagonia. *Palaeovertebrata* 30 (1-2): 51-88).
- Kramarz, A. 2002: Roedores chinchilloideos (Hystricognathi) de la Formación Pinturas, Mioceno temprano – medio de la provincia de Santa Cruz, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 4 (2): 167-180.
- Latrubesse, E. M., Bocquentin, J., Santos, J. C. R., Ramonell, C. G. 1997. Paleoenvironmental model for the Late Cenozoic of Southwestern Amazonia: Paleontology and Geology. *Acta Amazonica* 27 (2): 103-118.
- 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.
- Linares, O. J. 2004. Bioestratigrafía de la fauna de mamíferos de las formaciones Socorro, Urumaco y Codore (Mioceno medio-Plioceno temprano) de la región de Urumaco, Falcon, Venezuela. *Paleobiología Neotropical* 1:1-26.
- Mares, M. A. y Ojeda, R. A. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American Hystricognath rodents. En: M. A. Mares y H. H. Genoways (eds.), *Mammalian biology in South America Special Publication Series*, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pennsylvania 6: 393-432.
- McKenna, M. C. y Bell, S. K. 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, New York, 631 pp.
- 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* 9:1-80.
- Marshall, L. G., Hoffstetter, R. y Pascual, R., 1983. Mammals and stratigraphy. Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*, 1-93.
- Mones, A. 1981. Sinopsis sistemática preliminar de la familia Dinomyidae (Mammalia: Rodentia: Caviomorpha). *Anais do II Congresso Latino-Americano de Paleontología* II: 605-619.
- Mones, A. 1986. Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de los Vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y Bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 82: 1-625.
- Mones, A. 1991. Monografía de la familia Hydrochoeridae (Mammalia: Rodentia). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 134: 1-235.
- Montalvo, C. I., Cardonatto, M. C., Visconti, G., Verzi, D. H. y Vucetich, M. G. 1996. Vertebrados de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) del valle de Quehué, provincia de la Pampa, Argentina. *Actas VI Jornadas pampeanas de Ciencias Naturales, Coproca*: 159-165.
- Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa, nro. 3, Zaragoza (España).
- Nasif, N. L., Aceñolaza F. G., y Esteban G. I., 2004. Nuevo material de xenartros y roedores para la Formación ituzaingó (Mioceno superior), provincia de Entre Ríos, Argentina. Reunión Anual de Comunicaciones Asociación Paleontológica Argentina, Resúmenes: 20. Diamante.
- Negri, F. R. y Ferigolo, J. 1999. Anatomía craneana de *Neopiblema ambrosettianus* (Ameghino, 1889) (Rodentia, Caviomorpha, Neopiblemidae) do Mioceno Superior-Plioceno, Estado do Acre, Brasil, e revisão das espécies do gênero. *Boletim do Museu Paraense Paraná Emilio Goeldi Série Ciências da Terra* Vol. II: 3-80.
- Pascual, R. Ortega Hinojosa, E. J. Gondar, D. y Tonni, E. P. 1966. *Paleontografía Bonaerense, Fasc. IV Vertebrata*. A. V. Borrello (Ed.). Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, 202 pp.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J. L. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. En: G. Arratia (Ed.), *Contribution of Southern South America to Vertebrate Paleontology*. Munchner Geowissenschaftliche Abhandlungen 30: 265-319.
- Eisenberg, J. F. y Redford, K. H. 1999. *Mammals of the Neotropics. The Central Neotropics. Vol 3. Ecuador, Perú, Bolivia, Brasil* The University of Chicago Press.

- Reguero, M. A., Candela, A. M. y Alonso, R. En prensa. Biochronology and biostratigraphy of the Uquía Formation (Pliocene-Early Pleistocene, NW of Argentina) and its significance in the Great American Biotic Interchange. *Journal of South American Earth Sciences*.
- Reig, O. 1989. Karyotypic repatterning as one triggering factor in cases of explosive Speciation. En: A. Fontdevila (Ed.), *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*. Springer-Verlag, Berlin: 246-289.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1-247.
- 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."*. Tomo III, N° 2: 504-518.
- Rusconi, 1945. Un nuevo roedor del Entrerriano: *Eumysops parodii*, n. sp. *Anales de la sociedad Científica Argentina*, CXL: 16-21.
- Sánchez Villagra, M., Aguilera, O. y Horovitz, I. 2003. The anatomy of the World's largest extinct rodent. *Science*: 1708-1710.
- Verzi, D. H., Vucetich, M. G. y Montalvo, C. 1994. Octodontid-like Echimyhidae (Rodentia); Un Upper Miocene episode in the radiation of the Family. *Palaeovertebrata* 23 (1-4) 199-210.
- Verzi, D. H., Vucetich, M. G. y Montalvo, C. 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.
- Verzi, D. H., Tonni, E. P., Scaglia, O. A. y San Cristóbal, J. O. 2002. The fossil record of the desert-adapted South American rodent *Tympanoctomys* (Rodentia, Octodontidae). Paleoenvironmental and biogeographic significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 179: 149-158.
- Verzi, D. H. 1999. The dental evidence on the differentiation of the Ctenomyinae rodents (Caviomorpha, Octodontidae, Ctenomyinae). *Acta Theriologica* 44 (3): 263-282.
- Verzi, D. H. 2001. Phylogenetic position of *Abalosia* and the evolution of the extant Octodontinae (Rodentia, Caviomorpha, Octodontidae). *Acta Theriologica* 46(3): 243-268.
- Verzi, D. H. 2002. Patrones de evolución morfológica en Ctenomyinae (Rodentia, Octodontidae). *Mastozoología Neotropical* 9: 309-328.
- 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 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. 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., Dechamps, C., Olivares, A. y Dozo, T. 2004. Capybarras size, shape and time: a model kit. *Acta Paleontológica Polonica*. En Prensa.
- 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*, Paris 392: 763-769.
- White, T. G. y Albertico, M. S. 1992. *Dinomys branickii*. *Mammalian Species* 410: 1-4.
- Woods, C. A., Contreras, L., Willner-Chapman, G., Whidden, H.P. 1992. *Myocastor coypus*. *Mammalian Species* 398: 1-8.

Recibido 11 de noviembre de 2004

Aceptado 15 de febrero de 2005