



**Los Chinchillidae (Rodentia, Caviomorpha)
fósiles de la República Argentina:
sistemática, historia evolutiva y biogeográfica,
significado bioestratigráfico y paleoambiental**

Lic. Luciano Luis Rasia

Directora: Dra. Adriana M. Candela

Codirector: Dr. David A. Flores

Trabajo de Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales



2016

TOMO I



**Los Chinchillidae (Rodentia, Caviomorpha)
fósiles de la República Argentina:
sistemática, historia evolutiva y biogeográfica,
significado bioestratigráfico y paleoambiental**

Lic. Luciano Luis Rasia

Directora: Dra. Adriana M. Candela

Codirector: Dr. David A. Flores

Tomo I

Trabajo de Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales

2016



a mis viejos

Agradecimientos

Quiero agradecer en primer lugar, a mis directores, la Dra. Adriana Candela y el Dr. David Flores. A Adriana por abrirme las puertas de su laboratorio cuando yo ya casi había abandonado toda esperanza de poder dedicarme a la paleontología, y por el apoyo constante en todos estos años de realización de la tesis. A David por la mano enorme que me dio principalmente en el análisis alométrico de *Lagostomus maximus* y por transmitirme el entusiasmo por el laburo.

A los revisores, la Dra. Guiomar Vucetich, la Dra. Carolina Vieytes y el Dr. Martín Ubilla, quiero agradecer sus valiosos comentarios que mejoraron notablemente esta tesis.

A los curadores de las colecciones que visité, los Dres. Alejandro Kramarz (MACN), Marcelo Reguero (MLP), Diego Verzi (MLP), Itatí Olivares (MLP) y Jorge I. Noriega (CICYTTP); y otras personas trabajando en las colecciones que también me dieron una mano: Stella Maris Álvarez (MACN), Lucas Pomi (MLP) y Martín de los Reyes (MLP).

A Martín de los Reyes, Francisco Prevosti y Ulyses Pardiñas que desinteresadamente me acercaron material fósil de vizcachas para que lo estudie.

A mis compañeros de laboratorio, Junior Bonini, Damián Voglino y Marcos Ercoli, que más allá de compartir mates y galletitas, me ayudaron mucho a crecer y desarrollarme en lo laboral gracias a charlas e intercambio de opiniones.

A mis compañeros, colegas y amigos por el apoyo y consejos (referentes al trabajo y no tanto): Caro Acosta Hospitaleche, Yana Herrera, Néstor Toledo, Javier Echevarría, Dani Cabrera, Caro Gandrup de Cabrera, Mendelevio Cabrera, Dino Degrange, Leo Acosta, Luciana Hiriart, Negro Menucci, Nahuel Muñoz, José O’Gorman, Javier Gelfo. Seguramente dejó afuera a alguien.

A Alberto Cione y Marcelo Reguero por haberme dado una gran mano cuando todavía no había obtenido beca alguna. Me hubiese sido imposible trabajar en la tesis esos primeros años sin beca.

A Luciana Hiriart y Alejandro Daniel Sánchez por permitirme usar sus fotografías de vizcachas en su ambiente natural. Y a Sole Gouiric por ayudarme con las fotos de material óseo de vizcachas vivientes.

Al personal de la Biblioteca Florentino Ameghino, por la buena predisposición para buscar polvorientos volúmenes.

A Néstor y familia, de la fotocopidora del Museo, por todos estos años de sacar pilas de fotocopias.

Al personal de la oficina de Posgrado de la FCNyM por la buena onda y excelente predisposición.

A los amigos que he conocido en La Plata, que desde que empecé la tesis los tengo algo olvidados; Maite, Leo, Dulce, Nahuel, Javier, Pablo Brujo, Céline y otros tantos.

A mis amigos, Chulian, Cuchillo, Matute, Fer y Torres, que a pesar de que estamos desperdigados por el mundo sé que puedo contar con ellos para lo que sea.

A mi familia, mis viejos Liliana y César, a quienes no solo les debo haber podido venir a La Plata a estudiar paleontología, que era lo que siempre había querido, sino que ellos fueron los que hicieron que tenga desde chico un gran interés por la biología. A mi hermano Franco, con quien compartimos de chicos el gusto por la biología y la paleontología, y siempre ha sido un interesado de todas las cosas que he ido aprendiendo a lo largo de mis estudios. A mis abuelas, Nidia y Ququi, y mi tía Norma, que seguramente no entendían del todo que es lo que estaba haciendo en La Plata, pero siempre me ayudaron en lo que pudieron.

A Sole quiero agradecerle especialmente porque desde que nos conocimos en la facultad hace ya dieciséis años siempre me ha apoyado y acompañado, y en estos últimos años me ha tenido mucha paciencia (te quiero Sole!).

A mis animalitos, Luana, Tori y Sokka.

Índice

Dedicatoria	
Agradecimientos	
Índice	
Resumen	1
Abstract	5
Capítulo I. Introducción y objetivos	8
1.1. Introducción	9
<i>1.1.1. Los Chinchillidae actuales, su distribución y relaciones en el contexto de los caviomorfos</i>	9
<i>1.1.2. Registro fósil</i>	11
1.2. Objetivos	15
<i>1.2.1. Objetivo general</i>	15
<i>1.2.2. Objetivos particulares</i>	15
1.3. Hipótesis	15
Capítulo II. Materiales y métodos	17
2.1. Abreviaturas	18
<i>2.1.1. Institucionales</i>	18
<i>2.1.2. Anatómicas</i>	19
<i>2.1.3. Merísticas</i>	21
2.2. Terminología anatómica	23
2.3. Material estudiado	23
2.4. Análisis alométrico cuantitativo de <i>Lagostomus maximus</i>	23
2.5. Análisis cuantitativo de lagostominos fósiles	26
2.6. Análisis filogenético	26
2.7. Cálculo de masa corporal en chinchillidos fósiles	27
Capítulo III. Variación morfológica en <i>Lagostomus maximus</i>	28
3.1. Dimorfismo sexual	29
Dimorfismo sexual en roedores fósiles	30
3.2. Ontogenia	31
3.3. Metodología	32
3.4. Estudio cualitativo	33

3.4.1. Estructuras del cráneo que cambian durante la ontogenia	35
3.4.2. Suturas craneanas	37
3.5. Análisis cuantitativos	39
3.5.1a. Regresión bivariada	39
3.5.1b. Alometría multivariada	40
3.5.2. Modelización del cráneo	41
Capítulo IV. Paleontología sistemática	43
4.1. Introducción y antecedentes	44
4.2. Paleontología sistemática	45
Chinchillidae	46
Gen et sp. indet. 1	46
“ <i>Eoviscaccia</i> ”	47
“ <i>Eoviscaccia</i> ” <i>australis</i>	49
“ <i>Eoviscaccia</i> ” sp.	53
Lagostominae	54
<i>Prolagostomus</i>	55
<i>Prolagostomus pusillus</i>	57
<i>Prolagostomus obliquidens</i>	61
<i>Prolagostomus rosendoi</i>	62
<i>Prolagostomus</i> sp. 1	64
“ <i>Pliolagostomus</i> ”	68
“ <i>Pliolagostomus</i> ” <i>notatus</i>	67
“ <i>Pliolagostomus</i> ” <i>friasensis</i>	69
<i>Lagostomus</i>	71
<i>Lagostomus</i> sp. nov. A	72
<i>Lagostomus pretrichodactyla</i>	77
<i>Lagostomus antiquus</i>	82
<i>Lagostomus laminosus</i>	85
“ <i>Lagostomus pallidens</i> ” <i>nomen vanum</i>	87
<i>Lagostomus incisus</i>	88
<i>Lagostomus euplasius</i>	93
<i>Lagostomus compressidens</i>	101
“ <i>Viscaccia arcuata</i> ” <i>nomen dubium</i>	105

<i>Lagostomus debilis</i>	105
<i>Lagostomus cavifrons</i>	108
<i>Lagostomus egenus</i>	112
“ <i>Lagostomus striatus</i> ” <i>nomen dubium</i>	114
<i>Lagostomus maximus</i>	115
Chinchillinae	120
<i>Lagidium</i>	121
<i>Lagidium</i> sp.	121
<i>Chinchilla</i>	122
<i>Chinchilla chinchilla</i>	122
4.3. Estudio cuantitativo de las especies fósiles de <i>Lagostomus</i>	123
4.4. Resumen sistemático de los Chinchillidae fósiles de Argentina	125
Capítulo V. Evolución y filogenia	126
5.1. Hipótesis filogenéticas previas	127
5.2. Análisis filogenético	129
5.2.1. Muestreo de taxones	129
5.2.2. Muestreo de caracteres	131
5.2.3. Análisis de los caracteres	132
5.2.3a. Caracteres ordenados	132
5.2.4. Listado de caracteres	132
5.2.5. Análisis cladístico	148
5.2.6. Soporte de las ramas	153
5.2.7. Evolución de algunos caracteres dentarios de valor sistemático	154
7.2.8. Calibración estratigráfica y diversificación de Chinchillidae	156
Capítulo VI. Bioestratigrafía y biogeografía	159
6.1. Bioestratigrafía	160
6.1.1. Contexto geológico y registro fósil de la familia Chinchillidae	160
6.1.2. La aplicación de los chinchillidos como herramienta bioestratigráfica	176
6.1.3. Caso de estudio: Las especies de <i>Lagostomus</i> del Plioceno-Holoceno de la provincia de Buenos Aires	179
6.2. Biogeografía	182
6.2.1. Los primeros chinchillidos	183
6.2.2. Los chinchillinos	183

6.2.2. <i>Los lagostominos</i>	184
Capítulo VII. Consideraciones paleobiológicas	187
7.1. Introducción	188
7.2. Ecología de los chinchíllidos vivos	188
7.3. Estimación de masa corporal en chinchíllidos fósiles	190
7.4. Hábitos de locomoción y uso del sustrato	194
7.4.1. <i>Estudio cualitativo del esqueleto apendicular</i>	196
7.4.2. <i>Análisis de los índices</i>	198
7.5. Morfología dentaria y hábito dietario	203
7.6. Conclusiones	205
Capítulo VIII. Conclusiones	209
Bibliografía	213

Resumen

Los roedores conforman el Orden más numeroso de mamíferos vivientes. Dentro de este grupo, los caviomorfos representan un clado eminentemente sudamericano con una notable diversidad morfológica y adaptativa.

La familia Chinchillidae es un clado de roedores caviomorfos cuyo registro fósil más antiguo proviene del Oligoceno temprano de Chile, y está poco representado en la actualidad, con tres géneros en total: *Chinchilla* con dos especies, *Lagidium* con cuatro especies y *Lagostomus* con una especie. Se reconocen tradicionalmente dos subfamilias: Chinchillinae, incluyendo a *Chinchilla* y *Lagidium*, y Lagostominae representada por *Lagostomus*.

El registro fósil de los chinchillidos es muy abundante y la familia fue en el pasado mucho más diversa que en la actualidad, con tres géneros completamente extintos (*Eoviscaccia*, *Prolagostomus* y *Pliolagostomus*) y numerosas especies descriptas del género viviente *Lagostomus*. Sin embargo, la sistemática de varios de los taxones fósiles de la familia no ha sido revisada y las relaciones entre los géneros vivientes y fósiles no han sido evaluadas en un contexto filogenético. Además, no hay hasta el momento estudios bioestratigráficos, biogeográficos ni paleobiológicos de esta familia de caviomorfos.

En este trabajo de Tesis se abordó el estudio de los chinchillidos fósiles de Argentina desde un enfoque sistemático, filogenético, bioestratigráfico, biogeográfico y ecológico-evolutivo. Además, con el fin de comparar y evaluar rasgos morfológicos craneanos descriptos para las especies extintas, se realizó un análisis de la variación ontogenética y el dimorfismo sexual en la especie viviente, *Lagostomus maximus*.

Las conclusiones de este trabajo son:

- Se reconoce el dimorfismo sexual en el cráneo de la especie viviente, *Lagostomus maximus*, el cual puede evaluarse cualitativamente y en términos alométricos.
- La variación morfológica observada entre hembras y machos actuales de *Lagostomus maximus* puede reconocerse también en individuos fósiles de *Lagostomus*, y se infiere que el dimorfismo sexual en el género habría estado presente al menos desde el Plioceno.
- El estudio taxonómico de los Chinchillidae fósiles de la Argentina permitió reconocer la validez de veintiún taxones previamente descriptos (gen. et sp. indet. 1,

“Eoviscaccia” australis, *“Eoviscaccia”* sp., *Prolagostomus* sp. 1, *Prolagostomus pusillus*, *Pr. obliquidens*, *Pr. rosendoi*, *“Pliolagostomus” notatus*, *“Pl.” friasensis*, *Lagostomus pretrichodactyla*, *L. antiquus*, *L. laminosus*, *L. incisus*, *L. euplasius*, *L. compressidens*, *L. debilis*, *L. cavifrons*, *L. egenus* y *L. maximus*, *Lagidium* sp. y *Chinchilla chinchilla*), así como una especie nueva (*Lagostomus* sp. nov. A).

- A través del estudio sistemático de los chinchillidos fósiles surgieron las siguientes novedades nomenclaturales:
 - *“Prolagostomus divisus”*, *“Pr. profluens”*, *“Pr. imperialis”*, *“Lagostomus lateralis”* y *“L. primigenius”* son considerados sinónimos de *Prolagostomus pusillus*
 - *“Prolagostomus amplus”* es considerado sinónimo de *“Pliolagostomus” notatus*
 - *“Viscaccia indefinita”* es considerada un sinónimo de *Lagostomus compressidens*
 - *“Viscaccia definita”*, *“V. loberiaense”* y *“V. chapalmalense”* son sinónimos de *Lagostomus euplasius*
 - *“Lagostomus minimus”* y *“L. heterogenidens”* son sinónimos de *Lagostomus debilis*
- El análisis filogenético indica que *“Eoviscaccia”* es un taxón parafilético basal al resto de los Chinchillidae, constituyendo el *stem* Chinchillidae. Las subfamilias Chinchillinae+Lagostominae forman un clado aquí reconocido como el *crown* Chinchillidae. Dentro de éste se reconocen dos grupos principales, las subfamilias Chinchillinae y Lagostominae. Entre los Lagostominae, *Prolagostomus* y *Lagostomus* son grupos monofiléticos, pero las especies de *“Pliolagostomus”* no conforman un clado. *“Lagostomopsis”* no es válido como género ni como subgénero de *Lagostomus*.
- El análisis del árbol filogenético obtenido, calibrado estratigráficamente, indica tres eventos principales de diversificación. El primer evento habría comenzado al menos en el Oligoceno temprano, como es evidenciado por la diversificación de las especies de *“Eoviscaccia”*. El segundo evento se habría producido durante el Mioceno temprano, con la aparición de las subfamilias Chinchillinae y Lagostominae, y con la diversificación de varios taxones dentro de este último clado. El tercer evento se reconoce en el Mioceno tardío, evidenciado por la aparición y diversificación del género *Lagostomus*.

- El análisis de los registros temporales de los géneros fósiles de chinchíllidos permitió reconocer al menos tres episodios de diversificación: desde el Oligoceno temprano hasta el Mioceno temprano (Tinguiririquense-Colhuehuapense) se registra “*Eoviscaccia*”, desde el Mioceno temprano hasta el Mioceno medio (“Pinturense”-Colloncurense) se registran *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*”, desde el Mioceno tardío hasta la Actualidad (Chasiquense-Actualidad) se registra *Lagostomus*. Estos tres episodios están estrechamente relacionados con los eventos de diversificación mencionados en el punto anterior.
- El análisis de los biocrones de las especies de *Lagostomus* registradas desde el Montehermosense a la actualidad en la provincia de Buenos Aires permitió establecer al menos tres lapsos en el registro del género, reconocidos por especies características: desde el Montehermosense hasta el Chapadmalalense se registran *Lagostomus incisus* y *L. euplasius*, desde el Ensenadense hasta el Bonaerense se registra *L. cavifrons*, y desde el Lujanense hasta la Actualidad *Lagostomus maximus*.
- El estudio de los registros de las especies fósiles de chinchíllidos puede aportar información bioestratigráfica valiosa junto con la fauna acompañante.
- El género “*Eoviscaccia*” estuvo muy ampliamente distribuido en América del Sur durante el Oligoceno temprano-Mioceno temprano. Los géneros *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*” en el Mioceno temprano-Mioceno tardío se hallaron ligados a la zona cordillerana y la Patagonia extra-andina. *Lagostomus* tuvo una distribución más amplia que en la actualidad durante el Mioceno tardío-Plioceno.
- Se observa un progresivo aumento de la masa corporal en los chinchíllidos, desde el Oligoceno tardío hasta la actualidad. Entre el Mioceno tardío y el Plioceno temprano el aumento de tamaño fue más abrupto, coincidiendo con el desarrollo de pastizales en el Área Pampeana.
- El estudio del poscráneo de especies fósiles de *Lagostomus* indica que habrían tenido un modo de vida similar al de la especie viviente, *Lagostomus maximus*, construyendo sistemas de galerías, cavando con los miembros anteriores.
- El análisis y comparación de la morfología dentaria de los Chinchillidae indica que la euhipsodoncia y la simplificación dentaria a solo dos láminas con esmalte reducido no coincide con el desarrollo de pastizales y probablemente surgió como respuesta a un aumento de partículas abrasivas en la dieta, como sedimentos o ceniza volcánica.

Los resultados de esta Tesis amplían el conocimiento de la familia Chinchillidae desde diferentes y nuevas perspectivas. La información anatómica, filogenética, bioestratigráfica, biogeográfica y paleobiológica brindada constituye un aporte no solo a la comprensión de la historia evolutiva y paleobiología de los caviomorfos, sino también al conocimiento de la bioestratigrafía continental de América del Sur.

Abstract

Rodents are the most numerous Order of living mammals. Caviomorph rodents represent a predominantly South American group with an outstanding morphological and adaptive diversity.

The family Chinchillidae is a clade of caviomorph rodents whose oldest fossil record came from the Early Oligocene of Chile, but it is poorly represented in recent times, with three genera: *Chinchilla* with two species, *Lagidium* with four species, and *Lagostomus* including a single species. Two subfamilies are traditionally recognized: Chinchillinae, including *Chinchilla* and *Lagidium*, and Lagostominae represented by *Lagostomus*.

Chinchillids' fossil record is very abundant and the family was much more diverse than in recent times, with three completely extinct genera (*Eoviscaccia*, *Prolagostomus* y *Pliolagostomus*), and several described species of the living genus *Lagostomus*. Nevertheless, the systematics of several fossil taxa of this family has not been revised and the relationships among living and extinct genera have not been evaluated in a phylogenetic context. There are no biostratigraphic, biogeographic or paleobiological studies of this caviomorph family.

In this Thesis work, the study of fossil chinchillids of Argentina was approached from a systematic, phylogenetic, biostratigraphic, biogeographic and ecologic-evolutive aspect. In addition, to compare and evaluate skull morphology traits described in extinct species, an analysis of ontogenetic variation and sexual dimorphism was performed in the living species, *Lagostomus maximus*.

Conclusions of this work are:

- Sexual dimorphism of the skull of the living *Lagostomus maximus* is recognized; which can be evaluated qualitative and in allometric terms.
- The morphological variation between recent female and male specimens of *Lagostomus maximus* can be also recognized in the skull of extinct species of *Lagostomus*, so sexual dimorphism would have been present in the genus at least since the Pliocene.
- The taxonomic study of fossil chinchillids of Argentina allowed recognizing the validity of twenty-one taxa previously described (gen. et sp. indet. 1, "*Eoviscaccia*" *australis*, "*Eoviscaccia*" sp., *Prolagostomus pusillus*, *Pr. obliquidens*, *Pr. rosendoi*,

Prolagostomus sp. 1, “*Pliolagostomus*” *notatus*, “*Pl.*” *friasensis*, *Lagostomus* *pretrichodactyla*, *L. antiquus*, *L. laminosus*, *L. incisus*, *L. euplasius*, *L. compressidens*, *L. debilis*, *L. cavifrons*, *L. egenus*, *L. maximus*, *Lagidium* sp. and *Chinchilla* (*chinchilla*), as well as a new species, *Lagostomus* sp. nov. A.

- The nomenclatural novelties are the following:
 - “*Prolagostomus divisus*”, “*Pr. profluens*”, “*Pr. imperialis*”, “*Lagostomus lateralis*” and “*L. primigenius*” are considered synonyms of *Prolagostomus pusillus*
 - “*Prolagostomus amplus*” is considered synonym of *Pliolagostomus notatus*
 - “*Viscaccia indefinita*” is considered synonym of *Lagostomus compressidens*
 - “*Viscaccia definita*”, “*V. loberiaense*” and “*V. chapalmalense*” are synonyms of *Lagostomus euplasius*
 - “*Lagostomus minimus*” and “*L. heterogenidens*” are synonyms of *Lagostomus debilis*
- Phylogenetic analysis shows that “*Eoviscaccia*” is a paraphyletic taxon and does not pertain to the subfamily Lagostominae, constituting the stem Chinchillidae. Subfamilies Lagostominae and Chinchillinae are monophyletic and conform the clade crown Chinchillidae. Within Lagostominae, *Lagostomus* and *Prolagostomus* are monophyletic genera, and “*Pliolagostomus*” species conform a non-monophyletic group. “*Lagostomopsis*” is not recognized as a genus or as a subgenus of *Lagostomus*.
- The analysis of the stratigraphically calibrated phylogenetic tree indicates at least three major diversification events. The first event would have started at least in the Early Oligocene, as evidenced by the diversification of “*Eoviscaccia*” species. The second event would have occurred during the Early Miocene, with the emergence of the Chinchillinae and Lagostominae subfamilies, and the diversification of several taxa within the latter clade. The third event is recognized in the Late Miocene, evidenced by the occurrence and diversification of the genus *Lagostomus*.
- The analysis of temporal records of the chinchillids’ fossil genera allowed recognizing at least three major diversification episodes: the “*Eoviscaccia*” Association (early Oligocene-early Miocene), the *Prolagostomus-Pliolagostomus* Association (early Miocene-middle Miocene), and the *Lagostomus* Association (late Miocene-Holocene). These three episodes are closely related with the diversification events mentioned in the previous item.

- The analysis of specific records of *Lagostomus* from the Montehermosan to recent times in Buenos Aires Province allowed establishing at least three moments in the genus record, recognized by characteristic species: from the Montehermosan to the Chapadmalalan *Lagostomus incisus* and *Lagostomus euplasisus* are recorded, from the Ensenadan to the Bonaerian *Lagostomus cavifrons* is recorded, from the Lujanian to recent times *Lagostomus maximus* is recorded.
- The study of fossil chinchillids species records can contribute with important biostratigraphic information together with the accompanying fauna.
- Biogeographic conclusions stated that “*Eoviscaccia*” was widely distributed in the early Oligocene-early Miocene of South America. *Prolagostomus* and “*Pliolagostomus*” were related in the early Miocene-middle Miocene to the Andean region and the extra-andean Patagonia. *Lagostomus* has a wider distribution than in recent times in the late Miocene-late Pliocene.
- Paleobiological analysis indicates that there was a progressive increase of body mass in chinchillids, since late Oligocene to recent times. In addition, during the late Miocene-early Pliocene interval the increase in size was greater, coinciding with the development of grasslands in the Pampean area.
- Postcranial studies in extinct species of *Lagostomus* indicate that they have had a similar lifestyle to the living species, *Lagostomus maximus*; they would have built gallery systems, digging with their forelimbs.
- Analysis and compared tooth morphology of Chinchillidae indicates that euhyposodonty and tooth simplification to only two laminae and reduced enamel do not match with the development of grasslands and probably arose as a response to an increase in the ingestion of abrasive particles of soil or volcanic ash.

The results of this Thesis extend the knowledge of the family Chinchillidae from different and new perspectives. The anatomical, phylogenetic, biostratigraphic, biogeographic and paleobiological information of this work constitute a contribution, not only to the comprehension of the evolutionary history and paleobiology of the caviomorphs, but also to the knowledge of continental biostratigraphy of South America.

Capítulo I - Introducción y objetivos

“Rats. Rats. Rats! Thousands! Millions of them!”

Dwight Frye como Renfield en la película Drácula (1931)

Capítulo I - Introducción y objetivos

1.1. Introducción

Los roedores conforman el orden más numeroso dentro de los mamíferos vivientes, representando un 43% de la diversidad de especies reconocidas (Wilson y Reeder, 2005). Entre éstos, los caviomorfos, originarios de América del Sur y presentes secundariamente en América del Norte, constituyen un grupo monofilético (e.g. Nedbal et al., 1994; Huchon y Douzery, 2001; Voloch et al., 2013) compuesto por 15 familias vivientes con una notable diversidad morfológica y adaptativa, incluyendo especies arborícolas, fosoriales y semiacuáticas, entre otros modos de vida (e.g. Nowak, 1991).

Entre los caviomorfos, la familia Chinchillidae muestra una escasa diversidad específica en la actualidad (véase más abajo), aunque se caracteriza por presentar variados hábitos de vida y un rico registro fósil que se remonta al Oligoceno temprano.

1.1.1. Los Chinchillidae actuales, su distribución y relaciones en el contexto de los caviomorfos

Los Chinchillidae constituyen un clado de caviomorfos endémico de América del Sur cuya historia evolutiva, registrada desde el Oligoceno temprano de Chile (Flynn et al., 2003; Croft et al., 2008; Bertrand et al., 2012), es documentada fundamentalmente en la parte austral de este sub-continente (e.g. Ameghino, 1887, 1889, 1891a; Scott, 1905; Kraglievich, 1926; Vucetich, 1984, 1989, Vucetich et al., 1999; Kramarz, 2001a). Se caracterizan, entre otros rasgos morfológicos, por la presencia de dientes proto- a euhipsodontes, simplificados a solo dos o tres láminas, aunque en formas primitivas se observan fosetas/fosétidas inclusive en estados avanzados de desgaste.

Comparados con otros linajes de caviomorfos (e.g. Echimyidae, Octodontidae, Caviidae), los chinchillidos constituyen una familia relativamente poco diversa en la actualidad desde un punto de vista sistemático que 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; ver figura 1.1).

Se reconocen tradicionalmente dos subfamilias, Chinchillinae y Lagostominae, ambas identificadas a base de caracteres de la anatomía externa y rasgos osteológicos (Pocock, 1922; Vucetich, 1975). *Chinchilla* y *Lagidium* conforman la subfamilia

Chinchillinae, mientras que *Lagostomus*, con la única especie viviente *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817), es incluido en la subfamilia Lagostominae.

Los chinchillinos habitan esencialmente en áreas andinas y preandinas, aproximadamente entre los 10° y 50° de latitud sur (e.g. Mares y Ojeda, 1982; Spotorno et al., 2004a). *Chinchilla* incluye dos especies de hábitos crepusculares y nocturnos, distribuidas principalmente en ambientes de montaña: *Chinchilla laniger* (Molina, 1782), hallada exclusivamente en Chile (Spotorno et al., 2004a), y *C. chinchilla* Lichtenstein, 1829, distribuida en los Andes del sur Bolivia, norte de Chile y noroeste de Argentina (Honacki et al., 1982; Redford y Eisenberg, 1992) (figura 1.1). Ambas especies se destacan por su habilidad para trepar y saltar (Spotorno et al., 2004a). *Lagidium* incluye cuatro especies: *L. peruanum* Meyen, 1833; *L. viscacia* (Molina, 1782); *L. wolffsohni* (Thomas, 1907) y *L. ahuacaense* Ledesma, Werner, Spotorno y Albuja, 2009; todas de hábitos diurnos, y distribuidas en áreas montañosas, rocosas y escasamente vegetadas de los Andes de Ecuador, Perú, Bolivia, Argentina y Chile (e.g. Rowlands, 1974; Honacki et al., 1982; Redford y Eisenberg, 1992; Ledesma et al., 2009) (figura 1.1.). Las cuatro especies de *Lagidium* son capaces de correr y saltar entre las rocas con gran agilidad (e.g. Nowak, 1991). El único lagostomino viviente, *Lagostomus maximus*, se distribuye en las regiones Pampeana, Chaqueña y el Monte semiárido en Argentina y sur de Bolivia y Paraguay (Nowak, 1991; Jackson et al., 1996) (figura 1.1). Esta especie construye sistemas complejos de madrigueras, representando el chinchillido viviente mejor adaptado para cavar (Nowak, 1991; Redford y Eisenberg, 1992; Jackson et al., 1996).

La familia Chinchillidae es incluida en la superfamilia Chinchilloidea junto con las familias Dinomyidae, Neoepiblemidae y Cephalomyidae (e.g. Kraglievich, 1940; Mones, 1981; Reig, 1986), aunque la posición filogenética de cada una de estas familias dentro de los chinchilloideos es discutida (ver Capítulo 5 – Evolución y filogenia).

Los Chinchilloidea fueron más cercanamente vinculados con los octodontoideos (e.g. Nedbal et al., 1994; Huchon y Douzery, 2001; Sánchez Villagra et al., 2003; Voloch et al., 2013), o al resto de los caviomorfos (e.g. Blanga-Kanfi et al., 2009; ver figura 1.2), aunque hasta el momento no se han efectuado estudios filogenéticos incluyendo formas fósiles y vivientes y una mayor fuente de caracteres que puedan corroborar estas hipótesis.

1.1.2. Registro fósil

Los chinchillidos fósiles son pobremente comprendidos desde un punto de vista filogenético, biogeográfico, ecológico-evolutivo y bioestratigráfico, y están casi enteramente restringidos a los Lagostominae. El registro fósil de la subfamilia Chinchillinae se limita a restos indeterminados hallados en la Formación Chucal (Mioceno temprano de Chile; Flynn et al., 2002; ver figura 1.3), registros del género viviente *Lagidium* para el Pleistoceno de Perú (Marshall et al., 1984; Walton, 1997; ver figura 1.3), y registros de *Chinchilla chinchilla* y *Lagidium* sp. para el Holoceno tardío de Catamarca, Argentina (Ortiz et al., 2012; ver figura 1.4).

El registro más antiguo de la familia Chinchillidae corresponde a *Eoviscaccia frassinettii* Bertrand, Flynn, Croft y Wyss, 2012 del Tinguiririquense (Oligoceno temprano) de Chile (Flynn et al., 2003; Croft et al., 2008; ver figura 1.3).

Otras especies de *Eoviscaccia* Vucetich, 1989, un género tradicionalmente incluido en la subfamilia Lagostominae, han sido reportadas en sedimentos Deseadenses (Oligoceno tardío) de Argentina (Vucetich, 1989; Bond et al., 1998; ver figura 1.4) y Bolivia (Vucetich, 1989; ver figura 1.3) y en estratos colhuehuapenses (Mioceno temprano) de Patagonia (Kramarz, 2001a; Kramarz et al., 2005; Vucetich et al., 2010a; figura 1.4). A diferencia del resto de los chinchillidos, los molariformes de *Eoviscaccia* presentan fosetas y fosétidas, y los hipoflexos e hipofléxidos no atraviesan completamente las coronas de los dientes (Vucetich, 1989; ver Capítulo 4).

Desde el Mioceno temprano hasta el Mioceno medio *Prolagostomus* Ameghino 1887 es reportado en diversas localidades patagónicas (e.g. Ameghino, 1887; Scott, 1905; Vucetich, 1984, 1994; Vucetich et al., 1993; Kramarz, 2002; figura 1.4). Este género incluye numerosas especies nominales santacrucenses (*P. pusillus*, *P. divisus*, *P. profluens*, *P. imperialis*, *P. amplus*, *P. lateralis*, *P. primigenius*, *P. oblicuidens*; ver Ameghino, 1887, 1889, 1894; Scott, 1905; ver Capítulo 4), y es registrado también tanto en niveles “pinturenses” (pre-santacrucenses, Mioceno temprano temprano; Kramarz, 2002) y colloncurenses (Mioceno medio; Vucetich, 1984; Vucetich et al., 1993). Fuera de Argentina hay registros de *Prolagostomus* en el Mioceno temprano-Mioceno medio de Laguna del Laja (Chile; Flynn et al., 2008), en el Mioceno temprano-Mioceno medio de Cerdas (Croft y Anaya, 2008), en el Mioceno medio de Quebrada Honda (Croft et al., 2011), y en la Formación Nazareno (Colloncurenses,

Mioceno medio) en Estación Arenales (Oiso, 1991; Marshall y Sempere, 1991), estas últimas localidades fosilíferas ubicadas en Bolivia (ver figura 1.3).

El género extinto *Pliolagostomus* Ameghino, 1887 agrupa dos especies: *P. notatus* Ameghino 1887, del Santacrucense (Mioceno temprano tardío) (Ameghino, 1887; Scott, 1905) y *P. friasensis* Vucetich 1984 del Colloncurensense (Mioceno medio) (Vucetich, 1984) de Patagonia.

Dependiendo de diferentes posturas sistemáticas, dos géneros (Kraglievich, 1934) o subgéneros (Francis y Mones, 1965, 1966, 1968) son identificados desde el Mioceno tardío a la actualidad: *Lagostomopsis* Kraglievich, 1926, reconocido desde el Chasicuense (Mioceno tardío) hasta el Chapadmalalense Superior (Plioceno tardío) y *Lagostomus*, registrado a partir de la Subedad Barrancalobense (Edad Marplatense, Plioceno tardío) hasta la actualidad (Pascual, 1966; Vucetich y Verzi, 1995; Cione y Tonni, 2001). Aquellas hipótesis que consideran a *Lagostomopsis* como un género diferente de *Lagostomus* asumen sus más estrechas relaciones respecto de otros chinchillidos (e.g. Kraglievich, 1934).

Provenientes de sedimentos de edad Chasicuense (Mioceno tardío) se han registrado restos de *Lagostomus* (*Lagostomopsis*) en Arroyo Chasicó, sudoeste de la provincia de Buenos Aires (e.g. Pascual, 1966; Bondesio et al., 1980) y en la provincia de San Juan (Contreras y Baraldo, 2011; este trabajo) (ver figura 1.4).

Lagostomus (*Lagostomopsis*) también ha sido reconocido en niveles de edad Huayqueriense (Mioceno tardío) dentro del área pampeana (Montalvo et al., 1996), en el Noroeste argentino (e.g. Rovereto, 1914; Marshall y Patterson, 1981; Esteban y Nasif en Herbst et al., 2001), en la Mesopotamia (Ameghino 1883, 1886, 1891), en Cuyo (Contreras y Baraldo, 2011), y en la Patagonia (Dozo et al., 2002; Cione et al., 2005) (ver figura 1.4).

Numerosos lagostominos han sido reportados en diversas localidades del Plioceno y Pleistoceno de Argentina. Vucetich y Verzi (1995) se inclinan por aceptar un único género para los lagostominos plio-pleistocenos, pendientes de una revisión de la familia. Fuertemente vinculado a esta problemática se destaca el hecho de que la mayoría de los rasgos utilizados para distinguir *Lagostomopsis* de *Lagostomus* corresponden esencialmente a diferencias de tamaño evidenciadas en el cráneo, dentición y elementos del poscráneo (Francis y Mones, 1968: 47-48; Vucetich y Verzi, 1995; Adriana Candela com. pers.).

Las numerosas especies nominales reconocidas durante el Plioceno y Pleistoceno en la provincia de Buenos Aires, tales como *Lagostomus (Lagostomopsis) compressidens* (Ameghino, 1908); *L. (L.) indefinitus* (Ameghino, 1908); *L. (L.) definitus* (Ameghino, 1908); *L. (L.) chapalmalensis* (Ameghino, 1908); *L. (L.) euplasius* (Ameghino, 1908); *L. (L.) arcuatus* (Ameghino, 1908); *L. (L.) loberiaensis* (Ameghino, 1908) (todas del “Piso Chapalmalense” *sensu* Ameghino, 1908); *Lagostomus minimus* Ameghino, 1889 (Ensenadense); *L. cavifrons* Ameghino, 1889 (Bonaerense); *L. heterogenidens* Ameghino, 1889 (Bonaerense); *Lagostomus egenus* Ameghino, 1891 (Bonaerense); y *L. debilis* Ameghino, 1889 (Bonaerense-Lujanense), no han sido revisadas hasta el presente estudio desde sus descripciones originales y en muchos casos su procedencia estratigráfica es imprecisa. Aunque relativamente abundantes y representados por restos craneanos y poscraneanos, en muchos casos excelentemente preservados, los chinchillidos fósiles de la provincia de Buenos Aires son aun escasamente comprendidos desde un punto de vista sistemático, biogeográfico, paleobiológico, y bioestratigráfico.

Lagostomus (Lagostomopsis) incisus (Ameghino, 1888) (=“*Lagostomus spicatus*” Ameghino, 1888; ver Rasia y Candela, 2013a) es la única especie que ha sido revisada recientemente, registrada en diversas formaciones pliocenas (Montehermosense y Chapadmalalense) de la provincia de Buenos Aires (Rasia y Candela, 2013a, b, en prep.).

La especie viviente *Lagostomus maximus* es registrada desde el Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno; Cione y Tonni, 1999), siendo mucho más frecuente en el Platense (Holoceno), edad definida por la “Biozona de *Lagostomus maximus*” (Cione et al., 1999; Cione y Tonni, 2001).

Fuera de la Argentina el registro fósil de *Lagostomus* durante el lapso Mioceno tardío-Pleistoceno es relativamente escaso, probablemente debido, al menos en parte, a que las unidades portadoras no han sido prospectadas intensamente en los últimos años (ver más abajo), y su estudio en un futuro permitiría una mejor comprensión de la evolución y paleobiogeografía del grupo.

Los registros de *Lagostomus* de Uruguay son destacables ya que allí el género se encuentra extinguido en la actualidad. “*Lagostomus (Lagostomopsis) spicatus*” se registró en el Mioceno tardío del Departamento de San José (Francis y Mones, 1965; pero ver Rasia y Candela, 2013a), y *L. (Lagostomopsis) euplasius* se registró en el

Plioceno tardío del departamento de Maldonado (Rusconi, 1934; Francis y Mones, 1966) (ver figura 1.3). *Lagostomus* sp. fue reconocida en el Pleistoceno del arroyo San Gregorio, Departamento de San José (Kraglievich, 1932), y en sedimentos de edad incierta en el departamento de Colonia (Rusconi, 1934) (ver figura 1.3). *Lagostomus maximus* fue citada para el Departamento de Canelones proveniente estratos de edad indeterminada (Jones, 1956) y del Pleistoceno tardío (Ubilla y Rinderknecht, 2014).

En Brasil se hallaron restos de *Lagostomus* cf. *maximus* en sedimentos del Pleistoceno tardío de Rio Grande do Sul (Kerber et al., 2011; ver figura 1.3) y *Lagostomus brasiliensis* Lund, 1840 en sedimentos kársticos de Lagoa Santa, Minas Gerais (Lund, 1841), aunque la pertenencia del material asignado a *L. brasiliensis* a la subfamilia Lagostominae fue puesta en duda (ver Winge, 1888; Kerber et al., 2011).

En Bolivia hay registros de lagostominos indeterminados en la Formación Umala (Plioceno), y de *Lagostomus maximus* en la Formación Ñuapua (Lujanense, Pleistoceno tardío-Holoceno) (Marshall y Sempere, 1991; ver figura 1.3).

A pesar de su amplia distribución geográfica y temporal, y de su gran abundancia en las paleocomunidades cenozoicas, la sistemática de los representantes fósiles de la familia no ha sido revisada, y no existen estudios filogenéticos, bioestratigráficos, paleobiológicos ni paleobiogeográficos. En este contexto, el estudio de los chinchíllidos fósiles ofrece interesantes perspectivas en el marco de la comprensión de la historia evolutiva de las comunidades de mamíferos de América del Sur, y de su potencial vinculación con los principales cambios bióticos y abióticos acontecidos durante el Cenozoico tardío a escala regional y continental.

En el presente trabajo se realiza una revisión sistemática de todos los chinchíllidos fósiles de Argentina, evaluando las relaciones filogenéticas entre las especies fósiles y vivientes. Se estudia la evolución e historia biogeográfica, aspectos de su paleobiología, así como también el valor bioestratigráfico de los chinchíllidos fósiles.

En este contexto se proponen los siguientes objetivos e hipótesis.

1.2. Objetivos

1.2.1. *Objetivo general*

El objetivo de este trabajo de tesis es incrementar el conocimiento de los Chinchillidae (Rodentia, Caviomorpha) fósiles de Argentina, desde un punto de vista sistemático, ecológico-evolutivo, biogeográfico y bioestratigráfico.

1.2.2. *Objetivos particulares*

1. Evaluar la variabilidad intraespecífica del cráneo y dentición de la especie viviente *Lagostomus maximus*. Analizar la variabilidad ontogenética e identificar tendencias alométricas del cráneo de esta especie. Sobre esta base, evaluar el significado diagnóstico de rasgos craneomandibulares y variabilidad morfológica de los chinchillidos fósiles.
2. Estudiar los chinchillidos fósiles reconocidos en distintas unidades del Cenozoico de Argentina, y esclarecer el “status” taxonómico de las especies reconocidas.
3. Analizar las relaciones filogenéticas de los chinchillidos fósiles del lapso Oligoceno temprano-Pleistoceno, y los chinchillidos vivientes.
4. Establecer los biocrones y evaluar el valor bioestratigráfico de las especies de chinchillidos fósiles del Cenozoico de Argentina.
5. Analizar y explicar patrones de variabilidad morfológica en los caracteres cráneo-dentarios y poscraneanos desde una perspectiva ontogenética y morfofuncional-adaptativa.
6. Evaluar la historia evolutiva y biogeográfica de los chinchillidos en la parte sur de América del Sur.

1.3. Hipótesis

Se propone poner a prueba las siguientes hipótesis:

1. La especie viviente, *Lagostomus maximus*, presenta variación morfológica intraespecífica debida, al menos en parte, al crecimiento alométrico durante la ontogenia y al dimorfismo sexual.
2. Los géneros previamente reconocidos para el Cenozoico de Argentina (*Eoviscaccia*, *Prolagostomus*, *Pliolagostomus*, *Lagostomopsis*, *Lagostomus*, *Lagidium* y

Chinchilla) son taxones válidos. Las especies de chinchíllidos previamente reconocidas para el Cenozoico de Argentina son válidas y pertenecen a los géneros ya mencionados.

3. *Eoviscaccia*, *Prolagostomus*, *Pliolagostomus*, *Lagostomopsis* y *Lagostomus* están, desde un punto de vista filogenético, más cercanamente vinculados entre sí que a los géneros *Lagidium* y *Chinchilla*. Además, *Lagostomopsis* es el grupo hermano de *Lagostomus*.
4. Los chinchíllidos fósiles tienen valor como indicadores bioestratigráficos.
5. Los chinchíllidos fósiles presentaban hábitos de vida similares a los de los chinchíllidos vivientes.
6. La historia evolutiva y biogeográfica de los chinchíllidos es similar a aquella de otros grupos de roedores caviomorfos actualmente habitantes de zonas áridas y semiáridas de América del Sur.

Capítulo II - Materiales y métodos

“La ciencia está hecha de errores, pero son errores que son útiles cometer, porque guían poco a poco a la verdad.”

Jules Verne - Viaje al centro de la Tierra

Capítulo II - Materiales y métodos

En este capítulo se detallan las abreviaturas utilizadas en este trabajo de Tesis (institucionales, anatómicas y merísticas), y la bibliografía específica referida a la terminología anatómica. Se citan además las listas de todos los materiales de chinchillidos fósiles y vivientes estudiados. Se especifica la metodología utilizada en el análisis alométrico de *Lagostomus maximus*, y aquella empleada en el estudio cuantitativo de los lagostominos fósiles y se describe la metodología seguida en el análisis cladístico. Los géneros que no resultaron monofiléticos en el análisis cladístico se citan entrecomillados en todos los capítulos de resultados.

2.1. Abreviaturas

2.1.1. Institucionales

CICYTTP, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción, Diamante, Entre Ríos, Argentina

CRILAR, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica de La Rioja, Anillaco, La Rioja, Argentina

FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, Estados Unidos

IANIGLA, Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, Mendoza, Argentina

MACN A, Colección Nacional Florentino Ameghino, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina

MACN Mz, Colección Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina

MACN Pv, Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina

MASP, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “Profesor Antonio Serrano” de Paraná, Paraná, Argentina

MLP Pv, División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, La Plata, Argentina

MLP Mz, Sección Mastozoología, Museo de La Plata, La Plata, Argentina

MPM Pv, Museo Regional Provincial “Padre M. J. Molina”, Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina

UNN Pz Ctes, Colección de Paleozoología, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina

PVPH, Colección Paleontología de Vertebrados, Museo Municipal Carmen Funes, Plaza Huincul, Argentina

2.1.2. Anatómicas

2.1.2a. Dentarias (figura 2.1.)

I/i, incisivo superior/inferior

dP4/dp4, premolar deciduo superior/inferior

P4/p4, premolar superior/inferior

M/m1, 2, 3, primer, segundo y tercer molar superior/inferior

2.1.2b. Osteología cráneo-mandibular (figuras 2.1 y 2.2)

apo, apófisis paraoccipital

ape, apófisis posterior del escamoso

app, apófisis palatina posterior del premaxilar (=septo premaxilar *sensu* Olivares et al., 2012)

Be, basiesfenoides

Bo, basioccipital

Bt, bulla timpánica

cnl, canal nasolacrimal

cs, canal supracondiloideo (= canal entepicondiloideo, foramen entepicondilar)

ch, cresta horizontal

cm, cóndilo mandibular

co, cóndilo occipital

D, dentario

Eo, exoccipital

Es, escamoso

F, frontal
fe, foramen estilomastoideo
fh, foramen hipogloso (= foramen condilar)
fi, foramen incisivo (=agujero incisivo, cisura palatina)
fio, foramen infraorbitario
fip, foramen interpremaxilar (=foramen interincisivo)
fm, foramen magnum
fmd, foramen mandibular
fme, foramen mentoniano
fmp, foramen maxilar posterior
fo, foramen oval
frm, fosa retromolar
ft, fenestra timpánica (*sensu* MacPhee, 2011, =foramen accesorio del meato acústico externo *sensu* Vucetich, 1975)
La, lagrimal
Ma, mastoideo
mae, meato acústico externo
mma, muesca mandibular
mm, muesca masetérica
Mx, maxilar
N, nasal
Oc, occipital (So+Eo+Bo)
P, parietal
Pal, palatino
pan, proceso angular
pcr, proceso coronoideo (= apófisis coronoidea)
Pe, preesfenoides
Pmx, premaxilar
ppc, proceso postcondiloideo
ppo, proceso postorbital
pppa, proceso medio posterior del palatino

Pt, pterigoides
So, supraoccipital
Y, yugal

2.1.3. Merísticas

2.1.3a. Medidas craneanas utilizadas en el análisis alométrico (figura 2.3)

Las siguientes medidas fueron adaptadas de aquellas utilizadas en trabajos de análisis alométricos realizados en otros grupos de mamíferos como marsupiales (Abdala et al., 2001; Flores et al., 2006; Giannini et al., 2004), carnívoros (Giannini et al., 2010; Tarnawski et al., 2014a, b, 2015) y primates (Flores y Casinos, 2011).

AAP, ancho anterior del paladar
ACC, ancho de la caja craneana
APP, ancho posterior del paladar
AZ, ancho bicigomático
HC, altura del cóndilo mandibular
HM, altura del cuerpo mandibular medido entre el m1 y el m2
HO, altura occipital
HR, altura del rostro
LB, longitud del basicráneo
LDI, longitud del diastema inferior
LDS, longitud del diastema superior
LM, longitud mandibular
LMI, longitud de la serie molar inferior
LMM, longitud anterior a la muesca masetérica
LMS, longitud de la serie molar superior
LN, longitud de los nasales
LO, longitud de la órbita
LT, longitud total
LZ, longitud cigomática

2.1.3b. Medidas dentarias para el análisis cuantitativo de los fósiles (figura 2.4)

DAP, diámetro anteroposterior

DT, diámetro transversal

2.1.3c. Medidas de los huesos largos e índices utilizados en el análisis paleobiológico (figura 2.)

Se utilizaron diez (10) medidas (figura 2.), que fueron a su vez usadas para calcular siete (7) índices. Estos últimos fueron tomados de Elissamburu y Vizcaíno (2004). Los índices permitieron la comparación de los huesos largos de los miembros anteriores y posteriores de las especies fósiles de *Lagostomus* con la especie viviente *L. maximus* y con otros caviomorfos vivientes.

Medidas de los huesos largos

LH: largo funcional del humero

LDH: largo deltoideo del humero

DTH: diámetro transversal del humero

DEH: diámetro de los epicóndilos

LF: largo funcional del fémur

EDTM: extensión distal del trocánter mayor

DTF: diámetro transversal del fémur

LT: largo funcional de la tibia

LPT: largo proximal de la tibia

DTT: diámetro transversal de la tibia

Índices

IE: índice epicondilar (DEH/LH)

IRH: índice de robustez humeral (DTH/LH)

IMH: índice de momento del hombro (LDH/LH)

IG: índice glúteo (EDTM/LF)

IRF: índice de robustez del fémur (DTF/LF)

IET: índice de la espina tibial (LPT/LT)

IRT: índice de robustez de la tibia (DTT/LT)

2.2. Terminología Anatómica

Para la nomenclatura de la anatomía craneana y mandibular se siguió a Woods (1972) y Woods y Howland (1979). Para los forámenes craneanos se siguió a Hill (1935), Vucetich (1975) y MacPhee (2011).

La nomenclatura y homologías dentarias (ver figura 2.6) siguen a Candela (1999, 2002), Candela y Rasia (2012), y Marivaux et al. (2001, 2004).

La nomenclatura osteológica poscraneana utilizada en este estudio sigue principalmente la usada por Candela y Picasso (2008) y la Nomina Anatomica Veterinaria (2005).

La nomenclatura de la musculatura craneana sigue a Woods (1972), y la nomenclatura de la musculatura poscraneana, así como su topología y función, se basan principalmente en los trabajos de McEvoy (1982) y García Esponda y Candela (2010).

2.3. Material Estudiado

El material de chinchillidos fósiles estudiado se lista, junto con una breve descripción e información acerca de su procedencia geográfica y temporal en la Tabla 2.1. El material actual de *Lagostomus maximus* utilizado en el análisis de crecimiento alométrico y de dimorfismo sexual realizado en el Capítulo 3 se incluye en la Tabla 2.2.

2.4. Análisis alométrico cuantitativo de *Lagostomus maximus*

Para el análisis cuantitativo del dimorfismo sexual y crecimiento alométrico en la especie viviente *Lagostomus maximus* se analizó una muestra de 78 especímenes (33 hembras y 45 machos) de distintas edades.

Todos los especímenes provienen de la misma localidad (provincia de Entre Ríos, Argentina) para evitar variaciones intraespecíficas debidas a factores ecogeográficos, ya que las distribuciones de las subespecies de *Lagostomus maximus* son inciertas (Jackson et al., 1996). El material estudiado fue colectado por J. A. Crespo y A. C. Llanos, y estudiado en el trabajo clásico de Llanos y Crespo (1952).

Se utilizaron 19 medidas lineales que representan largo, ancho y alto de las estructuras craneanas a fin de estimar el crecimiento alométrico de los componentes del cráneo. El análisis estadístico de la alometría fue efectuado independientemente en cada sexo, sobre esta base se describieron diferencias en las tendencias de crecimiento para detectar dimorfismo en términos alométricos.

Se tomaron dos aproximaciones, regresión bivariada y alometría multivariada.

Para el análisis bivariado se tomó la media geométrica del cráneo como una medida del tamaño total (e.g. Tarnawski et al., 2014a, b, 2015). La media geométrica es una variable de tamaño derivada de la raíz $N^{\text{ésima}}$ del producto de las N variables medidas, siendo un buen predictor del tamaño individual.

Para estimar el cambio de cada una de las variables craneanas con respecto del tamaño total, se utilizó la transformación logarítmica de la ecuación de alometría

$$y = b_0 x^{b_1} e$$

donde y es la variable dependiente, b_0 es la ordenada al origen o intercepto de y , x es la media geométrica (variable independiente), b_1 es la pendiente de la trayectoria o coeficiente de alometría, y e es el error. Se evaluaron las desviaciones de la isometría testeando la significancia de los coeficientes de alometría (test t a dos colas) bajo la hipótesis nula $b_1 = 1,0$ fijando la tasa de error tipo I de $\alpha = 0,01$. Adicionalmente, se consideraron como marginalmente significantes aquellos coeficientes dado que $0,05 > P > 0,01$. La isometría es la condición en la cual un coeficiente de alometría es estadísticamente indistinguible de la unidad. Las desviaciones de la unidad estadísticamente significativas representan casos de alometría “negativa” si $b_1 < 1,0$ y “positiva” si $b_1 > 1,0$. Para calcular b_1 se utilizó el método de *Reduced Major Axis* (RMA; Niklas, 1994; Radinsky, 1981a, b), donde las dos variables involucradas en la relación bivariada, y_1 e y_2 , son intercambiables. Es decir, que la relación de dependencia del tamaño no es explícita y los residuos son componentes oblicuos representando variaciones en y_1 e y_2 . Básicamente, RMA determina la pendiente del eje mayor de la elipse formada por la regresión bivariada.

La aproximación multivariada a la alometría está basada en la generalización de la ecuación de alometría propuesta por Jolicoeur (1963a, b). En la alometría multivariada el tamaño es considerado como una variable latente que afecta todas las variables

medidas simultáneamente. El primer autovector de un análisis de componentes principales (ACP) expresa las distintas relaciones alométricas de todas las variables con el tamaño latente, dado que este vector se extrae de una matriz de varianza-covarianza de variables log-transformadas y escaladas a la unidad. Bajo isometría, todas las variables responden del mismo modo al crecimiento, y el valor del autovector de isometría es equivalente a $1/p^{0,5}$, donde p es el número de variables (0,229 en este estudio, para 19 variables). El valor del autovector del primer componente principal de una variable representa el coeficiente de alometría multivariado observado de la variable correspondiente. La comparación de cada uno de los elementos empíricos del autovector de la primera unidad con el autovector isométrico permite detectar desviaciones negativas ($< 0,229$) y positivas ($> 0,229$) de la isometría en cada variable. Las desviaciones estadísticas de la isometría fueron estimadas utilizando la aplicación de jackknife (Jolicoeur, 1963; ver Giannini et al., 2004; Flores et al., 2006). Esta técnica de remuestreos, donde se generan pseudovalores a partir del reemplazo secuencial de un espécimen por vez, produce intervalos de confianza (extraídos del desvío estándar de la muestra de pseudovalores) para los elementos autovectores empíricamente obtenidos. El intervalo de confianza puede ser inclusivo del valor nulo de 0,229 y por consiguiente equivalente a la isometría, o puede excluir tal valor y, por tanto, puede ser considerado alométrico, siendo positivo si el elemento es $>0,229$ o negativo si el elemento observado es $<0,229$. Con cada remuestreo se calcula un pseudovalor para cada variable utilizando la formulación tradicional para el jackknife de primer orden:

$$\hat{e}^*_j = n \hat{e} - (n - 1) \hat{e}_j$$

donde un pseudovalor \hat{e}^*_j corresponde a la remoción del espécimen j de la muestra de tamaño n , \hat{e} es el elemento observado del eigenvector unidad que corresponde al coeficiente de alometría multivariado de la variable craneana x , y \hat{e}_j es el valor del coeficiente obtenido con el espécimen j removido. De la colección de 1 a n ($n=33$ para las hembras y $n=45$ para los machos) pseudovalores por variable, se calcula una media para cada variable, representando la estimación de jackknife del coeficiente de alometría multivariado para esa variable. La diferencia entre la estimación y el valor real para la muestra completa es una medida del sesgo (*bias*). La desviación estándar y el correspondiente intervalo de confianza del 99% (para $n-1$ grados de libertad) son

calculados para cada coeficiente de alometría. Finalmente, con el fin de evitar el efecto de valores extremos se calcularon los intervalos de confianza con la muestra completa de pseudovalores (no recortados), y alternativamente eliminando los valores extremos superior e inferior (recortados). Se consideraron los datos que mostraron menor promedio del valor absoluto del *bias*.

2.5. Análisis cuantitativo de lagostominos fósiles

Para el estudio cuantitativo de los lagostominos fósiles se realizó un análisis de componentes principales (ACP). Se utilizaron dos medidas de cada uno de los dientes yugales (P4-M3 o p4-m3), el diámetro anteroposterior (DAP) y el diámetro transverso (DT) (ver figura 2.4). Las medidas (ver tablas 4.1 y 4.2) se tomaron con un calibre digital con una precisión de 0,01 mm.

Debido a que los hallazgos de cráneos y mandíbulas asociados son escasos, se realizaron dos análisis independientes, uno para los molariformes superiores y otro para los molariformes inferiores.

Los valores faltantes fueron completados por imputación iterativa, en la cual los valores faltantes son reemplazados por el promedio de la columna, y luego se utiliza un ACP inicial para computar valores de regresión para los datos faltantes (ver Ilin y Raiko, 2010).

Los valores fueron log-transformados y analizados mediante un ACP basado en una matriz de correlación. Se utilizó el programa de libre acceso Past 3.07 (Hammer et al., 2001).

Se incluyeron individuos adultos, subadultos y juveniles de la especie viviente *Lagostomus maximus* para tener en cuenta la variación ontogenética intraespecífica.

2.6. Análisis filogenético

La matriz de datos fue construida utilizando el programa Mesquite 3.04 (Maddison y Maddison, 2015). El análisis filogenético fue efectuado siguiendo la metodología cladística (e.g. Hennig, 1968; Farris, 1983; Kitching et al., 1998).

Se utilizó el programa TNT 1.1 (Goloboff et al., 2003, 2008). La búsqueda heurística consistió en 20 réplicas de árboles de Wagner, posteriormente se efectuó TBR (*Tree Bisection Reconnection*), conservando 50 árboles por réplica.

Se incluyeron 20 taxones (1 *otugroup* y 19 chinchillidos) y 67 caracteres cráneo-mandibulares y dentarios.

Se calcularon los índices de consistencia (IC) y retención (IR).

Se calculó el índice de soporte de Bremer utilizando el *script* BREMER.RUN en el programa TNT (Goloboff et al., 2008).

Se realizaron dos análisis con técnicas de remuestreo: *Bootstrap* y *Jackknife*, ambos utilizando frecuencias absolutas y frecuencias GC (ver Capítulo 5).

Se calcularon dos índices para corroborar el ajuste estratigráfico. Una modificación del MSM (*Manhattan Stratigraphic Measure*) originalmente propuesto por Siddall (1998). Dicha modificación, propuesta por Pol y Norell (2001) se calcula de manera análoga al índice de consistencia (IC) del carácter “edad”. El otro índice utilizado fue el GER (*Gap Excess Ratio*) propuesto por Wills (1999), que se calcula de manera análoga al índice de retención (IR) del carácter “edad”. Para calcular ambos índices se utilizó el *script* MSM.RUN en el programa TNT (para más detalles ver Capítulo 5).

2.7. Cálculo de masa corporal en chinchillidos fósiles

Para calcular la masa corporal de los chinchillidos fósiles se utilizó la ecuación de Legendre (1986), desarrollada para calcular la masa corporal a partir del área del primer molar superior (M1) e inferior (m1).

$$\ln Y = a + (b \ln X)$$

donde **Y** es la masa estimada, **X** es el área oclusal del molar en mm², **a** es la ordenada al origen y **b** la pendiente de la recta. En la que **a**=2,172 y **b**=1,767.

El área oclusal del molar (X) es calculada a partir de su diámetro anteroposterior (DAP) y transverso (DT).

$$X = DAP \cdot DT$$

Capítulo III - Variación morfológica en *Lagostomus maximus*

Capítulo III - Variación morfológica en *Lagostomus maximus*

La variación morfológica intraespecífica puede deberse a diversos factores: 1) variaciones teratológicas debidas a traumas producidos por accidentes, depredación o enfermedades; 2) variaciones fenotípicas debidas a factores ambientales; 3) dimorfismo sexual producido por selección sexual; 4) variación ontogenética, observada a lo largo del desarrollo de cada individuo.

En este capítulo se han estudiado dos fuentes de la variación morfológica intraespecífica observada en la vizcacha viviente *Lagostomus maximus*: el dimorfismo sexual y la variación ontogenética. Ambos estudios se realizaron en conjunto, a través de un análisis ontogenético del dimorfismo sexual, ya que en mamíferos en general el dimorfismo sexual en tamaño se produce principalmente por distintos patrones de crecimiento entre sexos (e.g. Badyaev, 2002).

El objetivo es poder comprender las distintas morfologías observadas en el registro fósil de los chinchillidos a partir de la variabilidad de la especie viviente; ya que a pesar de que muchos rasgos utilizados para describir especies fósiles de *Lagostomus* son compartidos por individuos juveniles de la especie viviente (e.g. Kraglievich, 1926; Francis y Mones, 1968), la variación ontogenética y dimorfismo sexual en *Lagostomus maximus* no han sido analizados anteriormente.

3.1. Dimorfismo Sexual

El dimorfismo sexual en tamaño es muy común en los mamíferos poligínicos, y se debe fundamentalmente a la selección sexual (Weckerley, 1998).

Si bien el dimorfismo sexual en tamaño es frecuente entre los roedores vivientes, su estudio no ha tenido el grado de desarrollo alcanzado en otros grupos de mamíferos, como Primates, Carnivora y Artiodactyla (Schulte-Hostedde, 2007).

La vizcacha, *Lagostomus maximus*, es uno de los roedores vivientes que presenta un dimorfismo sexual más extremo (e.g. Llanos y Crespo, 1952; Branch, 1993a; Jackson et al., 1996; Schulte-Hostedde, 2007; ver Tabla 3.1). Los machos son más grandes y pesados que las hembras, con una cabeza más maciza y un patrón de coloración facial más pronunciado (Figura 3.1). En las demás especies de chinchillidos vivientes, pertenecientes a los géneros *Lagidium* y *Chinchilla*, las hembras son mayores que los machos (Lammers et al., 2001; Spotorno et al., 2004a), aunque el dimorfismo no alcanza el grado observado en *L. maximus*.

El dimorfismo sexual en tamaño con machos mayores que las hembras es muy común en roedores de hábitos fosoriales (e.g. Geomyidae y Bathyergidae), conjuntamente con comportamientos reproductivos tales como competencia fuerte entre machos, y machos apareándose con varias hembras o poliginia (Schulte-Hostedde, 2007). Se ha propuesto (Branch, 1993a) que el alto grado de dimorfismo en la vizcacha se debe a que machos y hembras utilizan los recursos de distinta manera o bien a que hay un éxito diferencial en la reproducción de los machos debido a la selección sexual.

Directamente ligado al mayor tamaño de los machos adultos, se observa una diferenciación morfológica entre machos y hembras adultos, ya que al aumentar el tamaño y la masa muscular se incrementan las áreas de origen e inserción de los músculos del cráneo. Un estudio preliminar del cráneo de *Lagostomus maximus* (Rasia et al., 2011) indicó que existe una marcada diferenciación morfológica entre sexos, ligada a un mayor desarrollo de las áreas de origen de los músculos temporales de los machos adultos (figura 3.3).

El estudio de cráneos de *L. maximus*, incluyendo individuos de ambos sexos y de todas las clases de edad (juveniles, subadultos y adultos), mostró que en los individuos juveniles de ambos sexos las crestas temporales son largas y débiles, la cresta sagital está ausente o muy poco desarrollada, y las áreas de origen de los músculos temporales ocupan una mínima porción de los parietales. Los machos subadultos y las hembras subadultas y adultas muestran un mayor desarrollo de las crestas temporales y sagital que en juveniles, las crestas temporales más largas que la sagital, y las áreas de origen de los músculos temporales menos extendidas que la mitad del área de los parietales. Los machos adultos son claramente diferenciables por presentar las crestas temporales y sagital bien desarrolladas y aproximadamente de la misma longitud, los parietales más largos y angostos posteriormente, y el área de origen de los músculos temporales extendidas sobre gran parte de los parietales (ver figura 3.3).

Dimorfismo sexual en roedores fósiles

Como ocurre con los mamíferos vivos, el estudio del dimorfismo sexual en fósiles es mucho más profundo en grupos tales como carnívoros (e.g. Van Valkenburgh y Sacco, 2002; Grandal-d'Anglade y López-González, 2005), ungulados y grupos emparentados a éstos como mesoniquios e hiracoideos (e.g. Coombs, 1975; Gingerich, 1981; Mead, 2000; O'Leary et al., 2000; De Blieux et al., 2006), xenartros (e.g.

McDonald, 2006) y primates (e.g. Krishtalka et al., 1990; Plavcan, 2000), mientras que los estudios sobre dimorfismo sexual en roedores fósiles son muy escasos.

El dimorfismo sexual ha sido propuesto como una posible fuente de la variación observada en el mylagaulido *Ceratogaulus* (e.g. Korth, 2000). Dentro de los caviomorfos, se planteó la posibilidad de que exista dimorfismo sexual en el heptaxodontido *Amblyrhiza inundata* (Biknevicius et al., 1993) y en el eretizóntido fósil *Steiromys* (Candela, 2000). Para el caso específico de los chinchillidos, Kraglievich (1926) señaló que el alto número de especies nominales fósiles de *Lagostomus* debería reducirse ya que algunas diferencias entre ellas podrían deberse a dimorfismo sexual. Esto remarca la importancia del estudio de los patrones de diferenciación sexual en las especies vivientes para entender la variación en taxones fósiles.

En un estudio preliminar (Rasia et al., 2011), la morfología craneana característica de machos adultos de *L. maximus* pudo ser identificada en especímenes fósiles de diferentes especies de *Lagostomus* (*Lagostomus incisus* del Plioceno de Buenos Aires, y *Lagostomus cavifrons* del Pleistoceno temprano-medio de Santa Fe; figura 3.4). Por otra parte, no puede diferenciarse la morfología craneana de hembras adultas de aquella de machos subadultos. Esto indica que el dimorfismo sexual habría estado presente en *Lagostomus* al menos desde el Plioceno (Montehermosense-Chapadmalalense). El dimorfismo sexual en tamaño con sesgo a favor del macho en especies fósiles de *Lagostomus* sugiere la presencia de comportamientos sociales, tales como poliginia y competencia entre machos (ver Schulte-Hostedde, 2007), tal como se observa en la especie viviente *L. maximus* (e.g. Branch et al., 1993).

3.2. Ontogenia

En muchos roedores es posible determinar la edad aproximada de un individuo a partir del grado de desgaste de los dientes yugales (e.g. Nelson y Shump, 1978; Lin y Shiraishi, 1992). Sin embargo, en *Lagostomus maximus* diferenciar los distintos estadios ontogenéticos a partir del desgaste de los dientes es muy difícil, ya los individuos de esta especie nacen con la dentición definitiva emplazada (Kramarz, 1999). En otros roedores caviomorfos (e.g. *Myocastor coypus*) las crías también nacen con los dientes (incisivos y yugales) con cierto desgaste, debido al desgaste intrauterino (e.g. Sone et al., 2008).

Por otra parte, la edad aproximada de un individuo dado puede estimarse en base al grado de cierre de las suturas craneanas (e.g. Wilson y Sánchez-Villagra, 2009). Las suturas son más susceptibles a absorber las fuerzas tensoras y compresivas que una superficie ósea continua, y se ha sugerido que diferencias en patrones de cierre de suturas pueden estar relacionadas con variaciones en el stress (por ejemplo masticación) en regiones particulares del cráneo (e.g. Krogman, 1930; Herring, 1972, 1974; Giannini et al., 2006).

Estudios en roedores caviomorfos (e.g. Nelson y Shump, 1978) indican que el desarrollo de la caja craneana ocurre tempranamente, y que el aumento de tamaño en posteriores etapas del desarrollo se debe principalmente al crecimiento de las regiones rostral y cigomática.

En muchos roedores, los machos tienen una tasa de máximo crecimiento más veloz, una edad más tardía de máximo crecimiento, y un período de crecimiento más extendido que en las hembras (e.g. Jackson, 1990a; Jackson y Van Aarde, 2003). Por otra parte, es común en los roedores con dimorfismo sexual, que éste no se manifieste hasta después del destete (Jackson y Van Aarde, 2003).

Los estudios de la tasa de crecimiento en *L. maximus* indican que tanto hembras como machos tienen un crecimiento acelerado desde el nacimiento hasta los 16 - 18 meses, aproximadamente, siendo más acelerado el crecimiento en los machos que en las hembras. Luego de ese período acelerado, el crecimiento de las hembras tiende a detenerse, mientras que los machos continúan creciendo, aunque a un ritmo mucho menor (Jackson, 1990a). Cabe destacar que estas estimaciones de la tasa de crecimiento en *L. maximus* no se realizaron con edades conocidas sino mediante estimación a partir del peso del cristalino en animales salvajes capturados (Jackson, 1986, 1990b).

Los machos de una misma edad presentan una gran variabilidad de tamaño, probablemente debido a diferencias en el estatus social (Jackson, 1990a), ya que se cree que un solo macho domina cada grupo o colonia (Cabrera y Yepes, 1960).

3.3. Metodología

Se analizó una muestra de 78 especímenes de *Lagostomus maximus* (33 hembras y 45 machos). Se incluyeron: 1 individuo neonato (macho), 15 individuos juveniles (5 hembras y 10 machos), 14 individuos subadultos (3 hembras y 11 machos), y 49 individuos adultos (25 hembras y 23 machos) (ver más abajo).

El material estudiado fue colectado por Crespo y Llanos y proviene de la misma localidad (provincia de Entre Ríos, Argentina) a fin de evitar la posible existencia de variaciones intraespecíficas debidas a factores ecogeográficos, ya que las distribuciones de las subespecies de *L. maximus* son inciertas (Jackson et al., 1996).

Siguiendo trabajos previos en marsupiales (e.g. Giannini et al., 2004; Flores et al., 2006), se tomaron dos enfoques en el estudio de la ontogenia. En primero lugar, se compararon características cualitativas de los cráneos de ejemplares juveniles de ambos sexos, de hembras adultas y de machos adultos. En segundo término, se utilizaron 19 medidas lineales representando largo, ancho y alto de las estructuras craneanas para estimar el crecimiento alométrico de los componentes del cráneo. Debido al marcado dimorfismo sexual mencionado anteriormente, el análisis estadístico de la alometría fue efectuado en cada sexo de forma independiente, y se describieron diferencias en las tendencias de crecimiento para detectar dimorfismo en términos alométricos.

3.4. Estudio cualitativo

Se identificaron 14 estructuras, 9 suturas del cráneo y un rasgo dentario que exhiben variación en especímenes de distinto estadio ontogenético. A partir del estudio del cambio en dichos caracteres se definieron cinco intervalos de edad (estados I a V).

Estado I: nasales y frontales de igual longitud; foramen interpremaxilar ancho; foramen incisivo ancho y largo; procesos post-orbitales muy poco desarrollados; región temporal muy abovedada; crestas temporales y sagital ausentes; llano occipital muy convexo; cresta nucal poco marcada; bullas timpánicas grandes e infladas; foramen magnum muy grande; apófisis paraoccipitales cortas y dirigidas anteriormente; proceso coronoideo pequeño; apófisis poscondiloidea muy poco desarrollada; M3/m3 sin desgaste; suturas parietal-parietal, parietal-interparietal, exoccipito-supraoccipital, exoccipito-basioccipital y basiesfeno-basioccipital abiertas; suturas fronto-nasal, fronto-parietal, interfrontal, occipito-parietal y parieto-escamosal planas.

Estado II: nasales menos del 50% más largos que los frontales; foramen interpremaxilar ancho; foramen incisivo ancho y largo; procesos post-orbitales muy poco desarrollados; región temporal muy abovedada; crestas temporales largas y poco marcadas; cresta sagital muy débil o ausente; llano occipital muy convexo; cresta nucal poco marcada; bullas timpánicas infladas; foramen magnum de tamaño moderado; apófisis paraoccipitales cortas y dirigidas anteriormente; proceso coronoideo pequeño;

apófisis poscondiloidea poco desarrollada; todos los molariformes con igual desgaste; suturas exoccipito-supraoccipital, exoccipito-basioccipital y basiefeno-basioccipital abiertas; sutura parietal-parietal parcialmente cerrada; sutura parietal-interparietal cerrada; suturas fronto-nasal, fronto-parietal, interfrontal, occipito-parietal y parieto-escamosal levemente serradas

Estado III: nasales menos del 50% más largos que los frontales; foramen interpremaxilar angosto; foramen incisivo ancho y largo; procesos post-orbitales bien desarrollados; región temporal levemente abovedada; crestas temporales largas y poco marcadas; cresta sagital corta y muy débil; llano occipital plano; cresta nugal muy marcada; bullas timpánicas elongadas; foramen magnum pequeño; apófisis paraoccipitales largas y dirigidas ventralmente; proceso coronoideo y apófisis poscondiloidea bien desarrollados; todos los molariformes con desgaste; suturas exoccipito-supraoccipital y basiefeno-basioccipital abiertas; sutura parietal-parietal parcialmente cerrada; suturas parietal-interparietal y exoccipito-basioccipital cerrada; sutura interfrontal levemente serrada; suturas fronto-nasal, fronto-parietal, occipito-parietal y parieto-escamosal serradas.

Estado IV: nasales más del 50% más largos que los frontales; foramen interpremaxilar angosto o totalmente cerrado; foramen incisivo angosto y corto; procesos post-orbitales bien desarrollados; región temporal levemente abovedada o subplana; crestas temporales bien marcadas, pudiendo ser largas o cortas dependiendo del sexo; cresta sagital bien desarrollada, pudiendo ser larga o corta dependiendo del sexo; llano occipital plano a levemente cóncavo; cresta nugal muy marcada; bullas timpánicas elongadas; foramen magnum pequeño; apófisis paraoccipitales largas y fuertes, ventralmente dirigidas; proceso coronoideo y apófisis poscondiloidea bien desarrollados; todos los molariformes con igual desgaste; suturas parietal-parietal, parietal-interparietal, exoccipito-supraoccipital y exoccipito-basioccipital cerradas; sutura basiefeno-basioccipital abierta; sutura interfrontal levemente serrada; suturas fronto-nasal, fronto-parietal, occipito-parietal y parieto-escamosal serradas.

Estado V: nasales más del 50% más largos que los frontales; foramen interpremaxilar angosto o totalmente cerrado; foramen incisivo angosto y corto; procesos post-orbitales bien desarrollados; región temporal levemente abovedada o subplana; crestas temporales bien marcadas, pudiendo ser largas o cortas dependiendo del sexo; cresta sagital bien desarrollada, pudiendo ser larga o corta dependiendo del sexo;

llano occipital plano o levemente cóncavo; cresta nugal muy marcada; bullas timpánicas elongadas; formane magnum pequeño; apófisis paraoccipitales largas y fuertes, ventralmente dirigidas; proceso coronoideo y apófisis poscondiloidea bien desarrollados; todos los molariformes con el mismo grado de desgaste; suturas parietal-parietal, parietal-interparietal, exoccipito-supraoccipital, exoccipito-basioccipital y basiesfeno-basioccipital cerradas; sutura interfrontal levemente serrada; suturas fronto-nasal, fronto-parietal, occipito-parietal y parieto-escamosal serradas.

En los individuos de *Lagostomus maximus* incluidos en el Estado I hay una fontanela entre frontales y parietales. Esta fontanela fue observada también en individuos neonatos de *Myocastor coypus*, la cual no cierra hasta después del nacimiento (Sone et al., 2007). Debido a esto el Estado I es considerado como correspondiente a individuos neonatos.

Los machos y hembras de *Lagostomus maximus* de menos de 1 año de edad son considerados juveniles (Branch, 1993). El Estado II estaría representado por individuos juveniles ya que muestran un mayor tamaño y mayor grado de cierre de suturas que el Estado I.

En *Lagostomus maximus* ambos sexos alcanzan la madurez reproductiva alrededor del año de edad, aunque los machos no alcanzan el estatus reproductivo hasta mucho tiempo después (Branch, 1993). Los machos no se reproducen en su vizcachera natal, por lo que los machos que aún no han empezado a reproducirse son considerados subadultos (Branch, 1993). El Estado III estaría representando individuos sub-adultos.

Los estados IV y V estarían incluyendo a individuos adultos ya que presentan los mayores tamaños dentro de cada sexo y con un mayor grado de cierre de suturas craneanas que los demás estados. Las diferencias entre los estados VI y V son principalmente de tamaño y el grado cierre de algunas suturas, por lo que estarían representando adultos de distintas edades.

3.4.1. Estructuras del cráneo que cambian durante la ontogenia

Nasales: los nasales son tan largos como los frontales en individuos neonatos (Estado I), en juveniles y subadultos (estados II y III) siendo menos del 50% más largos que los frontales, mientras en los adultos (estados IV y V) los nasales son más del 50% más largos que los frontales.

Foramen interpremaxilar: en los individuos neonatos y juveniles (estados I y II) el foramen interpremaxilar es ancho con respecto al ancho del diastema. En los individuos subadultos y adultos (estados III y IV) el foramen es más angosto, pudiendo estar completamente cerrado en machos adultos (estados IV y V).

Foramen incisivo: en los individuos neonatos, juveniles y subadultos (estados I, II y III) el foramen incisivo es ancho y ocupa aproximadamente la mitad del largo del diastema. En individuos adultos (estados IV y V) es más angosto y más corto en relación al diastema.

Procesos post-orbitales: los procesos post-orbitales (*sensu* Candela, 2000) están muy poco desarrollados en los individuos neonatos y juveniles (estados I y II), en los subadultos (Estado III) están bien desarrollados, en los adultos (estados IV y V) están bien desarrollados, pudiendo ser muy prominentes.

Región parietal: la región parietal es muy abovedada en los individuos neonatos y juveniles (estados I y II), levemente abovedada en los subadultos (estado III) y en hembras adultas (estados IV y V), y casi plana en machos adultos (estados IV y V).

Crestas temporales: las crestas temporales, delimitando el borde medial de las fosas temporales, están ausentes en individuos neonatos (Estado I), son largas, muy débiles y poco marcadas en los juveniles y subadultos (estados II y III). En las hembras adultas (estados IV y V) son largas y bien marcadas, en machos adultos (estados IV y V) son cortas y muy marcadas.

Cresta sagital: la cresta sagital no está presente en individuos neonatos (Estado I). En individuos juveniles (Estado II) puede estar ausente o ser muy débil. En subadultos (Estado III) es muy débil. En las hembras adultas (estados IV y V) la cresta sagital está bien marcada, pero es muy corta. En los machos adultos (estado IV y V) la cresta sagital está bien desarrollada y es muy larga, tanto como las crestas temporales.

Llano occipital: es muy convexo en los individuos neonatos y juveniles (estados I y II), plano en individuos subadultos (Estado III), y plano o algo cóncavo en los adultos (estados IV y V).

Cresta nucal: está poco marcada en los individuos neonatos y juveniles (estados I y II), y muy marcada en los subadultos y adultos (estados III, IV y V).

Bulla timpánica: las bullas timpánicas son muy infladas y grandes en relación al largo del cráneo en neonatos y juveniles (estados I y II), y son más pequeñas y elongadas en los subadultos y adultos (estados III y IV, V).

Foramen magnum: es muy grande en relación al ancho del cráneo en individuos neonatos (Estado I), mediano en juveniles (Estado II), y pequeño en los subadultos y adultos (estados III, IV y V).

Apófisis paraoccipitales: son cortas y dirigidas anteriormente en los individuos neonatos y juveniles (estados I y II), largas y ventralmente dirigidas en subadultos (Estado III), y largas, fuertes y ventralmente dirigidas en los individuos adultos (estados IV y V).

Proceso coronoideo: es pequeño en los individuos neonatos y juveniles (estados I y II), y bien desarrollado en los subadultos y adultos (estados III, IV y V).

Apófisis post-condiloidea: está ausente o muy poco desarrollada en los individuos neonatos y juveniles (estados I y II). En los individuos subadultos y adultos (estados III, IV y V) está bien desarrollada.

Desgaste dentario: los M3/m3 no tienen desgaste en individuos neonatos (Estado I). En los individuos juveniles a adultos (estados III a V) todos los molares tienen el mismo estado de desgaste.

3.4.2. *Suturas craneanas*

Se identificaron diferencias en las suturas, en base al grado de cierre (sutura abierta, parcialmente cerrada y cerrada) y morfología (sutura plana, levemente serrada y serrada) de las mismas (ver figura 3.5).

Parietal-parietal: en los individuos neonatos (Estado I) los parietales están separados por una sutura abierta, en los juveniles y subadultos (estados II y III) la sutura está parcialmente cerrada, en los adultos (estados IV y V) los parietales están completamente fusionados (sutura cerrada).

Parietal-interparietal: en los individuos neonatos (Estado I) los parietales no están fusionados al interparietal (sutura abierta), mientras que en los individuos juveniles a adultos (estados II, III, IV y V) los parietales están fusionados al interparietal (sutura cerrada).

Exoccipito-supraoccipital: en los individuos neonatos, juveniles y subadultos (estados I, II y III) se observa esta sutura abierta, mientras que en los adultos (estados IV y V) el supraoccipital y los exoccipitales están fusionados (sutura cerrada).

Exoccipito-basioccipital: en los individuos neonatos y juveniles (estados I y II) se observa esta sutura, mientras que en los subadultos y adultos (estados III, IV y V) los exoccipitales están fusionados al basioccipital (sutura cerrada).

Basiesfeno-basioccipital: en los individuos neonatos, juveniles, subadultos y algunos adultos (estados I, II, III y IV) se observa la sutura, solo en algunos adultos (Estado V) estos huesos están fusionados (sutura cerrada).

Fronto-nasal: en los individuos neonatos (Estado I) la sutura entre nasales y frontales es plana, en los juveniles (Estado II) es levemente serrada, y en los subadultos y adultos (estados III, IV y V) es serrada.

Fronto-parietal: en los neonatos (Estado I) la sutura entre frontales y parietales es plana, en juveniles (Estado II) es levemente serrada, y en los subadultos y adultos (estados III, IV y V) es serrada.

Interfrontal: en los neonatos (Estado I) la sutura interfrontal es plana, mientras que en los juveniles, subadultos y adultos (estados II, III, IV y V) es levemente serrada.

Occipito-parietal: en los neonatos (Estados I) la sutura entre el supraoccipital y los parietales (+ interparietal) es plana, en los individuos juveniles (Estado II) es levemente serrada, y en los subadultos y adultos (estados III, IV y V) es serrada o está fusionada (sutura cerrada).

Parieto-escamosal: en los individuos neonatos (Estado I) la sutura es plana, en los juveniles (Estado II) es levemente serrada, y en los subadultos y adultos (estados III, IV y V) es serrada.

Los mayores cambios entre neonatos (Estado I) y adultos (estados IV y V) corresponden al cierre de suturas en la bóveda y base del cráneo, a un mayor desarrollo de crestas y de procesos en la bóveda craneana y en la mandíbula, y al alargamiento del rostro.

El progresivo desarrollo de crestas en la bóveda craneana y de procesos en el cráneo y la mandíbula entre neonatos y adultos está relacionado con el incremento de la musculatura masticatoria (músculos temporales y maseteros principalmente).

3.5. Análisis cuantitativos

Para el análisis cuantitativo del dimorfismo sexual de *Lagostomus maximus* se tomaron dos aproximaciones, regresión bivariada y alometría multivariada, cuyas metodologías fueron detalladas en el Capítulo 2.

La longitud total del cráneo es significativamente distinta en los machos y hembras estudiados ($p = 0,008917$), y considerando además su fuerte dimorfismo morfológico, ambos sexos se analizaron separadamente.

3.5.1a. Regresión bivariada

A través del coeficiente R^2 (coeficiente de determinación ajustado por $df=N-2$) se evaluó que la correlación de las variables examinadas varía entre 1,9% y 98,6% en hembras (tabla 3.2), y entre 62% y 99,6% en machos (tabla 3.3). El ancho anterior del paladar es la variable que menos se correlaciona con el tamaño del cráneo (1,9% en hembras y 62% en machos). El ancho de la caja craneana se correlaciona con el tamaño del cráneo en un 75% en hembras y 81 % en machos. En el resto de las variables la correlación con el tamaño del cráneo es cercana al 90% o superior.

Diez variables muestran un crecimiento alométrico positivo en ambos sexos (longitud de los nasales, longitud cigomática, longitud del diastema superior, longitud de la serie dentaria superior, longitud total, longitud del diastema inferior, longitud anterior a la muesca masetérica, altura del cóndilo mandibular, longitud de la mandíbula y longitud de la serie molar inferior). Una variable muestra isometría en ambos sexos (altura del rostro). Tres variables muestran alometría negativa en ambos sexos (ancho de la caja craneana, altura del llano occipital, longitud del basicráneo). Se observó dimorfismo en las tendencias de crecimiento de cuatro de las variables analizadas (ancho bicigomático, longitud de la órbita, ancho anterior del paladar y ancho posterior del paladar; ver figura 3.6).

Al comparar las trayectorias de hembras y machos (tabla 3.4), 14 de 19 variables muestran igual pendiente en los dos sexos. En 3 de las variables con diferente pendiente en ambos sexos, dicha pendiente es mayor en hembras que en machos (ACC, LO, LMS y LMI), y solo en HO la pendiente es mayor en machos que en hembras.

10 variables muestran tendencia alométrica positiva en ambos sexos (LN, AZ, LZ, LDS, LT, LDI, LMM, HM, HC y LM). 2 variables muestran tendencia alométrica

negativa en ambos sexos (AAP y LB). 2 variables muestran tendencia isométrica en ambos sexos (HR y APP).

3.5.1b. Alometría multivariada

Teniendo en cuenta los coeficientes de alometría observados, siete variables muestran una alometría positiva en ambos sexos (largo de los nasales, longitud cigomática, longitud del diastema superior, longitud de la serie dentaria superior, altura del cóndilo, longitud mandibular, longitud de la serie dentaria inferior), cuatro variables muestran alometría negativa en ambos sexos (ancho de la caja craneana altura occipital, ancho anterior del paladar, longitud del basicráneo), dos variables muestran isometría en ambos sexos (ancho cigomático, largo total), y seis variables muestran dimorfismo sexual en términos alométricos (altura del rostro, longitud de la órbita, ancho posterior del paladar, longitud del diastema inferior, longitud anterior a la muesca masetéica, altura mandibular).

La media del *bias* absoluto en hembras para los valores no recortados (0,0011) es 2,18 veces menor que para los valores recortados (0,0024). De igual manera, en los machos la media del *bias* absoluto para los valores no recortados (0,0018) es 2,11 veces menor que para los valores recortados (0,0038). Por lo que se tuvieron en cuenta los valores no recortados para las interpretaciones alométricas multivariadas.

Trece variables muestran las mismas tendencias alométricas en hembras y machos. Tres variables muestran alometría positiva para hembras y machos (longitud de los nasales, longitud del diastema superior y altura del cóndilo mandibular). Seis variables muestran isometría para ambos sexos (ancho bicigomático, longitud de la órbita, ancho posterior del paladar, longitud total del cráneo, longitud del diastema inferior y altura de la mandíbula; siendo el ancho bicigomático la variable más isométrica). Cuatro variables muestran alometría negativa para ambos sexos (ancho de la caja craneana, altura del llano occipital, ancho anterior del paladar, longitud del basicráneo).

Seis variables muestran dimorfismo sexual en términos alométricos (altura del rostro, longitud del arco cigomático, longitud de la serie dentaria superior, longitud anterior a la muesca masetéica, longitud de la mandíbula, longitud de la serie dentaria inferior).

3.5.2. Modelización del cráneo

En *Lagostomus maximus* se observan tendencias alométricas similares a las reportadas en otros mamíferos tales como primates (Flores y Casinos, 2011), carnívoros (Giannini et al., 2009) y marsupiales (Giannini et al., 2004; Flores et al., 2006). El ancho de la caja craneana, la altura del llano occipital y la longitud del basicráneo muestran una tendencia alométrica negativa, y la longitud de la órbita muestra isometría en ambos sexos; por lo cual el neurocráneo crece más lentamente con respecto al esplancocráneo durante el desarrollo postnatal, indicando una alta tasa de crecimiento del neurocráneo prenatalmente, como es característico de los mamíferos (Emerson y Bramble, 1993).

La longitud de los nasales y la longitud del diastema superior, ambas variables con un crecimiento alométrico positivo en los dos sexos, indican un rápido desarrollo del rostro en relación al resto del cráneo.

Cinco variables que mostraron dimorfismo sexual en términos alométricos se relacionan con un mayor desarrollo en machos de los músculos que intervienen en la masticación (e.g. porción anterior del músculo masetero medial, músculo masetero lateral profundo, músculos pterigoideos). Éstas fueron: ancho bicigomático (para el análisis bivariado), altura del rostro, longitud del arco cigomático, longitud anterior a la muesca masetérica y longitud de la mandíbula (para el análisis multivariado).

Cuatro variables que mostraron diferencias alométricas entre sexos podrían estar ligadas a diferencias en la masticación (ancho anterior y posterior del paladar en el análisis bivariado, y longitud de la serie dentaria superior e inferior en el análisis multivariado).

Los resultados de los análisis cuantitativos, sumados a las diferencias cualitativas observadas en cráneos de hembras y machos adultos (mayor desarrollo de las áreas de origen de los músculos temporales en machos) sugieren que el dimorfismo sexual podría estar ligado a diferencias en la masticación. Se han detectado variaciones en la musculatura masticatoria entre sexos en otros grupos de roedores (Muridae; Daniels et al., 2008), aunque no se han evaluado su implicancias funcionales.

Por otra parte, el reconocimiento de una morfología craneana semejante a la de individuos juveniles de ambos sexos, y de hembras y machos adultos de la especie viviente *Lagostomus maximus* en individuos de especies fósiles de *Lagostomus* (i.e. *L. incisus* y *L. cavifrons*; ver más arriba y figura 3.4) permite inferir que el dimorfismo

sexual en el género *Lagostomus* habría estado presente al menos desde el Plioceno. Futuros estudios comparando el crecimiento alométrico de *L. maximus* con las especies fósiles permitirá evaluar si tal dimorfismo fue adquirido siguiendo similares patrones de desarrollo en las distintas especies.

Capítulo IV – Paleontología sistemática

Capítulo IV – Paleontología sistemática

4.1. Introducción y antecedentes

Los chinchíllidos fósiles de la Argentina se restringen casi enteramente a la subfamilia Lagostominae, aunque también hay registros de chinchilloideos indeterminados (Vucetich et al., 2010a, b), chinchilloideos *incertae sedis* (Kramarz et al., 2013; Vucetich et al., 2015), chinchíllidos indeterminados (Vucetich, 1989; Vucetich y Verzi, 1993; Kramarz, 2002), y registros de los géneros de chinchillinos vivientes (Ortiz et al., 2012).

Entre las primeras especies nominadas de vizcachas fósiles, “*Lagostomus brevipes*”, “*Lagostomus brevifrons*” (Bravard, 1855), “*Lagostomus angustidens*” (Burmeister, 1866) y “*Lagostomus fossilis*” (Gervais y Ameghino, 1880) constituyen *nomina nuda* ya que carecen de descripciones o ilustraciones de los materiales a partir de los cuales fueron identificadas. La primera especie descrita de vizcacha fósil considerada válida en este estudio es *Lagostomus antiquus* (Ameghino, 1883), proveniente del “Conglomerado Osífero” de la Formación Ituzaingó (Mioceno tardío de la provincia de Entre Ríos; e.g. Brunetto et al., 2013; Brandoni, 2013), tradicionalmente referida a la edad Huayqueriense (Cione et al., 2000).

Los restos de chinchíllidos recuperados de localidades mayormente patagónicas, en niveles que abarcan desde el Oligoceno tardío (Deseadense) hasta el Mioceno medio (Colloncureense), han sido asignados a los géneros “*Eoviscaccia*” (e.g. Vucetich 1989; Kramarz, 2001a; Kramarz et al., 2005), *Prolagostomus* (e.g. Ameghino, 1887, 1889; Scott, 1905; Vucetich, 1984; Kramarz, 2002) y “*Pliolagostomus*” (Ameghino, 1887; Vucetich, 1984). El conocimiento de la sistemática de estos tres géneros ha sido incrementado en gran medida en tiempos recientes (Vucetich, 1984, 1989; Kramarz, 2001a, 2002).

Las vizcachas del Cenozoico tardío (Mioceno tardío a la Actualidad) de Argentina fueron estudiadas principalmente por Ameghino (1883, 1886, 1888, 1889, 1891, 1908) y Rovereto (1914), quienes nominaron una gran cantidad de especies, algunas de las cuales están basadas en restos muy fragmentarios.

Kraglievich (1926) creó el subgénero *Lagostomus* (*Lagostomopsis*) incluyendo en él a todas las especies chapadmalalenses (Plioceno); quedando las especies post-chapadmalalenses (subedad Barrancalobense a la Actualidad) incluidas en el subgénero

Lagostomus (*Lagostomus*). Posteriormente (Kraglievich, 1934) propuso elevar a *Lagostomopsis* a la categoría de género, pero Francis y Mones (1965, 1966, 1968) plantearon que si bien existen diferencias tanto craneanas como poscraneanas entre *Lagostomus* y *Lagostomopsis*, éstas no son tan marcadas como para justificar la separación en dos géneros, considerándolos como dos subgéneros dentro de *Lagostomus*.

Aún no hay una postura definida respecto de la jerarquía taxonómica de *Lagostomopsis*, e inclusive en trabajos recientes es considerado como un género independiente (e.g. Prado y Cerdeño, 1998; Prado et al., 1998; Dozo et al., 2002, 2010), o como un subgénero de *Lagostomus* (e.g. Vucetich y Verzi, 1995; Tauber, 2005; Rasia y Candela, 2013a).

Las vizcachas halladas en sedimentos chasicuenses (Mioceno tardío), huayquerienses (Mioceno tardío) y montehermosenses (Mioceno tardío-Plioceno temprano) han sido también incluidas en *Lagostomopsis*, ya sea considerando a éste como género válido o como subgénero de *Lagostomus* (e.g. Pascual, 1966; Marshall y Patterson, 1981; Dozo et al., 2002; Tauber, 2005; Rasia y Candela, 2013a).

En la siguiente sección se revisan los géneros “*Eoviscaccia*”, *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*”, y la totalidad de las especies de la Argentina incluidas en éstos; así como los registros de los chinchillinos *Lagidium* y *Chinchilla*.

En esta sección se analizan las especies tradicionalmente incluidas en *Lagostomus-Lagostomopsis* considerándoselas dentro de un único género, *Lagostomus*. La discusión sobre la validez del género/subgénero *Lagostomopsis* se realiza en el Capítulo 5 (Evolución y filogenia).

Finalmente, se realiza un estudio cuantitativo multivariado (análisis de componentes principales; ver Capítulo 2 - materiales y métodos), utilizando medidas dentarias de las especies de *Lagostomus* (incluyendo especímenes previamente considerados como *Lagostomus* y *Lagostomopsis*) con el fin de sumar información teniendo en cuenta la propuesta taxonómica presentada en esta sección.

4.2. Paleontología sistemática

Orden RODENTIA Bowdich, 1821

Suborden HYSTRICOGNATHI Tullberg, 1899

Infraorden CAVIOMORPHA Wood y Patterson (en Wood, 1955)

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

Superfamilia CHINCHILLOIDEA (Bennett, 1833)

Familia CHINCHILLIDAE Bennett, 1833

Caracterización (modificada de Bondesio et al., 1975): Los chinchillidos se caracterizan por poseer molariformes protohypsodontes a euhypsodontes compuestos por dos o tres láminas o lofos/lófidios, con cemento de espesor variable o ausente entre las mismas; un meato acústico externo en forma de tubo, posterodorsalmente dirigido; una fenestra timpánica (*sensu* MacPhee, 2012; =orificio accesorio *sensu* Vucetich, 1975) completamente separada del meato acústico externo; seno epitimpánico grande, mesial al meato acústico externo; región mastoidea bien desarrollada, formando parte del llano occipital; foramen interpremaxilar usualmente bien desarrollado; canal nasolacrimal abriendo lateralmente en el rostro; procesos paraoccipitales con desarrollo variable pero siempre elongados; presencia de una faceta sustentacular secundaria en el calcáneo (ver Candela y Picasso, 2008).

Comentarios: Aquí se brinda una caracterización de la familia y no una diagnosis, ya que en el análisis filogenético (Capítulo 5) el nodo que incluye a todos los Chinchillidae extintos y vivientes, no está soportado por ninguna sinapomorfía. En este estudio no se intentó testear la monofilia de la familia Chinchillidae, sino que ésta se asume, siguiendo las posturas sistemáticas tradicionales (véase más arriba). Para poner a prueba la monofilia de la familia deberían incluirse representantes de otras familias agrupadas en Chinchilloidea, así como miembros de otras superfamilias; también deberían incluirse una mayor cantidad de caracteres cráneo-dentarios y poscraneanos en un análisis filogenético más abarcativo (ver Capítulo 5).

Gen. et sp. indet. 1

figura 4.1a

Chinchillidae indet. Kramarz, 2002: 177-178, fig. 6 i.

Material referido: MACN Pv SC 2539, DP4 izquierdo aislado.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Los Toldos Norte, provincia de Santa Cruz; Formación Pinturas, “Pinturense” (Mioceno temprano temprano).

Descripción: Diente de corona alta con tres raíces, la lingual de gran tamaño y dos raíces labiales más pequeñas. La superficie oclusal está conformada por tres lofos, los dos posteriores unidos lingualmente (figura 4.1a). Hay cemento en los flexos.

Comentarios: Según Kramarz (2002) este diente se diferencia de los de ejemplares juveniles de *Prolagostomus* (incluyendo a “*Scotaeumys*”; Kramarz, 2002) y de los premolares deciduos de *Eoviscaccia* (figuras 4.1b-d), por lo que representaría un taxón diferente. Además, se diferencia de un ejemplar juvenil de *Prolagostomus* con DP4 (=“*Sphaemys*”, ver Kramarz, 2002) ya que en este último se observan sólo dos lofos unidos labialmente (como ocurre también en los P4-M2), aunque se asemeja por poseer tres raíces, una mayor lingual y dos raíces labiales más pequeñas (figura 4.1e).

Debido al escaso conocimiento de la dentición decidua de los chinchillidos (Kramarz, 2002), no puede realizarse una comparación más profunda y precisar la asignación de este material.

Género “*Eoviscaccia*” Vucetich, 1989

1989 *Eoviscaccia* Vucetich, 1989: 234.

1998 *Eoviscaccia* Vucetich. Bond, López, Reguero, Scillato Yané y Vucetich, 1998: 43-44, fig. 2. 1.

2001 *Eoviscaccia* Vucetich. Kramarz, 2001: 237.

2005 *Eoviscaccia* Vucetich. Kramarz, Garrido, Forasiepi, Bond y Tambussi, 2005: 287.

2010 *Eoviscaccia* Vucetich. Vucetich, Kramarz y Candela, 2010: 211, fig. 14.3 d, e.

2012 *Eoviscaccia* Vucetich. Bertrand, Flynn, Croft y Wyss, 2012: 16.

Especie tipo: *Eoviscaccia boliviana* Vucetich, 1989.

Distribución geográfica y edad: Edad Tinguiririquense (Oligoceno temprano) de Chile (Bertrand et al., 2012); Edad Deseadense (Oligoceno tardío) de Bolivia y Argentina (Patagonia y provincia de Corrientes; Vucetich, 1989; Bond et al., 1998); Edad Colhuehuapense (Mioceno temprano) de Patagonia, Argentina (Kramarz, 2001a; Kramarz et al., 2005; Vucetich et al., 2010a).

Caracterización (modificada de Vucetich, 1989 y Bertrand et al., 2012): Chinchillido de tamaño pequeño, menor que los demás géneros; con molariformes

protohypsodontes bilaminados, con fosetas y fosétidas persistentes por un período relativamente largo; hipoflexo e hipofléxido desaparecen de la base del diente en individuos viejos, en los que se desarrolla una raíz circular incipiente; lóbulos de forma triangular en individuos jóvenes, y nunca tan laminares como en otros chinchillidos en adultos; los lóbulos posteriores de los molares superiores y anteriores de molares inferiores son más gruesos anteroposteriormente que los anteriores y posteriores respectivamente; M3 con una tercera lámina rudimentaria en juveniles y ausente en adultos; margen anterior del lóbulo anterior de los molares inferiores cóncavo en estado de desgaste avanzado; los hipoflexos e hipofléxidos son curvos, más anchos que en los demás géneros, y no cruzan completamente la corona, por lo cual un istmo angosto de dentina conecta los lóbulos lingualmente; cemento relleno los hipoflexos e hipofléxidos.

Especies incluidas: “*Eoviscaccia*” *boliviana*, “*E.*” *australis*, “*E.*” *frassinettii*.

Comentarios: Bertrand et al. (2012) publicaron una diagnosis enmendada de “*Eoviscaccia*” en la que detallan varios rasgos de la dentición inferior. Algunos de estos rasgos son comunes a todas las especies de “*Eoviscaccia*”, tales como: el margen anterior del lóbulo anterior es cóncavo con desgaste avanzado, un istmo angosto de dentina conecta los lóbulos lingualmente, los lóbulos anteriores son más gruesos mesiodistalmente que los posteriores, cemento relleno los hipofléxidos. Sin embargo, otros rasgos dados como diagnósticos del género por Bertrand et al. (2012) están presentes solo en “*E.*” *frassinettii* (esmalte cubriendo todas las caras de los molariformes, siendo más delgado en la cara anterior de ambos lóbulos en los molares y en el lóbulo posterior del premolar y en la cara labial de todos los molariformes).

En este trabajo se propone una caracterización basada en la diagnosis de Vucetich (1989), incluyendo los caracteres comunes a todas las especies del género mencionados por Bertrand et al. (2012), y no una diagnosis ya que las especies de “*Eoviscaccia*” no conforman un grupo monofilético en el análisis cladístico (ver Capítulo 5). Por lo tanto, “*Eoviscaccia*” se menciona entrecomillado. Este resultado podría cambiar ante el estudio de materiales mejor preservados y un mayor número de caracteres. Además las especies de “*Eoviscaccia*” comparten una serie de caracteres que las diferencian de los

demás chinchillidos, por lo que es posible que en futuros estudios se recupere su monofilia.

En esta tesis “*Eoviscaccia*” no es considerado un Lagostominae, como se ha propuesto tradicionalmente (e.g. Vucetich, 1989, Bond et al., 1998; Kramarz, 2001a; Kramarz et al., 2005), ya que en el análisis filogenético (Capítulo 5) no resulta agrupado con el resto de los lagostominos (*Prolagostomus*, “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus*). Las especies de “*Eoviscaccia*” son basales dentro de Chinchillidae, conformando el *stem* Chinchillidae (ver Capítulo 5).

“*Eoviscaccia*” *australis* Vucetich, 1989

figuras 4.1b-d, 4.2 y 4.3

1989 *Eoviscaccia? australis* Vucetich, 1989: 237, pl. 1 f, g.

2001 *Eoviscaccia australis* Vucetich. Kramarz, 2001a: 237; Kramarz, Garrido, Forasiepi, Bond y Tambussi, 2005: 287; Vucetich, Kramarz y Candela, 2010: 211, fig. 14.3 d, e.

Holotipo: MACN Pv CH 1297, m1 o m2 derecho aislado.

Hipodigma: MACN Pv CH 1298, M1 o M2 derecho aislado; MACN Pv CH 1862, fragmento de maxilar derecho con P4-M1; MACN CH 1863, M1 o M2 derecho aislado; MACN Pv CH 1864, M1 o M2 izquierdo aislado; MACN Pv CH 1865, M1 o M2 derecho aislado; MACN Pv CH 1866, M1 o M2 izquierdo aislado; MACN Pv CH 1867, M3 izquierdo aislado; MACN Pv CH 1868, M3 derecho aislado; MACN Pv CH 1869, M3 izquierdo aislado; MACN Pv CH 1870, M3 derecho aislado; MACN Pv CH 1871, M3 derecho aislado; MACN Pv CH 1872, DP4 izquierdo aislado; MACN Pv CH 1873, DP4 derecho aislado; MACN Pv CH 1874, DP4 derecho aislado; MACN Pv CH 1875, p4 izquierdo aislado; MACN Pv CH 1876, p4 izquierdo aislado; MACN Pv CH 1877, p4 izquierdo aislado; MACN Pv CH 1878, p4 derecho aislado; MACN Pv CH 1879, m1 o m2 derecho aislado; MACN Pv CH 1880, m1 o m2 izquierdo aislado; MACN Pv CH 1881, m1 o m2 izquierdo aislado; MACN Pv CH 1882, m1 o m2 izquierdo aislado; MACN Pv CH 1883, m1 o m2 izquierdo aislado; MACN Pv CH 1884, dp4 izquierdo aislado; MACN Pv CH 1885, dp4 derecho aislado; MACN Pv CH 1886, dp4 derecho aislado; PVPH 451, tres molariformes aislados; PVPH 452, cuatro molariformes aislados; MPEF 5422a, p4 izquierdo aislado; MPEF 5422b, DP4 izquierdo aislado.

Procedencia geográfica: Provincia del Chubut: Cabeza Blanca (Vucetich, 1989), La Cantera (Kramarz, 2001a), Gran Barranca, Bryn Gwyn y Paso Córdoba (Vucetich et al., 2010a); provincia del Neuquén: Sierra del Portezuelo Norte y Cerro Bayo Mesa (Kramarz et al., 2005) (ver figura 1.4).

Procedencia estratigráfica y edad: Niveles deseadenses de la Formación Sarmiento (Vucetich, 1989); parte inferior del Miembro Trelew (Edad Colhuehuapense) de la Formación Sarmiento (Kramarz, 2001a); Formación Cerro Bandera (Edad Colhuehuapense; Kramarz et al., 2005); y niveles colhuehuapenses (Vucetich et al., 2010a).

Diagnosis (tomada de Kramarz, 2001a: 238): Chinchillido “de pequeño tamaño, con molariformes más hipsodontes que en la especie tipo, formados por dos láminas, ligeramente arqueadas como en *Cephalomys* y *Eoviscaccia boliviana*, más separadas que en *Prolagostomus* y *Pliolagostomus*. Cemento presente sólo en el hipoflexo e hipofléxido. M3 con tercer lámina rudimentaria, diferenciada sólo en estadíos juveniles. Fosetas y fosétidas menos persistentes que en *E. boliviana*, que determinan una configuración oclusal transitoria de tres láminas dispuestas en forma de “s”, similar a la de *Scleromys* e *Incamys*.”

Descripción: Molariformes de corona muy alta, con la base abierta durante un tiempo prolongado en la mayoría de los individuos, aunque en algunos ejemplares muy seniles el hipoflexo e hipofléxido se cierran en la base. Todos los molariformes presentan cemento en el hipoflexo e hipofléxido, pero nunca en la periferia del diente.

Dientes superiores (figura 4.2). Los molariformes son bilobulados, con el margen anterior convexo y el posterior recto o algo cóncavo. El hipoflexo es más ancho anteroposteriormente que en *Prolagostomus*, “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus*, y más corto transversalmente, nunca alcanzando la pared labial del diente, con excepción del DP4 y el P4 con poco desgaste.

El DP4 es de corona baja y presenta raíces. Es más largo anteroposteriormente que transversalmente, con cuatro crestas en disposición sigmoidal. Con un mayor

desgaste pasa a ser trilaminado, nunca bilaminado como el P4 y los molares (figura 4.1b-d).

El P4 presenta, en estadios tempranos de desgaste, dos flexos orientados posterolingual-anterolabialmente, y dos crestas posteriores delimitando una foseta posterolingual. Según Kramarz (2001a: 239), la lámina anterior correspondería a la unión del protocono con el anterolofio, la segunda lámina a la unión del hipocono con el protolofio, ambas separadas por el hipoflexo+paraflexo. El segundo flexo sería homólogo en parte al metaflexo, y la foseta posterior a la posterofoseta. Con un desgaste más avanzado desaparecen rápidamente la posterofoseta y luego la metafoseta, alcanzándose una morfología bilobulada. En este trabajo se concuerda en parte con la propuesta de Kramarz (2001a), homologando la primera lámina al protocono+anterolofio y la segunda lámina al hipocono+protolofio, ambas separadas por el hipoflexo+paraflexo. El tercer y cuarto lofo corresponderían al metalofio y posterolofio, separados de las dos láminas anteriores por un mesoflexo-metaflexo?, y con una posterofoseta entre los mismos (figura 4.2a).

No se conocen ejemplares de "*Eoviscaccia*" *australis* con un P4 con mayor desgaste, pero la morfología del P4 con poco desgaste es similar a la de "*E.*" *boliviana*. Así, la morfología del P4 de "*E.*" *australis* con mayor desgaste probablemente es también semejante, aunque es probable que por su mayor grado de desgaste las fosetas desaparezcan relativamente más tempranamente que en "*E.*" *boliviana*. En "*E.*" *boliviana* el P4 presenta dos lofos subtriangulares, y es de contorno más redondeado que los molares.

El M1 y M2 con un desgaste avanzado presentan los bordes redondeados, la cara posterior más recta o cóncava, y la lámina anterior más delgada que la posterior, la cual es subtriangular.

El M3 presenta un lóbulo anterior similar al del M1 o M2, y un lóbulo posterior subtriangular, cuya extensión posterior podría ser un rudimento del tercer lóbulo, característico del M3 de los lagostominos (i.e. *Prolagostomus*, "*Pliolagostomus*" y *Lagostomus*). En ejemplares con poco desgaste se observa el mesoflexo-metaflexo?, más persistente que en los M1 y M2, manteniéndose abierto posteriormente y delimitando una tercera lámina.

Dientes inferiores (figura 4.3). Los molariformes inferiores se distinguen de los superiores por mostrar una superficie oclusal más cuadrangular, y bordes linguales más rectos, con excepción de los dp4.

El dp4 presenta raíz, y su diámetro anteroposterior es mayor que el transverso. Posee un fléxido labial delante del protocónido. Se compone de cuatro crestas además de una quinta estructura centro-lingual, representada por una cúspide lingual aislada o asociada a la segunda cresta, que con mayor desgaste se asocia al protocónido formando una cresta transversal. La cresta anterior se correspondería, según Kramarz (2001a), con el anterolófido (=metlofúlido I). Las dos últimas crestas se corresponderían con el ectolófido+hipolófido y el posterolófido, respectivamente, mientras que la segunda cresta y la cúspide lingual antes mencionada son difíciles de homologar (Kramarz, 2001a).

El p4 se diferencia de los molares por presentar la lámina anterior transversalmente más corta que la posterior, y por orientarse casi en sentido anteroposterior. En estadios tempranos de desgaste, el p4 presenta cuatro crestas; el anterofléxido separa el metalofúlido I del protocónido; y el mesofléxido y metafléxido confluyen labialmente con el hipofléxido. Con un mayor desgaste se observa un patrón sigmoideo, al confluir el hipofléxido y la metafosétida, quedando separados del mesofléxido, que se cierra labialmente; el anterofléxido se cierra anteriormente. Con mayor desgaste, el mesofléxido se cierra lingualmente, persistiendo la antero- y mesofosétida, antes de desaparecer con mayor desgaste. Ambas fosétidas (antero- y mesofosétida) son menos persistentes que en las demás especies del género. El hipofléxido+metafosétida persiste hasta estadios avanzados de desgaste.

Los molares inferiores presentan tres crestas en estadios tempranos de desgaste. Según Kramarz (2001a), la primera de las crestas es homóloga al anterolófido (=metalofúlido I), la segunda al ectolófido+hipolófido, y la tercera al posterolófido. Las dos primeras crestas están separadas por el mesofléxido que es confluyente con la anterofosétida, debido a la ausencia de mesolófido (tampoco hay metalofúlido II), el cual se cierra rápidamente convirtiéndose en una fosétida que posteriormente desaparece. La segunda y tercer crestas están separadas por el hipofléxido que confluye con el metafléxido.

Comentarios: El material estudiado permite corroborar que *“Eoviscaccia” australis* constituye un chinchillido con caracteres más derivados que las otras especies de *“Eoviscaccia”*. Presenta un grado de hipsodoncia más avanzado que el de *“E.” boliviana* (asemejándose a *“E.” frassinetti*), el esmalte en la cara anterior de ambos lóbulos de los m1-m3 es delgado o está ausente (diferenciándose de *“E.” frassinetti*), y la anterofosétida del p4 desaparece tempranamente con el desgaste (diferenciándose de *“E.” boliviana* y *“E.” frassinetti*), un rasgo probablemente relacionado con su mayor hipsodoncia.

“Eoviscaccia” australis es la especie del género de más amplio registro estratigráfico, reconocida desde el Oligoceno tardío (Deseadense) hasta el Mioceno temprano (Colhuehuapense).

“Eoviscaccia” sp.

1998 *Eoviscaccia* sp. Bond, López, Reguero, Scillato Yané y Vucetich, 1998: 43-44, fig. 2. 1.

Material referido: UNN Pz Ctes 3769a, p4 izquierdo; UNN Pz Ctes 3766a, P4? derecho.

Procedencia geográfica: Provincia de Corrientes. UNN Pv Ctes 3769a proviene del arroyo María Grande “sección” inferior; UNN Pz Ctes 3766a proviene del arroyo Avalos “sección” superior, Perugorría, departamento de Curuzú Cuatiá (figura 1.4).

Procedencia estratigráfica y edad: Formación Fray Bentos; Edad Deseadense (Oligoceno tardío).

Descripción: el P4 es bilaminado, de contorno levemente redondeado. Las caras anterior y labial no forman un ángulo marcado como ocurre en los molares de *“Eoviscaccia” boliviana* y *“E.” australis*. La lámina anterior es más corta transversalmente que la posterior. Hay una foseta en la porción posterolabial de la lámina posterior. El hipoflexo no cruza completamente la corona y desaparece hacia la base del diente. La base del diente está rota y no puede apreciarse si hay formación de raíz (ver Bond et al., 1998).

El p4 es bilaminado, la lámina anterior presenta una fosétida elongada y pequeña. El hipofléxido no alcanza la base del diente. Hay dos raíces bien desarrolladas, una anterior y otra posterior (ver Bond et al., 1998).

Comentarios: La presencia de dientes protohypsodontes, bilofodontes, con fosetas y fosétidas persistentes, con hipoflexos e hipofléxidos curvos que no atraviesan completamente la corona de los dientes y que desaparecen hacia la raíz del diente, permiten asignar el material de Formación Fray Bentos al género “*Eoviscaccia*”.

Estos dos dientes representan, según Bond et al. (1998), un estadio estructural intermedio entre “*Eoviscaccia*” *boliviana*, del Deseadense de Bolivia, y el chinchillido indeterminado del Colhuehuapense de Patagonia mencionado por Vucetich y Verzi (1993). Bond et al. (1998) destacan también que se asemeja en tamaño a “*E.*” *australis*, pero se diferencia por su menor grado de hipsodoncia y por la presencia de fosetas más persistentes (ambos rasgos compartidos con “*E.*” *boliviana*). Además, se diferencia de “*E.*” *boliviana* porque en esta última especie el hipoflexo (e hipofléxido) es más corto en relación al diámetro transversal de los dientes.

El hallazgo de restos más completos de “*Eoviscaccia*” procedentes de la Formación Fray Bentos (Deseadense, Mioceno temprano) podría permitir determinar el material a nivel específico.

El registro de “*Eoviscaccia*” en la Mesopotamia de Argentina indica una muy amplia distribución geográfica del género para el Oligoceno tardío, constituyendo el único registro fuera de la Cordillera de los Andes y la Patagonia extra-andina.

Subfamilia LAGOSTOMINAE Pocock, 1922

Caracterización (modificada de Bondesio et al., 1975): Los lagostominos se caracterizan por poseer los hipoflexos/hipofléxidos rectos* (50:1); molariformes compuestos por dos lófos/lófidos de forma rectangular o laminar, separados por una capa de cemento de espesor variable que puede estar ausente; M3 con tres láminas; tercer lóbulo del M3 de desarrollo variable en forma y tamaño; molariformes superiores e inferiores comprimidos anteroposteriormente* (57:1, 58:1); cara anterior de los molares inferiores con esmalte solo en la porción lingual* (62:2); bullas timpánicas moderadamente infladas; bullas mastoideas ausentes; seno epitimpánico cubierto por el

parietal y la apófisis posterior del escamoso; apófisis mastoidea libre; foramen mentoniano generalmente ausente; solo tres dedos (dígito II, III y IV) en los miembros posteriores.

Las sinapomorfias de esta subfamilia, surgidas del análisis filogenético (Capítulo 5), están indicadas con un asterisco, y el carácter y estado del mismo entre paréntesis.

Comentarios: En este trabajo se brinda una caracterización basada en caracteres óseos de las subfamilias que componen la familia Chinchillidae, pero no se propone una diagnosis, ya que la distinción entre ambas fue originalmente basada en caracteres de la anatomía blanda (ver Pocock, 1922), los cuales no fueron analizados en este trabajo.

Esta caracterización es una modificación de la diagnosis de Bondesio et al. (1975), que fue basada en caracteres craneanos. Algunos de los caracteres dados por Bondesio et al. (1975) no se recuperan en el análisis filogenético para el nodo de los lagostominos, pero resultan útiles para caracterizar el grupo y son reconocibles en fósiles.

Género *Prolagostomus* Ameghino, 1887

1887 *Prolagostomus* Ameghino, 1887: 11; Ameghino, 1889: 300.

1905 *Sphaeromys* Ameghino, 1887: 13; Scott 1905: 453.

2002 *Scotaeumys* Ameghino, 1887: 12; Vucetich y Verzi, 1993: 115; Kramarz 2002: 176.

Especie tipo: *Prolagostomus pusillus* Ameghino, 1887.

Distribución geográfica y edad: Edad “Pinturense” (Mioceno temprano temprano) del sur de Patagonia (Kramarz, 2002); Edad Santacrucesense (Mioceno temprano tardío) de Patagonia (Ameghino, 1887, 1889; Scott, 1905; Vucetich, 1994); Edad Colloncurense (Mioceno medio) del norte de Patagonia (Vucetich, 1984; Vucetich et al., 1993). Mioceno temprano-medio de Laguna del Laja, Chile (Flynn et al., 2008). Mioceno medio de Quebrada Honda (Croft et al., 2011), Mioceno temprano-medio de Cerdas (Croft y Anaya, 2008), Bolivia.

Diagnosis ampliada (modificada de Vucetich, 1984): Tamaño pequeño a mediano; ausencia de un canal para el nervio suborbitario, como en “*Pliolagostomus*” y los Chinchillinae vivientes; palatinos formando casi la totalidad del paladar, como en

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

“*Pliolagostomus*”; foramen maxilar posterior por detrás del límite posterior del M3; dientes euhipsodontes; p4-m3 y P4-M2 bilobulados, semejantes a los otros Lagostominae; lóbulos laminares pero no rectos como “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus*; M3 trilobulado, con el tercer lóbulo dirigido posterior o posterolingualmente, nunca lingualmente; molariformes de caras curvas; molares inferiores de caras anterior y lingual continuas* (59:0), no formando un ángulo marcado como en “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus*; hipoflexos y especialmente hipofléxidos sinuosos* (50:2); capa de cemento interlaminares más gruesa que en *Lagostomus*.

Las sinapomorfias del género, surgidas del análisis filogenético (Capítulo 5), están indicadas con un asterisco, y los caracteres y sus estados entre paréntesis.

Especies incluidas: *Prolagostomus pusillus* (=Pr. *divisus*, =Pr. *profluens*, =Pr. *imperialis*, =Pr. *lateralis*, =Pr. *primigenius*), *Pr. obliquidens*, *Pr. rosendoi* y *Prolagostomus* sp 1.

Comentarios: *Prolagostomus* es el chinchillido más abundante y de más amplia distribución geográfica para el Mioceno temprano - medio, con registros en numerosas localidades de Patagonia (Argentina), Chile y Bolivia.

Es un género que agrupa gran cantidad de especies nominales originalmente descritas. Provenientes de la Formación Santa Cruz fueron descritas ocho especies (Ameghino, 1887, 1889, 1894; Scott, 1905), dos especies son registradas en la Formación Collón Curá (Vucetich, 1984), una en la Formación Río Frías (Vucetich, 1984) y existen además registros de *Prolagostomus* sp. de las formaciones Pinturas (Kramarz, 2002), Cerro Boleadoras (Vucetich, 1994) y Collón Curá (Vucetich et al., 1993).

En este trabajo se reconocieron tres especies válidas, *Prolagostomus pusillus*, *Pr. obliquidens*, y *Pr. rosendoi*. Se registró *Prolagostomus* sp. 1 para la Formación Pinturas (Mioceno temprano temprano), dos especies (*Pr. pusillus*, *Pr. obliquidens*) para la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano tardío), *Prolagostomus* sp. para la Formación Cerro Boleadoras (Mioceno temprano), dos especies (*Pr. rosendoi* y *Pr. pusillus*) para la Formación Collón Curá (Mioceno medio) y una especie (*Pr. pusillus*) para la Formación Río Frías (Mioceno medio).

***Prolagostomus pusillus* Ameghino, 1887**

figuras 4.4a, 4.5, 4.6

1887 *Prolagostomus pusillus* Ameghino 1887: 11.

1889 *Prolagostomus pusillus* Ameghino; Ameghino 1889: 300-301, lam. 9, figs. 19 y 20.

1898 *Prolagostomus pusillos* (sic) Ameghino; Roth, 1898: 192-193 (en parte); Vucetich, 1984: 93-94.

1930 *Prolagostomus* Ameghino; Kraglievich, 1930: 140; Vucetich, 1984: 93-94.

1971 *Prolagostomus pusillus* Ameghino; Pascual y Odreman Rivas, 1971: 397 (en parte); Vucetich, 1984: 93-94.

1984 *Prolagostomus pusillus* Ameghino; Vucetich, 1984: 93-94, lam. 6 fig. f.

Prolagostomus divisus Ameghino, 1887: 11; Ameghino, 1889: 301-302 lam. 9, figuras 16-18, **nueva sinonimia.**

Prolagostomus profluens Ameghino, 1887: 11-12; Ameghino, 1889: 302 lam. 9, figuras 12-14, **nueva sinonimia.**

Prolagostomus imperialis Ameghino, 1887: 12; Ameghino, 1889: 302, **nueva sinonimia.**

Lagostomus lateralis Ameghino, 1889: 185-186, lám. 9, fig. 10, **nueva sinonimia.**

Prolagostomus lateralis (Ameghino); Ameghino, 1894: 73; Ameghino, 1898: 179, **nueva sinonimia.**

Lagostomus primigenius Ameghino, 1889: 186-187 lám. 9, fig. 11, **nueva sinonimia.**

Prolagostomus primigenius (Ameghino); Ameghino, 1894: 73; Ameghino, 1898:179, **nueva sinonimia.**

Holotipo: MLP Pv 15-136, fragmento de paladar con P4-M3, perteneciente a un individuo juvenil (figura 4.4a).

Material referido: el holotipo y MLP Pv 15-418c, tres molariformes superiores derechos; MLP Pv 15-7, un molariforme superior derecho; MLP Pv 15-152 (holotipo de *Pr. divisus*), paladar con ambas series dentarias completas; MLP Pv 15-129 (paratipo de *Pr. divisus*), molar inferior; MLP Pv 15-385, paladar con P4-M2 derechos y P4-M3 izquierdos; MLP Pv 15-65 (paratipo de *Pr. profluens*), mandíbula derecha con p4-m2; MLP Pv 15-88 (paratipo de *Pr. profluens*), fragmento de mandíbula izquierda con p4-m3; MLP Pv 15-115 (holotipo de *Pr. imperialis*), fragmento mandibular izquierdo con i y p4-m1; MLP Pv 15-110, porción derecha de paladar incluyendo maxilar y premaxilar y P4-M2, y fragmento de mandíbula derecha con incisivo y p4 rotos y m1-m2; MLP Pv 15-294, fragmento de maxilar izquierdo con P4-M2 (previamente referido a *Pr. profluens*); MLP Pv 15-354, fragmento de mandíbula izquierda con incisivo y p4-m3; MLP Pv 15-385, paladar con P4-M2 derechos y P4-M3 izquierdos; MLP Pv 26-IV-15-6, fragmento de cráneo con incisivo derecho y P4-M3 derechos e izquierdos; MLP Pv 68-IX-2-1, porción anterior del cráneo con ambos incisivos, P4-M2 derechos e

izquierdos; MACN A 392a (sintipo de *Lagostomus lateralis*), mandíbula derecha con p4-m3 e i; MACN A 392b (sintipo de *Lagostomus lateralis*), mandíbula derecha con p4-m3 e i; MACN A 394 (tipo de *Lagostomus primigenius*), mandíbula derecha con p4-m3.

Procedencia geográfica: Barrancas del río Santa Cruz y Monte Observación, provincia de Santa Cruz (Ameghino, 1887, 1889); barrancas del río Collón Curá, provincia del Neuquén; río Sengerr, provincia del Chubut (Vucetich, 1984) (ver figura 1.4).

Procedencia estratigráfica y edad: Formación Santa Cruz, Edad Santacrucense, (Mioceno temprano tardío; Ameghino, 1887); Formación Río Frías, Edad “Friasense” (Mioceno medio; Vucetich, 1984); Formación Collón Curá, Edad Colloncureense (Mioceno medio; Vucetich, 1984).

Diagnosis original: “incisivos de cara anterior convexa. Las tres primeras muelas superiores compuestas de dos láminas unidas, la posterior un poco más pequeña que la anterior. Cuarta muela superior formada por dos láminas con un prolongamiento posterior. Muelas inferiores compuestas igualmente de dos láminas transversales. Muelas anterior y posterior de la mandíbula inferior más pequeñas que las intermediarias.” (Ameghino, 1887: 11).

Diagnosis enmendada: Tamaño semejante al de *Prolagostomus rosendoi*. Hipoflexos e hipofléxidos más sinuosos que en *Pr. rosendoi* y *Prolagostomus* sp. 1. Primera lámina de los M1-M3 menos proyectada labialmente que en *Pr. rosendoi*. Láminas de los molariformes inferiores formando un ángulo marcado respecto del plano sagital, diferenciándose de *Pr. obliquidens*. Esmalte ausente en la cara posterior de los molares superiores, diferenciándose de *Prolagostomus* sp. 1.

Descripción del holotipo: El holotipo de *Prolagostomus pusillus* está representado por un fragmento de paladar con P4-M3 derechos, correspondiente a un ejemplar juvenil de muy pequeño tamaño (figura 4.4a).

En el P4 se observa un pequeño paraflexo situado anteriormente al hipoflexo, una pequeña meso- o metafoseta ubicada posteriormente al hipoflexo y muy cercana a la cara labial del diente, y un hipoflexo recto y ancho que no alcanza la cara labial.

M1 y M2 son muy similares entre sí, pero en el M1 el lóbulo anterior está más proyectado labialmente, como en *Perimys*, *Lagostomus* y “*Pliolagostomus*”. Ambos dientes son sub-cuadrangulares y con un hipoflexo recto y ancho, similar al observado en *Perimys*.

El M3 tiene un tercer lóbulo bien desarrollado, orientado posterolingualmente. Las láminas o lóbulos del M3 son más delgadas que en los demás dientes, probablemente por ser un diente con menor desgaste y más pequeño.

En el P4-M2 el lóbulo anterior es más delgado que el posterior.

El hipoflexo de los molares superiores es recto y ancho, como en *Perimys*, y este patrón también se observa en individuos juveniles de *Lagostomus maximus* con el M3 aún en erupción (MACN Mz 49.238, figura 4.4c). Los molariformes del ejemplar tipo de *Pr. pusillus* seguramente mostrarían con cierto desgaste un patrón oclusal idéntico al observado en las otras especies del género. Algo similar fue observado en el ejemplar tipo de “*Scotaeumys imminutus*” (MLP Pv 15-87, figura 4.4b), asignado a *Prolagostomus* (Kramarz, 2002), en el cual las superficies oclusales de la serie P4-M2 muestran una meso- o metafoseta grande y elongada situada posteriormente al ancho hipoflexo, mientras que en la raíz se observa el patrón oclusal de *Prolagostomus*, con solo dos lófos y un hipoflexo angosto.

Descripción:

Cráneo (figura 4.5a). No hay un canal diferenciado para el nervio suborbitario.

Los palatinos forman casi la totalidad del paladar, extendiéndose anteriormente más allá de la mitad del P4. En vista palatal los maxilares están poco desarrollados, restringiéndose a la base de los molariformes.

Los palatinos no se proyectan posteriormente, formando un proceso palatino posterior bien desarrollado como en *Lagostomus*, pero presentan una corta protuberancia o proceso incipiente.

El foramen maxilar posterior se encuentra posteriormente al M3, como en “*Pliolagostomus*” y los Chinchillinae vivientes.

Dientes superiores (figura 4.5a y 4.6a). El hipoflexo es sinuoso en todos los molariformes, especialmente en el M3; y todos los molariformes son de paredes curvas, nunca rectas como en “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus*.

La lámina anterior de los M1-M3 está proyectada labialmente, pero menos que en *Prolagostomus rosendoi*. La lámina posterior de los P4-M2 es de forma subtriangular.

La tercera lámina o lóbulo del M3 está unida al segundo lóbulo a la altura media del mismo por un puente grueso de dentina, y se dirige posterior o posterolingualmente.

Hay una capa de cemento en los hipoflexos, tan gruesa como la capa de esmalte.
Mandíbulas. Las mandíbulas referidas a *Prolagostomus pusillus* son muy fragmentarias. El foramen mentoniano está ausente. La muesca para la inserción del tendón de la porción infraorbital del masetero medial comienza en la parte anterior del m1 y se extiende hasta la parte media del m2. El diastema es levemente más corto en relación a la serie dentaria que en *Lagostomus*.

Dientes inferiores (figuras 4.5a-f y 4.6b). El p4 y m3 son más pequeños que m1 y m2.

El hipofléxido de todos los molariformes inferiores es claramente más sinuoso que el hipoflexo de los superiores.

Las caras anterior y lingual de los molares son continuas y no forman un ángulo marcado como en “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus*.

La capa de cemento de los hipofléxidos es tan gruesa como la capa de esmalte.

El esmalte es más delgado en la cara lingual de los molariformes y ocupa aproximadamente la mitad lingual de la cara anterior de los m1-m3.

La lámina posterior del m3 tiene un menor diámetro anteroposterior y transversal que la lámina anterior.

Comentarios: *Prolagostomus pusillus*, “*Pr. divisus*” y “*Pr. profluens*” están basadas en fragmentos de paladar con P4-M3, mientras que “*Pr. imperialis*”, “*L. lateralis*” y “*L. primigenius*” están basadas en fragmentos mandibulares (ver Ameghino, 1887, 1889). Los materiales tipo de cada especie nominal, así como materiales referidos a cada una de éstas (MLP Pv 15-136 referido a *Pr. pusillus*; MLP Pv 15-152 y 15-129 referidos a *Pr. divisus*; MLP Pv 15-66, 15-88 y 15-294 referidos a *Pr. profluens*; y MLP Pv 15-115 referido a *Pr. imperialis*), y material referido a *Prolagostomus* sp. (MLP Pv 15-110, 15-304, 15-354, 15-385, 26-IV-15-6, 68-IX-2-1), comparten la presencia de molariformes de caras curvas, hipoflexos e hipofléxidos más sinuosos que las demás

especies de *Prolagostomus*, primer lámina de los M1-M3 proyectada labialmente aunque menos que en *Pr. rosendoi*, molariformes inferiores menos paralelos al plano sagital que en *Pr. obliquidens*.

Por otra parte, es importante señalar que en las descripciones de Ameghino (1887, 1889), la principal diferencia mencionada entre las distintas especies (*Pr. pusillus*, *Pr. divisus*, *Pr. profluens*, *Pr. imperialis*, *Pr. lateralis* y *Pr. primigenius*) es el tamaño general de los individuos (ver figura 4.36). El estudio de estas especies fósiles, teniendo en cuenta además la variabilidad ontogenética e intraespecífica de la especie viviente *Lagostomus maximus* (Capítulo 3), indica que las diferencias de tamaño pueden deberse esencialmente a variaciones ontogenéticas.

Otra de las diferencias mencionadas por Ameghino (1887) como distintiva de *Pr. pusillus*, *Pr. divisus* y *Pr. profluens*, es la morfología y orientación de la tercera lámina del M3. El estudio comparativo de los holotipos y material previamente referido a estas especies no permitió corroborar los rasgos mencionados por Ameghino (1887) observándose en todos los casos una tercera lámina del M3 menos desarrollada que la segunda lámina y orientada anterolabial-posterolingualmente.

Este estudio indica que todas las diferencias entre estas especies nominales originalmente identificadas por Ameghino pueden considerarse como expresión de variaciones intraespecíficas, como las observadas en la especie viviente *Lagostomus maximus*, o en el chinchilloideo fósil *Perimys* (ver Kramarz, 2002). Sobre esta base, se propone la sinonimia de estas seis especies (*Pr. pusillus*, “*Pr. divisus*”, “*Pr. profluens*”, “*Pr. imperialis*”, “*L. lateralis*” y “*L. primigenius*”), siendo *Prolagostomus pusillus* la especie válida por ser tipo del género (ver más arriba).

***Prolagostomus obliquidens* Scott, 1905**

1905 *Prolagostomus obliquidens* Scott, 1905: 456-457, fig. 42.

Holotipo: fragmento mandibular izquierdo con incisivo y p4.

Hipodigma: Scott (1905: 456) menciona el holotipo como único material incluido en esta especie.

Procedencia geográfica: Killik Aike, provincia de Santa Cruz (Scott, 1905).

Procedencia estratigráfica: Formación Santa Cruz (Mioceno temprano tardío), Edad Santacrucense.

Diagnosis original (tomada de Scott, 1905: 456-457): “In size, the present species is about the same as *P. imperialis*, but the premolar is much narrower and is so rotated that its long diameter is almost coincident with the axis of the jaw, a character which is found in no other species of the genus, but occurs in several species of *Perimys*; the external groove between the laminae, which is unusually deep, thus becomes anterior. The lower incisor is of almost exactly equal width and thickness and is therefore thinner than in *P. imperialis*.”

Traducción de la diagnosis: Tamaño similar a “*Pr. imperialis*” (= *Pr. pusillus*), pero con el p4 más angosto y tan rotado que su diámetro mayor (transverso) es aproximadamente coincidente con el eje anteroposterior de la mandíbula, carácter que no es hallado en otras especies del género, pero ocurre en varias especies de *Perimys*; el surco interlaminar (=hipofléxido), inusualmente profundo, es en consecuencia anterior en posición. El incisivo sus diámetros anteroposterior y transverso equivalentes, por lo que es más angosto que en “*Pr. imperialis*” (= *Pr. pusillus*).

Comentarios: El holotipo de esta especie se encuentra depositado en la colección de la Universidad de Princeton (EEUU) y no pudo ser comparado con los holotipos y material referido del resto de las especies del género.

El único carácter válido mencionado por Scott (1905) para diferenciar *Prolagostomus obliquidens* del resto de las especies del género es la presencia de p4 con el diámetro transverso casi paralelo al plano sagital, pero este rasgo sólo pudo ser observado a través de la ilustración de Scott (1905: 456, fig. 42).

***Prolagostomus rosendoi* Vucetich, 1984**

figura 4.7

1984 *Prolagostomus rosendoi* Vucetich 1984: 94, lám. 6, figs. b y c.

Holotipo: MLP Pv 76-VIII-30-3, porción anterior del cráneo con P4-M3 izquierdos y P4-M2 derechos.

Hipodigma: solo el holotipo.

Procedencia geográfica: Cantera 27 de Septiembre, Ingeniero Jacobacci, provincia de Río Negro (figura 1.4).

Procedencia estratigráfica y edad: Formación Collón Curá; Edad Colloncurese, Mioceno medio.

Diagnosis: “Tamaño similar al de *Prolagostomus profluens* Ameghino, 1887. Se diferencia de todas las otras especies de *Prolagostomus* por los siguientes caracteres: M1-M3 con la primera lámina muy sobresaliente hacia fuera; en la pared externa hay dos muescas a cada lado del hipoflexo; vestigios de cemento en la pared externa; foramen incisivo muy agrandado. Tercer lámina del M3 oblicua con rudimento de surco que la divide de la segunda lámina.” (Vucetich, 1984: 94).

Descripción:

Cráneo (figura 4.7a). Tamaño semejante a los individuos más grandes de *Prolagostomus pusillus* (tradicionalmente asignados a *Pr. imperialis*). Rostro alargado, y no muy alto, más similar a *Lagidium* que a *Lagostomus*.

La raíz cigomática ventral se extiende desde el borde anterior del P4 hasta la parte posterior de éste.

El foramen interpremaxilar es grande y situado justo por detrás de los incisivos. El foramen incisivo es muy ancho, sobre todo en su parte posterior limitada por los maxilares y largo, ocupando más de la mitad de la longitud del diastema.

Los palatinos se extienden anteriormente en el paladar hasta la parte media de los P4. Los maxilares en el paladar están reducidos a una franja estrecha formando los márgenes alveolares de los molariformes, como en *Prolagostomus pusillus* y *Pliolagostomus*.

Dientes superiores (figuras 4.7a y b). Los incisivos son gráciles, cortos y poco procumbentes, como en los chinchillinos vivientes, y con su cara anterior plana.

En el P4 las láminas son subiguales, la anterior se proyecta labialmente de manera poco marcada, y la posterior es levemente más ancha en su porción labial.

En los M1 y M2 la lámina anterior está muy proyectada labialmente. Estos dientes poseen dos muescas en la cara labial, anterior y posterior al hipoflexo, que están más marcadas en el M2 (figura 4.7). La lámina posterior es algo más ancha labialmente en ambos dientes.

En el M3 la lámina anterior se proyecta labialmente. Las muescas anterior y posterior al hipoflexo están poco marcadas. La tercera lámina se dirige postero-lingualmente de manera oblicua, como en otras especies del género.

Comentarios: A pesar de que esta especie está representada por un único espécimen (un cráneo fragmentario con la dentición completa), presenta rasgos que la diferencian del resto de las especies conocidas de *Prolagostomus* (ver más arriba la diagnosis de Vucetich, 1984).

***Prolagostomus* sp. 1**

figura 4.8

2002 *Prolagostomus* sp. Kramarz, 2002: 176 figura 6.

Material referido: Ver Kramarz (2002: 176-177). MACN Pv SC2538, molar superior derecho; MACN Pv SC2596, molar superior izquierdo aislado; MACN Pv SC2597, molar superior derecho; MACN Pv SC2598, M3 derecho; MACN Pv SC2599, molar? superior derecho; MACN Pv SC2766, P4? derecho; MACN Pv SC2767, m1 o m2 izquierdo; MACN Pv SC2768, p4 derecho; MACN Pv SC2769, tres molariformes aislados; MACN Pv SC4060, M3 derecho.

Distribución geográfica: Los Toldos Norte, Los Toldos Sur y Gobernador Gregores, provincia de Santa Cruz (Kramarz, 2002).

Distribución estratigráfica y edad: Formación Pinturas, edad “Pinturensis”, Mioceno temprano (Kramarz, 2002).

Descripción: El tamaño es menor al de *Pr. pusillus* y *Pr. rosendoi*. Los hipoflexos e hipofléxidos son sinuosos como en las demás especies del género, pero menos que en *Pr. pusillus*, y presentan cemento.

Dientes superiores (figuras 4.8a-f). El esmalte está presente en la cara labial de cada diente, y hay una capa de esmalte en la cara posterior, diferenciándose de *Pr. pusillus* y *Pr. rosendoi*, y asemejándose a “*Eoviscaccia*”.

El P4 es de forma subtriangular. La lámina anterior es más corta anteroposteriormente y transversalmente que la lámina posterior.

Molares superiores con láminas de contornos redondeados, como en otras especies del género. En el M1 y M2 la lámina anterior está más proyectada labialmente, como en las demás especies del género; pero no tanto como en *Pr. rosendoi*.

La tercera lámina está incompleta en el único M3 registrado, está menos desarrollada que las dos primeras láminas, y se dirige oblicuamente en sentido anterolabial-posterolingualmente, como en las demás especies del género.

La segunda y tercera láminas del M3 están separadas por un flexo más ancho que el hipoflexo. Este corto flexo también está relleno de cemento.

Dientes inferiores (figuras 4.8g y h). Los dientes inferiores conocidos, un p4 y un m1 o m2, no se diferencian de los de otras especies de *Prolagostomus*.

La lámina anterior del p4 tiene un mayor diámetro anteroposterior que la lámina posterior.

Las caras lingual y anterior de los molares inferiores son continuas, formando una superficie curva, como en las demás especies del género.

Comentarios: Este material fue referido al género *Prolagostomus* por Kramarz (2002), quien remarcó que, si bien presenta diferencias con las demás especies del género (principalmente la presencia de esmalte en la cara posterior de los molariformes superiores), el carácter fragmentario del material hace difícil establecer una nueva especie. Kramarz (2002) remarcó además que dicho taxón representaría una forma más primitiva que las especies de *Prolagostomus* del Santacrucense.

La presencia de esmalte en la cara posterior de los molares superiores es un carácter de importante valor taxonómico que distingue a *Prolagostomus* sp. 1 del “Pinturensis” de las demás especies previamente asignadas a *Prolagostomus* y que tampoco se observa en los lagostominos “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus*. No obstante,

en este trabajo se mantiene la propuesta de Kramarz (2002) de no considerarlo una nueva especie, hasta no hallarse ejemplares mejor preservados

Género “*Pliolagostomus*” Ameghino, 1887

1887 *Pliolagostomus* Ameghino, 1887: 12; Ameghino, 1889: pag ; Scott, 1905: 458.

1975 *Pliolagostomus*?. Bondesio, Pascual y Vucetich, 1975: 433, 436, 437, 444.

1984 *Pliolagostomus* Ameghino. Vucetich, 1984: 84.

Prolagostomus Ameghino. Ameghino, 1984, (en parte), **nueva sinonimia**.

Especie tipo: *Pliolagostomus notatus* Ameghino, 1887

Distribución geográfica y edad: Edad Santacrucense (Mioceno temprano tardío) del sur de Patagonia (Ameghino, 1887); Edad Colloncureense (Mioceno medio) del norte de Patagonia (Vucetich, 1984).

Caracterización (modificado de Vucetich, 1984): Tamaño pequeño a mediano; canal del nervio suborbitario ausente, como en los chinchillinos vivientes (*Chinchilla* y *Lagidium*) y en *Prolagostomus*; paladar formado casi totalmente por los palatinos, como en *Prolagostomus*; dientes euhipsodontes; p4-m3 y P4-M2 bilaminados y M3 trilaminado como en los otros Lagostominae; tercer lámina del M3 orientada lingualmente y con flexo que la divide de la segunda lámina, pero ambas unidas por un grueso puente de dentina, como en *Prolagostomus*; molariformes de paredes rectas, con lóbulos laminares o rectangulares, como en *Lagostomus*; molariformes inferiores con la cara lingual bien definida, formando un ángulo bien marcado con la cara anterior; hipoflexos e hipofléxidos rectos, como en *Lagostomus*; cemento en el hipoflexo e hipofléxido más grueso que en *Lagostomus*, y similar a *Prolagostomus*.

Especies incluidas: “*Pliolagostomus*” *notatus* y “*Pl.*” *friasensis*.

Comentarios: Este género ha sido registrado en el Mioceno temprano tardío (Santacrucense) del sur de Patagonia, y en el Mioceno medio (Colloncureense) del norte de Patagonia, y es mucho menos abundante en los yacimientos fosilíferos que el género *Prolagostomus*, con el que coexistía.

A pesar de mencionarse registros de “*Pliolagostomus*” para la Formación Arroyo Chasicó (Chick et al., 2008) en el Mioceno tardío de la provincia de Buenos Aires, los registros más modernos de este género provienen de la Formación Collón Curá, Mioceno medio de la provincia del Neuquén (Vucetich, 1984).

En el análisis filogenético (Capítulo 5) no se recupera la monofilia de “*Pliolagostomus*”, sino que las especies de este género aparecen formando una politomía junto con los géneros *Prolagostomus* y *Lagostomus*. No obstante, en este trabajo se mantiene a “*Pliolagostomus*”, debido a que “*Pl.*” *notatus* y “*Pl.*” *friasensis* están basadas en material fragmentario y poco representado en comparación con aquellos de *Prolagostomus* y *Lagostomus*, lo que genera una gran cantidad de entradas faltantes (*missing data*) en el análisis filogenético que pueden estar impidiendo la recuperación del clado.

“*Pliolagostomus*” *notatus* Ameghino, 1887

figuras 4.9, 4.10

1887 *Pliolagostomus notatus* Ameghino, 1887: 12; Scott, 1905: 458.

1984 *Pliolagostomus notatus* Ameghino. Vucetich, 1984: 86-87, lam. 5, figs. l, m, n; lam. 6, fig. a.

Prolagostomus amplus Ameghino, 1894: 329, **nueva sinonimia.**

Holotipo: MLP Pv 15-18, fragmento mandibular izquierdo con p4-m3 (figura 4.9a, 4.10b).

Material referido: el holotipo y MACN A 4438 (referido a *Prolagostomus amplus*), cráneo fragmentario con P4-M3 derechos e izquierdos; MACN A 4439 (tipo de *Prolagostomus amplus*), fragmento anterior de ambas ramas mandibulares con incisivos y p4-m3; MACN A s/n (referido a *Pr. amplus*, probablemente sea el MACN A 4440), ambas ramas mandibulares con incisivos y p4-m3; MACN A s/n (referido a *Pr. amplus*), fragmento de paladar con P4-M1 izquierdos; MACN A s/n (referido a *Pr. amplus*), fragmento de maxilar con P4 dercho; MACN 369, fragmento mandibular izquierdo con p4-m3; MACN A 4433, paladar con P4-M3 derechos e izquierdos; MLP Pv 15-100, paladar con P4-M3 derechos y M2-M3 izquierdos; MLP Pv 15-171, fragmento mandibular derecho con parte del incisivo y p4-m1; MLP Pv 15-174, fragmento mandibular derecho con p4-m1; MLP Pv 15-350, fragmento mandibular izquierdo con p4-m2.

Procedencia geográfica: Barrancas del río Santa Cruz y Monte Observación, provincia de Santa Cruz (figura 1.4).

Procedencia estratigráfica y edad: Formación Santa Cruz (Mioceno temprano tardío), Edad Santacrucense.

Diagnosis enmendada por Vucetich (1984): “Tamaño pequeño, semejante al de *Prolagostomus pusillus*, con los molariformes más espesos que en *Lagostomus*.” (Vucetich, 1984: 87).

Descripción:

Cráneo (figura 4.9c). Sólo se conoce por fragmentos de paladar y un cráneo muy fragmentario. El tamaño es pequeño. No hay canal para el nervio suborbitario en el foramen infraorbitario, pero hay un surco débil, levemente más marcado que en *Prolagostomus*.

El paladar está formado casi en su totalidad por los palatinos, como en *Prolagostomus*.

La raíz cigomática inferior abarca desde la parte anterior del P4 hasta el borde posterior de este diente, y está situada más dorsalmente con respecto al paladar, como en *Prolagostomus rosendoi*.

Dientes superiores (figuras 4.9c, d y 4.10a). El P4 tiene ambas láminas sub-iguales, siendo la lámina anterior menos desarrollada que la posterior. Ambas láminas son de forma levemente subtriangular, más anchas en su porción labial.

M1 y M2 son de morfología similar, con ambas láminas subrectangulares.

El M3 es algo más ancho transversalmente que los demás dientes; la primer y segunda láminas son rectangulares. La tercera lámina del M3 es subtriangular, siendo más similar a *Lagostomus* que a *Prolagostomus*, y se dirige lingualmente, uniéndose a la segunda lámina por un amplio puente de dentina.

Mandíbulas (figuras 4.9e-g). Hay un foramen mentoniano muy pequeño y ubicado en el margen dorsal del diastema. La muesca para la inserción del tendón de la porción infraorbitaria del masetero medial abarca desde la parte anterior del m1 a la parte media del m2. El diastema es levemente más corto en relación a la serie dentaria que en *Lagostomus*, asemejándose a *Prolagostomus pusillus*.

Dientes inferiores (4.9a, b, e, f y 4.10b). Los incisivos son más delgados con respecto al tamaño de los molariformes que en *Lagostomus*, asemejándose a *Prolagostomus pusillus*.

En el p4 la lámina anterior es más corta transversalmente y más ancha anteroposteriormente que la lámina posterior.

En los m1 y m2 ambas láminas son del mismo largo transversal, pero la lámina anterior es más ancha anteroposteriormente que la posterior.

En el m3 la lámina anterior es más larga transversalmente y anteroposteriormente que la segunda lámina.

Comentarios: Esta especie se ha registrado únicamente en la Formación Santa Cruz, provincia de Santa Cruz, y su abundancia relativa es mucho menor que la de *Prolagostomus pusillus* proveniente de la misma unidad.

El holotipo de “*Prolagostomus amplus*” y material referido a esta especie ya habían sido incluidos en el hipodigma de “*Pliolagostomus*” *notatus* (ver Vucetich, 1984), pero no se había indicado la sinonimia de estos dos taxones.

En este trabajo se sinonimizan “*Pliolagostomus*” *notatus* y “*Prolagostomus amplus*” ya que el material referido a ambas especies presentan una morfología idéntica y un tamaño semejante (ver figura 4.36).

“*Pliolagostomus*” *friasensis* Vucetich, 1984

figura 4.11

1984 *Laogostomus* (sic) *lateralis*; Roth, 1899, p. 193 (nec Ameghino 1889, p. 185); Vucetich, 1984: 87.

1984 *Prolagostomus lateralis*; Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 379; Vucetich, 1984: 87.

1984 *Prolagostomus* sp.; Pascual et al., 1978, p. 179; Vucetich, 1984: 87.

1984 *Pliolagostomus friasensis* Vucetich, 1984: 87.

Holotipo: MLP Pv 15-419, fragmento mandibular izquierdo con p4-m3 (figura 4.11).

Hipodigma: el holotipo y MMP 673, fragmento mandibular derecho con p4-m3; MLP 74-II-1-32, fragmento mandibular derecho con p4-m3; MLP 74-II-1-33, fragmento mandibular izquierdo con p4-m3; MLP Pv74-II-1-29a, fragmento mandibular izquierdo con p4-m1; MLP Pv 74-II-1-29b, fragmento mandibular izquierdo con p4 y parte del m1; MLP Pv 74-II-1-35, fragmento mandibular izquierdo con p4; MLP Pv 74-II-2-36,

fragmento de paladar con P4-M2 derechos y P4-M1 izquierdos; MLP Pv 76-VIII-30-5, P4-M2 izquierdos.

Procedencia geográfica: El holotipo y MMP 673 provienen de las barrancas del río Collón Curá, provincia del Neuquén. MLP Pv 74-II-1-32 y 33 de Pilcaniyeu Viejo, provincia de Río Negro. MLP Pv 74-II-1-29, 31, 35 y 36 de Estancia Criado, Cerro San Antonio, provincia de Río Negro. MLP Pv 76-VIII-30-5 de Estancia Los Sauces, Ingeniero Jacobacci, provincia de Río Negro (ver figura 1.4).

Procedencia estratigráfica y edad: Formación Collón Curá, Edad Colloncureense (Mioceno medio) y Miembro Tobáceo Las bayas, Formación Collón Curá, Edad Colloncureense (Mioceno Medio).

Diagnos: “Tamaño mayor que el de *Pliolagostomus notatus*, semejante al de *Prolagostomus divisus* (=Pr. *pusillus*). Los molariformes son ligeramente más delgados que en la especie tipo.” (Vucetich, 1984: 89).

Descripción:

Dientes superiores. En el P4 ambas láminas son sub-iguales, de forma levemente subtriangular, más anchos en su porción labial.

El M1 y M2 son de morfología similar, con ambas láminas rectas como en la especie tipo.

Mandíbula. Los restos mandibulares son muy fragmentarios. Carece de foramen mentoniano. La muesca para la inserción del tendón de la porción infraorbital del músculo masetero medial está ubicada entre el m1 y el m2.

Dientes inferiores (figura 4.11). El p4 es más pequeño que los molares. La lámina anterior es más corta transversalmente y anteroposteriormente que la segunda lámina.

El m1 y el m2 son muy similares en morfología; ambas láminas son sub-iguales.

El m3 es algo más pequeño que el m1 y m2, la lámina anterior es más ancha anteroposteriormente que la segunda lámina.

El esmalte es grueso en la cara posterior de ambas láminas en todos los dientes, en la cara anterior del p4 y en la mitad lingual de la cara anterior de los molares, siendo más delgado en la cara lingual de todos los molariformes.

Hay cemento en los hipofléxidos de todos los dientes yugales, de un ancho equivalente a la banda de esmalte.

Comentarios: Vucetich (1984) menciona el tamaño como principal diferencia entre “*Pliolagostomus*” *notatus* y “*Pl.*” *friasensis*, lo cual se observa claramente en la figura 4.36. Además, Vucetich (1984) indica la presencia de molares más comprimidos anteroposteriormente en “*Pl.*” *friasensis* que en “*Pl.*” *notatus*. El carácter fragmentario del material correspondiente a maxilar con molariformes superiores referido a “*Pl.*” *friasensis* no permite una mejor comparación con “*Pl.*” *notatus*.

Género *Lagostomus* Brookes, 1828

1817 *Dipus* Zimmermann, 1780. Desmarest, 1817: 117.

1825 *Viscaccia* Schinz, 1825: 429. partim, non Oken, 1816, non *Viscacia* Molina, 1782.

1828 *Lagostomus* Brookes, 1828: 96.

1830 *Callomys* d'Orbigny y I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1830. partim.

Lagostomopsis (Kraglievich, 1926); Kraglievich, 1934: 371. **nueva sinonimia**

Especie tipo: *Lagostomus trichodactylus* Brookes, 1828 (= *Dipus maximus* Desmarest, 1817).

Distribución geográfica y edad: Edad Chasiquense (Mioceno tardío) a la Actualidad en centro y norte de Argentina (figuras 1.1 y 1.4); Huayqueriense (Mioceno tardío) a Pleistoceno tardío en el sur de Uruguay (figura 1.3); Plioceno tardío a Holoceno en el sudoeste de Brasil (figura 1.3); en la actualidad en el sur de Paraguay (figura 1.1) y desde el Pleistoceno a la actualidad en Bolivia (figuras 1.1 y 3).

Diagnosis enmendada: Lagostomino con un tamaño muy variable, de pequeño a grande; presenta un canal suborbitario delimitado por una lámina ósea* (23:1); proceso posterior de los palatinos muy desarrollado* (10:2); foramen maxilar posterior a nivel de la parte media del M3* (12:1), nunca posterior al M3 como en *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*”; dientes euhipsodontes; esmalte delgado* (61:2); P4-M2 y p4-m3 bilobulados, como los demás géneros de lagostominos; lóbulos rectos y laminares, semejantes a los de “*Pliolagostomus*”; tercera lámina del M3 muy desarrollada, de forma subtriangular y ubicada inmediatamente detrás de la segunda lámina; segunda y

tercer láminas del M3 totalmente separadas o unidas por un puente de dentina muy delgado* (54:1); molariformes de caras rectas o moderadamente redondeadas; cara anterior y lingual de los molariformes inferiores formando un ángulo marcado, como en “*Pliolagostomus*”; hipoflexos e hipofléxidos rectos, como en *Pliolagostomus*, y cruzando completamente la corona; cemento presente o vestigial.

Las sinapomorfias del género, surgidas del análisis filogenético (Capítulo 5), están indicadas con un asterisco, y los caracteres y sus estados figuran entre paréntesis.

Especies incluidas: *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla*, *L. antiquus*, *L. laminosus*, *L. incisus*, *L. euplasius* (= *Viscaccia definitiva*, = *V. loberiaense*, = *V. chapalmalense*), *L. compressidens* (= *V. indefinita*), *L. cavifrons*, *L. debilis* (= *L. minimus*, = *L. heterogenidens*), *L. egenus* y *L. maximus*.

Comentarios: Las especies fósiles de *Lagostomus* se agrupan tradicionalmente en dos subgéneros, *Lagostomopsis*, para las especies chasiquenses-chapadmalalenses, y *Lagostomus*, para las especies marplatenses-recientes. Algunos autores han considerado incluso dos géneros independientes, *Lagostomus* y *Lagostomopsis*. En este trabajo no se han encontrado diferencias que permitan reconocer dos géneros o subgéneros (ver Capítulo 5), por lo que se consideran todas las especies fósiles previamente incluidas en *Lagostomus* o *Lagostomopsis* como pertenecientes a un único género, *Lagostomus*.

***Lagostomus* sp. nov. A**

figuras 4.12, 4.13

Lagostomopsis sp. Pascual, 1966: 122, Lam. 49 E, F.

Lagostominae indet. Bondesio, Laza, Scillato Yané, Tonni y Vucetich, 1980: 111.

Holotipo: MLP Pv 60-VI-18-100, paladar con P4-M3 derechos e izquierdos (figuras 4.12c, d y 4.13a).

Hipodigma: El holotipo y MLP Pv 55-IV-28-42, fragmento de mandíbula izquierda con incisivo roto, p4-m2, m3 roto; MLP Pv 55-IV-28-43, fragmento de maxilar derecho con P4-M3; MLP Pv 55-IV-28-44, porción sinfisaria de ambas mandíbulas con p4-m1 izquierdos; MLP Pv 60-VI-18-101, fragmento de mandíbula derecha con p4-m3; MLP

Pv 60-VI-18-107, fragmento de mandíbula derecha con p4, y fragmento de mandíbula izquierda con m1-m3; MLP Pv 76-VI-12-47, fragmento de mandíbula izquierda con p4-m3; MLP Pv 92-XI-19-1, fragmento de mandíbula izquierda con incisivo roto, p4, y m1-m2 rotos; MLP Pv 92-XI-19-2, fragmento de mandíbula izquierda con p4-m3; MLP PV 57-XII-23-6, fragmento de mandíbula derecha con p4-m3 y parte del incisivo en el alvéolo.

Procedencia geográfica: La mayor parte del material proviene de Arroyo Chasicó, en las márgenes del área de la desembocadura del arroyo Chasicó, sudoeste de la provincia de Buenos Aires (figura 1.4). Sólo el ejemplar MLP Pv 57-XII-23-6 proviene de Loma del Camello, Sierra de Mogna, Departamento de Jáchal, provincia de San Juan (figura 1.4).

Procedencia estratigráfica y edad: Formación Arroyo Chasicó (Edad Chasiquense, Mioceno tardío). MLP Pv 92-XI-19-1 y MLP Pv 92-XI-19-2 provienen del Miembro Vivero de la Formación Arroyo Chasicó; MLP Pv 76-VI-12-47 proviene del Miembro Las Barrancas de la Formación Arroyo Chasicó. El resto del material proveniente de la Formación Arroyo Chasicó no tiene procedencia precisa dentro la misma. La validez de los miembros de la Formación Arroyo Chasicó ha sido discutida (Zárate et al., 2007); ver Comentarios.

El ejemplar MLP Pv 57-XII-23-6 proviene de la Formación Huachipampa (Edad Chasiquense, Mioceno tardío; Pascual y Bondesio, 1963; Bondesio et al., 1980).

Diagnosis: Lagostomino comparable en tamaño a "*Pliolagostomus*" *notatus*, y más pequeño que las demás especies de *Lagostomus*, excepto por *L. laminosus*. Maxilares planos entre los alvéolos de los molares y los palatinos. Palatinos con un mayor desarrollo que los maxilares en el paladar*. Las coanas, o muesca palatina, se ubican a nivel del M3*. Incisivos con esmalte de color amarillento, como en *L. euplasius*. Cemento presente en el hipoflexo e hipofléxido de todos los molariformes, más grueso que en *L. antiquus*, *L. incisus*, *L. compressidens*, *L. debilis*, *L. cavifrons* y *L. maximus*. Molariformes superiores más comprimidos anteroposteriormente que los de *Lagostomus pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. debilis* y *L. maximus*; y más oblicuamente implantados en el maxilar que en *L. antiquus*, *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L.*

cavifrons y *L. maximus*, pero menos que en *L. incisus*. Molariformes inferiores más comprimidos anteroposteriormente que los de *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*, pero menos que los de *L. laminosus* y *L. incisus*; y más oblicuamente implantados en el dentario que en *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*, pero menos que en *L. incisus*.

Las autapomorfias surgidas en el análisis cladístico (ver Capítulo 5) están indicadas con un asterisco.

Descripción:

Cráneo (figuras 4.12c y d). El cráneo de esta especie es conocido solo por fragmentos de paladar (fig. 4.12 c y d). Es una de las especies más pequeñas del género, junto con *Lagostomus laminosus*, asemejándose al tamaño de “*Pliolagostomus*” *notatus*.

El canal suborbitario está bien delimitado por una lámina ósea, como en las demás especies del género.

Los maxilares son planos desde el borde de los alvéolos de los molares hasta su unión con los palatinos, como en *L. pretrichodactyla*, *L. antiquus* y *L. euplasius*.

Maxilares y palatinos forman una superficie plana, y un paladar poco abovedado, como en *L. pretrichodactyla*, *L. antiquus* y *L. euplasius*.

Los palatinos se extienden anteriormente hasta la parte posterior del P4, y tienen mayor participación en el paladar que en las demás especies del género, pero sin llegar al desarrollo observado en *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*”.

El proceso posterior de los palatinos está roto en los ejemplares conocidos, pero la base está bien desarrollada, como en las demás especies del género; diferenciándose de *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*”.

Dientes superiores (figuras 4.12c y 4.13a). El esmalte es grueso en la cara lingual de los molariformes y en la cara anterior de cada lámina/lofo, y es muy delgado en la cara labial de todos los molariformes (fig. 4.13 a).

Hay cemento en el hipoflexo de todos los molariformes, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento es de un espesor equivalente al del esmalte, y más grueso que en *L. antiquus*, *L. incisus*, *L. compressidens* y *L. debilis*.

Los molariformes superiores son más comprimidos anteroposteriormente que los de *Lagostomus pretrichodactyla*, *L. compressidens* y *L. maximus*; siendo aproximadamente iguales a los de *L. antiquus*, *L. euplasius*, *L. incisus* y *L. cavifrons*.

Las láminas de los molariformes superiores forman un ángulo más agudo respecto del plano sagital que en *L. pretrichodactyla*, *L. antiquus*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*; pero menos que en *L. incisus*; asemejándose a *L. euplasius*.

El P4 es de caras rectas. La lámina anterior es rectangular, y la posterior es levemente más delgada lingualmente.

La lámina anterior de los M1-M3 está más proyectada labialmente que la segunda lámina, como en otras especies del género.

La tercera lámina del M3 está menos desarrollada que en *Lagostomus incisus*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*, asemejándose a *L. pretrichodactyla*, *L. antiquus* y *L. euplasius*, y está unida a la segunda lámina por un delgado puente de dentina.

Mandíbulas (figuras 4.12a y b). El diastema es más corto que la serie molar.

La muesca para el tendón de la porción anterior del masetero medial está situada entre el m1 y el m2.

La mandíbula es más alta a nivel de la serie molar comparada con un individuo juvenil de *L. maximus* del mismo tamaño.

Dientes inferiores (figuras 4.12a y 4.13b). El esmalte de los incisivos es de color amarillento, como en *L. euplasius*.

Hay cemento en los hipofléxidos, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento tiene un espesor equivalente al del esmalte (fig. 4.13 b), más grueso que en *L. antiquus*, *L. incisus*, *L. compressidens* y *L. debilis*.

Los molariformes son muy comprimidos anteroposteriormente, siendo más comprimidos que en *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*, pero menos que los de *L. incisus*, *L. laminosus*, asemejándose a los de *L. antiquus* y *L. euplasius*.

Las láminas de los molariformes inferiores forman un ángulo más agudo respecto del plano sagital que en *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*; pero menos que en *L. incisus*; asemejándose a *L. antiquus* y *L. euplasius*.

El p4 es el diente más pequeño de la serie yugal inferior. Su lámina anterior es más ancha anteroposteriormente que la posterior.

En los m1-m3 la lámina anterior es más ancha anteroposteriormente que la posterior. La cara lingual de los molares presenta una delgada capa de esmalte. El

esmalte es grueso en la cara posterior de ambas láminas y en la mitad lingual de la cara anterior de cada molar.

Comentarios:

La Formación Arroyo Chasicó es dividida tradicionalmente en dos miembros, el Miembro Vivero (inferior) y el Miembro Las Barrancas (superior), ambos distinguibles por sus características macroscópicas (mineralogía, textura y estructuras) y contenido paleontológico (Fidalgo y Porro en Bondesio et al., 1980; Fidalgo et al., 1987). La fauna “viverense” es la base de la Biozona de *Chasicotherium rothi*, y la fauna “barranquense” es la base de la Biozona de *Chasicotatus ameghinoi* (Cione y Tonni, 2001), de edad Chasiquense Inferior y Chasiquense Superior, respectivamente. Por otra parte, estudios recientes (Zárate et al., 2007) indicaron que no hay evidencia litofacial que apoye una diferenciación de la Formación Arroyo Chasicó en dos miembros, por lo cual sugirieron que la procedencia estratigráfica de los fósiles de colecciones antiguas debería ser revisada. El material de la Formación Arroyo Chasicó proviene tanto del Miembro Vivero (MLP Pv 92-XI-19-1 y 92-XI-19-2) como del Miembro Las Barrancas (MLP Pv 76-VI-12-47). Parte del material no tiene procedencia precisa dentro de la Formación Arroyo Chasicó (MLP Pv 55-IV-28-42, 55-IV-28-43, 55-IV-28-44, 60-VI-18-100, 60-VI-18-101, 60-VI-18-107).

Los restos de lagostominos recuperados de la Formación Arroyo Chasicó (Edad Chasiquense) fueron considerados como *Lagostomopsis* sp. (ver Pascual, 1966), o como Lagostominae indet. (ver Bondesio et al., 1980), por lo que no habían sido identificados a nivel específico.

Lagostomus sp. nov. A presenta caracteres que permiten asignarlo sin dudas al género *Lagostomus* (canal suborbital delimitado por una lámina ósea, foramen maxilar posterior a nivel medio del M3, presencia de proceso medio-posterior del palatino), constituyendo la especie más antigua y una de las más pequeña del género.

Por otra parte, *Lagostomus* sp. nov. A presenta una combinación única de caracteres que la diferencia de las demás especies del género; siendo *Lagostomus euplasius*, del Plioceno de la provincia de Buenos Aires, la especie a la que más se asemeja, y de la cual se diferencia por el tamaño, por el mayor desarrollo de los palatinos en vista palatal, y por el mayor espesor del esmalte.

Lagostomus sp. nov. A muestra una distribución geográfica coincidente en parte con la de *L. maximus*, ya que ha sido registrada en las provincias de Buenos Aires y San Juan; diferenciándose de los géneros *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*” del Mioceno temprano-medio, cuyos registros se encuentran principalmente en Patagonia (Argentina), Chile y Bolivia.

Contrariamente a lo expresado por Croft et al. (2011) y Chick et al. (2008), no hay registros de *Prolagostomus* ni de “*Pliolagostomus*”, respectivamente, en la Formación Arroyo Chasicó (Mioceno tardío), siendo *Lagostomus* sp. nov. A la única especie de chinchillido registrada en esta unidad. Los registros más modernos de *Prolagostomus* provienen de la Formación Río Frías (Mioceno medio; Vucetich, 1984) y de la Formación Collón Curá (Mioceno medio; Vucetich, 1984; Vucetich et al., 1993) en Argentina, de la Formación Arenales (Mioceno medio; Marshall y Sempere, 1991) y Quebrada Honda (Mioceno medio; Croft et al., 2011) en Bolivia, y de las formaciones Curá-Mallín y Trapa Trapa (Mioceno medio; Flynn et al., 2008) en Chile; mientras que el registro más moderno de “*Pliolagostomus*” proviene de la Formación Collón Curá (Mioceno medio; Vucetich, 1984) de Argentina.

***Lagostomus pretrichodactyla* (Rovereto, 1914)**

figuras 4.14, 4.15

1914 *Viscaccia pretrichodactyla* Rovereto, 1914: 73, 210, Lám. 3, fig. 4

1981 *Lagostomopsis pretrichodactyla* (Rovereto). Marshall y Patterson, 1981: 65.

1981 *Viscaccia angulata* Rovereto, 1914: 74, Lám. 3, fig. 3. Marshall y Patterson, 1981: 65; Rasia, Bonini y Candela, 2013.

1981 *Viscaccia insolita* Rovereto, 1914: 74-75, Lám. 3, fig. 5. Marshall y Patterson, 1981: 65; Rasia, Bonini y Candela, 2013.

Holotipo: MACN Pv 8339, cráneo incompleto, con ambas series dentarias (figuras 4.14a-c).

Hipodigma: el holotipo y MACN Pv 8337 (holotipo de “*Viscaccia angulata*”), paladar con ambas series dentarias completas; MACN Pv 8345 (holotipo de “*V. insolita*”), cráneo incompleto con ambas series dentarias completas y porción de la mandíbula izquierda con p4-m2; MACN Pv 8212, fragmento de cráneo con P4-M3 derecho e izquierdo; MACN Pv 8272, fragmentos de tres ramas mandibulares y molar aislado;

MACN Pv 8274, fragmento de pelvis con acetábulo; MACN Pv 8294, fragmentos mandibulares derecho e izquierdo, ambos con p4-m3; MACN Pv 8338, cráneo incompleto con P4-M3 derecho e izquierdo, fragmento mandibular izquierdo con p4-m3; MACN Pv 8340, paladar con P4-M3 derecho e izquierdo; MACN Pv 8341, fragmento anterior de ambas mandíbulas, con incisivos derecho e izquierdo y p4-m2 derechos; MACN Pv 8342, fragmentos de dos ramas mandibulares con dos molares; MACN Pv 8343, fragmento mandibular derecho con p4-m3; MACN Pv 8344, tres molares aislados; MACN Pv 8443, fragmento mandibular con dos molares y fragmento de premaxilar con incisivo; MACN Pv 8462, fragmento mandibular derecho con p4-m2 y parte del incisivo; MACN Pv 18959, mandíbulas con p4-m3 derecho y p4-m2 izquierdo (calco del ejemplar FMNH P 14540; Marshall y Patterson, 1981); MACN Pv 18966, paladar con P4-M2 derechos e izquierdos (calco del ejemplar FMNH P 15268); MACN Pv 19025, fragmento mandibular con p4-m3 (calco del ejemplar FMNH P 15252; Marshall y Patterson, 1981); MACN Pv 19026, cráneo incompleto con P4-M3 derecho y M1-M3 izquierdo y las bases de ambos incisivos (calco del ejemplar FMNH P 14352); MLP Pv 65-VII-29-72, fragmento anterior de cráneo con P4-M3 derecho e izquierdo; IANIGLA Pv 34, mandíbula derecha con p4-m3; IANIGLA Pv 35, fragmento mandibular izquierdo con p4; IANIGLA Pv 36, molar superior izquierdo aislado; IANIGLA Pv s/n, fragmento de paladar con P4-M1 derechos y P4-M2 izquierdos.

Procedencia geográfica: Andalhuala, Puerta de Corral Quemado y Loma Rica, provincia de Catamarca (Rovereto, 1914; Marshall y Patterson, 1981). Huayquerías de San Carlos (Rovereto, 1914), Huayquerías de la Horqueta Sur (Forasiepi et al., 2014), Huayquerías Bajada del Fuerte y Río Seco del Agua Escondida (este trabajo), provincia de Mendoza. Salinas Grandes de Hidalgo, provincia de La Pampa (este trabajo) (ver figura 1.4).

Procedencia estratigráfica y edad: “Araucanense” (Rovereto, 1914; Mioceno tardío). Formación Andalhuala, niveles XVIIIa y XX del perfil de Stahlecker (Marshall y Patterson, 1981: 11; Mioceno tardío). Formación Huayquerías (Mioceno tardío). Formación Tunuyán (Mioceno tardío-Plioceno temprano). Formación Cerro Azul (=“formación Epecuén”; Mioceno tardío).

Diagnosis original: “Como especie, se caracteriza sobre todo por las dimensiones.

En el tipo fósil, la cresta sagital es algo más corta, la apófisis posterior del inframaxilar (sic. =premaxilar) se dirige algo más atrás de la sutura posterior de los nasales que algunos ejemplares de la especie viviente...” (Rovereto, 1914: 73).

Diagnosis enmendada: Lagostomino de mayor tamaño que *Lagostomus* sp. nov. A y *L. laminosus*, y menor que *L. incisus*, *L. compressidens*, *L. cavifrons*, *L. egenus* y *L. maximus*. Nasales menos extendidos posteriormente respecto de los premaxilares; maxilares planos desde los alvéolos de los molares hasta su unión con los palatinos; paladar formado por maxilares y palatinos aproximadamente en la misma proporción. Cemento presente en el hipoflexo e hipofléxido de todos los molariformes, más grueso que en *L. antiquus*, *L. incisus*, *L. compressidens*, *L. debilis*, *L. cavifrons* y *L. maximus*. Molariformes superiores más anchos anteroposteriormente que los de *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. euplaisius*, *L. incisus* y *L. cavifrons*. Láminas de los molariformes superiores más perpendiculares al plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. incisus* y *L. euplaisius*. Molariformes inferiores más anchos anteroposteriormente que los de *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. laminosus*, *L. euplaisius*, *L. debilis*, *L. egenus* y *L. incisus*. Molariformes inferiores formando un ángulo mayor respecto del plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. euplaisius* y *L. incisus*.

Descripción: Esta especie se conoce por varios cráneos y mandíbulas, algunos de los cuales se encuentran asociados.

Cráneo (figuras 4.14a-f). El tamaño del cráneo es pequeño a mediano. Los nasales son más cortos posteriormente que los premaxilares, como en *Lagostomus incisus* y *L. euplaisius*, y tienen el mismo largo o son más cortos que los frontales.

Los lacrimales son menos visibles en vista dorsal que en *L. maximus*.

Las crestas temporales están bien marcadas y son más largas que la cresta sagital; la cresta sagital es corta y fuerte, como en hembras adultas y machos subadultos de *L. maximus*.

El foramen interpremaxilar es grande, las apófisis palatinas posteriores de los premaxilares son fuertes y sobrepasan ventralmente al diastema como en *L. maximus*, *L.*

euplasius, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. debilis*, y el foramen incisivo es ancho y largo como en *L. maximus*.

El surco suborbitario está delimitado por una lámina ósea, como en las demás especies de *Lagostomus*.

El paladar está formado por maxilares y palatinos aproximadamente en la misma proporción.

Los maxilares son planos desde el borde de los alvéolos de los molares, hasta su unión con los palatinos; diferenciándose de *L. incisus*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*.

Los maxilares y palatinos forman una superficie plana. El paladar es abovedado, como en *Lagostomus maximus*.

Los palatinos presentan un proceso posterior bien desarrollado, como en las otras especies de *Lagostomus*.

Las bullas timpánicas son grandes y redondeadas, como en individuos juveniles de *L. maximus*.

Dientes superiores (figuras 4.14a, d y 4.15a). Las láminas de los molariformes superiores son más perpendiculares al plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. euplasius* y *L. incisus*; siendo aproximadamente iguales a *L. antiquus*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*.

Los molariformes superiores son más anchos anteroposteriormente, en relación a su diámetro transversal, que los de *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. euplasius*, *L. incisus* y *L. cavifrons*; asemejándose a *L. compressidens* y *L. maximus*. Sus bordes son redondeados y la capa de esmalte es levemente más gruesa que en *L. maximus*.

Hay una capa de cemento interlaminar en los hipoflexos de todos los molariformes, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento es más grueso que en *Lagostomus antiquus*, *L. incisus*, *L. compressidens* y *L. debilis*, pero más delgado que en *Prolagostomus* y "*Pliolagostomus*".

La primera lámina está más proyectada labialmente que la segunda lámina en los M1-M3, como en *L. maximus*.

La tercera lámina del M3 está menos desarrollada que en *Lagostomus incisus*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*. Es de forma redondeada, muy elongada anteroposteriormente, y el diámetro transversal es menor que el de las dos láminas anteriores, asemejándose a individuos juveniles de *L. maximus*.

Mandíbulas (figuras 4.14g y h). El diastema es apenas más corto que en *L. maximus*, en relación a la longitud de la serie molar. La muesca para la inserción del tendón de la porción infraorbital del masetero medial se sitúa entre el m1 y el m2. El cóndilo mandibular es más bajo que en *L. compressidens*, asemejándose a *L. maximus*.

Dientes inferiores (4.14g y 4.15b). Las láminas de los molariformes inferiores forman un ángulo menos agudo con respecto al plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. incisus* y *L. euplasius*; siendo similar a *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*.

Los molariformes inferiores son menos comprimidos anteroposteriormente que los de *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. laminosus*, *L. incisus*, *L. euplasius*, *L. debilis* y *L. egenus*; siendo similares a los de *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*.

El esmalte es muy delgado o ausente en la cara lingual de todos los molariformes, y grueso en la cara posterior de cada lámina y en la mitad lingual de la cara anterior de cada molar.

Todos los molariformes tienen un diámetro transversal similar.

Hay una capa de cemento interlaminaar en el hipofléxido de todos los molariformes inferiores, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento es más grueso que en *L. antiquus*, *L. incisus*, *L. compressidens* y *L. debilis*.

Comentarios: En su trabajo sobre los estratos araucanos, Rovereto (1914) describió tres especies de vizcachas del “Araucanense” de Catamarca: “*Viscaccia*” *pretrichodactyla* (= *Lagostomus pretrichodactyla*), “*V. angulata*” y “*V. insolita*”. Posteriormente, Marshall y Patterson (1981) sinonimizaron las tres especies, considerando “*Lagostomopsis*” *pretrichodactyla* como nombre válido.

El estudio comparativo de los holotipos de las tres especies nominadas por Rovereto (1914), así como de material referido por dicho autor a estas tres especies, indicó que pertenecen a un mismo taxón (Rasia et al., 2013), apoyando la propuesta de Marshall y Patterson (1981). Las diferencias observadas se deben principalmente a variaciones ontogenéticas, y son fundamentalmente diferencias de tamaño.

La edad precisa del material referido por Rovereto (1914) no puede establecerse por carecer de procedencia estratigráfica. Por otra parte, dos de los especímenes mencionados por Marshall y Patterson (1981) fueron colectados por encima y por

debajo de una toba datada en 6,02 Ma (Mioceno tardío alto; ver Rasia et al., 2013) por lo que corresponderían al Mioceno Tardío (Messiniano).

Recientemente, material asignado a *Lagostomus pretrichodactyla* fue recuperado de la Formación Huayquerías (Huayquerías de la Horqueta Sur, provincia de Mendoza; Forasiepi et al., 2014). El tamaño del ejemplar de Formación Huayquerías, mayor que el de los ejemplares del Mioceno tardío de Catamarca, es esperable al tratarse de dos áreas alejadas. En la actualidad se observan diferentes tamaños en los individuos de las poblaciones de *L. maximus* en las provincias de Entre Ríos y La Pampa (Jackson, 1990a).

En este trabajo se reporta también material asignable a *L. pretrichodactyla* recuperado de la Formación Tunuyán (provincia de Mendoza). El material es pequeño, asemejándose en tamaño a *Lagostomus* sp. nov. A, pero las proporciones de los molariformes y la inclinación de las láminas indican que son individuos juveniles de *L. pretrichodactyla*.

Goin et al. (2000) reportaron la presencia de *Lagostomopsis* sp. en la Formación Cerro Azul, en la localidad de Salinas Grandes de Hidalgo (provincia de La Pampa). En este trabajo se refiere a *Lagostomus pretrichodactyla* material procedente de esa localidad.

El material referido por Tauber (2005) a *Lagostomus (Lagostomopsis)* cf. *pretrichodactyla*, procedente de la Formación Salicas, no pudo ser localizado para su estudio y comparación (Candela com. pers.).

***Lagostomus antiquus* Ameghino, 1883**

figuras 4.16, 4.17

1883 *Lagostomus antiquus* Ameghino, 1883: 103-104; Ameghino, 1885: 38, 144; Ameghino, 1889: 317-319, lam. 9, fig. 8 y lám. 26, fig. 9; Frenguelli, 1920: 85.

1966. *Lagostomopsis antiquus* (Ameghino); Pascual, 1966: 122.

2005. *Lagostomus (Lagostomopsis) antiquus* (Ameghino); Candela, 2005: 40, Fig. 1D; Nasif, Candela, Rasia, Madozzo Jaén y Bonini, 2013: 153.

Holotipo: MASP 32, fragmento de mandíbula izquierda, incluyendo parte del incisivo, base del p4, y m1-m3 completos (figuras 4.16a, b y 4.17b).

Hipodigma: El holotipo y MLP Pv M-40, dos calcos del holotipo; MLP Pv 15-424, fragmento mandibular izquierdo con p4-m1; MLP Pv 97-X-3-1a, paladar con P4-M3 derechos y M2-M3 izquierdos; MLP Pv 97-X-3-1b, M3 derecho; CICYTTP-PV-M 2-221, fragmento de mandíbula izquierda con p4-m3; MACN 9099, fragmento mandibular derecho con m1-m3; MACN Pv 13436, fragmento derecho de paladar con P4-M3; MACN Pv 13457, fragmento mandibular izquierdo con m1-m3; MACN A 5883, P4 aislado.

Procedencia geográfica: Provincia de Entre Ríos. Todo el material proviene de las barrancas del río Paraná, en las cercanías de la ciudad de Paraná (figura 1.4), excepto por el ejemplar CICYTTP-PV-M 2-221 que fue colectado en Toma Vieja.

Procedencia estratigráfica y edad: “Conglomerado Osífero” de la base de la Formación Ituzaingó, Mioceno tardío (Brandoni, 2013; Huayqueriense *sensu* Cione et al., 2000).

Diagnosis original: “forma general muy similar a la especie actual, pero de tamaño menor, aproximadamente un sexto; siendo inferior incluso a *Lagostomus fossilis* (Ameghino), *Lagostomus angustidens* (Burmeister) y *Lagostomus brasiliensis* (Lund).” Ameghino, 1883: 103-104.

Diagnosis enmendada: Lagostomino de tamaño menor que *Lagostomus compressidens*, *L. incisus*, *L. debilis*, *L. cavifrons*, *L. egenus* y *L. maximus*; pero mayor que *Lagostomus* sp. nov. A y *L. laminosus*. Maxilares planos entre los alvéolos de los molares y su unión con los palatinos. Paladar formado por maxilares y palatinos en la misma proporción. Cemento presente en los hipoflexos e hipofléxidos, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. Cemento más delgado que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla* y *L. euplasius*. Molariformes superiores más comprimidos anteroposteriormente que en *Lagostomus pretrichodactyla*, *L. debilis*, *L. compressidens* y *L. maximus*, pero menos que en *L. incisus*. Láminas de los molariformes superiores más perpendiculares respecto del plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. euplasius* y *L. incisus*. Molariformes inferiores menos comprimidos anteroposteriormente que los de *L. laminosus* y *L. incisus*; pero más que en *L.*

pretrichodactyla, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*. Láminas de los molariformes inferiores más inclinadas respecto del plano sagital que en *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*; pero menos que en *L. incisus*.

Descripción: El tamaño de esta especie es pequeño, aproximadamente un 30% menos que individuos adultos de *Lagostomus maximus*, y similar al de ejemplares juveniles de esta especie. Se conoce principalmente por fragmentos mandibulares.

Cráneo (figura 4.16c). Se conoce solo por restos de paladar. Hay una lámina ósea delimitando el canal suborbitario, como en las demás especies del género.

Los palatinos se extienden hasta el borde posterior del P4. Los maxilares son planos desde los alvéolos de los molares hasta su unión con los palatinos, como en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla*, *L. euplasius*.

El paladar está formado por maxilares y palatinos en la misma proporción.

Dientes superiores (figuras 4.16c y 4.17a). En los molariformes superiores el esmalte es grueso en las caras anterior y lingual, y ausente en la cara posterior de cada lámina, y muy delgado en la cara labial de todos los molariformes.

Hay cemento en los hipoflexos, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*; pero es más delgado que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla* y *L. euplasius*.

El contorno de los dientes yugales superiores es levemente redondeado, como en *L. pretrichodactyla*; y las caras anterior y lingual de cada lámina no forman un ángulo marcado como en *L. euplasius*, *L. compressidens* y *L. maximus*.

El P4 es subrectangular, la cara labial es recta, la lámina posterior es más ancha anteroposteriormente que la anterior y de forma subtriangular.

La lámina anterior de los M1-M2 está más proyectada labialmente que la lámina posterior, como en *L. pretrichodactyla* y *L. maximus*.

En el M3 la tercera lámina es redondeada, constituye casi el 50% del diámetro anteroposterior del diente, y está menos desarrollada que en *Lagostomus incisus*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*, asemejándose a *L. pretrichodactyla*. En el ejemplar MLP Pv 97-X-3-1a la segunda y tercer láminas están unidas por un delgado puente de dentina.

Los molariformes superiores son más comprimidos que los de *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens* y *L. maximus*; asemejándose a los de *Lagostomus* sp. nov. A, *L.*

euplasius, *L. incisus* y *L. cavifrons*, y están menos inclinados respecto del plano sagital que los de *Lagostomus* sp. nov. A, *L. incisus* y *L. euplasius*; asemejándose a *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*.

Mandíbulas (figuras 4.16a y b). Los restos mandibulares conocidos de esta especie son fragmentarios.

Como en las otras especies de *Lagostomus*, no hay foramen mentoniano.

El diastema es más corto que la serie dentaria, como en las demás especies de *Lagostomus*.

La muesca para la inserción del tendón de la porción infraorbital del masetero medial está situada entre el m1 y el m2.

Dientes inferiores (figuras 4.16a y 4.17b). Hay cemento en el hipofléxido de todos los molariformes, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento es más delgado que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla* y *L. euplasius*.

Los molariformes inferiores son menos comprimidos anteroposteriormente que en *L. laminosus* y *L. incisus*; asemejándose a *Lagostomus* sp. nov. A y *L. euplasius*. Son más comprimidos anteroposteriormente que en *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*.

Las láminas de los molares inferiores forman un ángulo más agudo respecto del plano sagital que en *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*; pero menos que en *L. incisus*; asemejándose a *Lagostomus* sp. nov. A y *L. euplasius*.

Las láminas anterior y posterior de los molares inferiores son sub-iguales en sus diámetros (transverso y anteroposterior).

Comentarios: El holotipo de esta especie estuvo perdido (Mones, 1986) pero fue recuperado recientemente por el Dr. Jorge I. Noriega durante tareas de relocalización y revisión de ejemplares tipo del MASP, lo que permitió su comparación con otros restos de lagostominos provenientes del “Conglomerado Osífero”. Gran parte del material proveniente del “Conglomerado Osífero” fue asignado a *L. antiquus* (Rasia y Candela, 2010; Nasif et al., 2013).

***Lagostomus laminosus* Ameghino, 1891**

figura 4.18

1891 *Lagostomus laminosus* Ameghino, 1891: 245-246.

Holotipo: MACN A 8883, dos molariformes inferiores aislados, derecho e izquierdo (figuras 4.18a y b).

Hipodigma: El holotipo y MACN Pv 5884, dos molares inferiores derechos aislados.

Procedencia geográfica: Paraná y Espinillo, provincia de Entre Ríos (figura 1.4).

Procedencia estratigráfica y edad: “Conglomerado Osífero”, base de la Formación Ituzaingó; Mioceno tardío (Brandoni, 2013; Edad Huayqueriense *sensu* Cione et al., 2000).

Diagnosis original: “se distinguen [los molares] por su tamaño muy diminuto y por las laminillas de las muelas, que son excesivamente comprimidas en sentido anteroposterior, pero de diámetro transverso relativamente considerable. Las dos láminas de cada muela están separadas por un surco perpendicular tanto en el lado interno como en el externo; la lámina posterior sobresale sobre la anterior en el lado interno, pero no la cubre completamente sobre el externo.” (Ameghino, 1891: 245-246).

Diagnosis enmendada: Lagostomino de tamaño muy pequeño, menor a las otras especies de *Lagostomus*, excepto por *Lagostomus* sp. nov. A. Molares inferiores más comprimidos anteroposteriormente que las demás especies de *Lagostomus*, excepto por *L. incisus*. Cemento presente en el hipofléxido, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*.

Descripción: Los molares son muy pequeños, tanto como los de *Lagostomus* sp. nov. A; y son muy comprimidos anteroposteriormente (figura 4.18), siendo más comprimidos que en la mayoría de las especies fósiles y que en la especie viviente; asemejándose en sus proporciones a los molares inferiores de *Lagostomus incisus*, pero de mucho menor tamaño.

Comentarios: A pesar de conocerse solo por material muy fragmentario (molares inferiores aislados), *Lagostomus laminosus* es aquí considerada una especie válida, manteniendo la postura original de Ameghino (1891), ya que se diferencia de todas las

demás especies del género por poseer molares más comprimidos anteroposteriormente, excepto por *Lagostomus incisus*, de la que se diferencia por el tamaño mucho menor. Una comparación más detallada es imposible dado el carácter fragmentario del material asignado a *L. laminosus*.

“*Lagostomus pallidens*” Ameghino, 1886 *nomen vanum*

figura 4.19

1886 *Lagostomus? pallidens* Ameghino: 50-51.

1889 *Lagostomus pallidens* Ameghino. Ameghino, 1889: 319, lám. 26, fig. 10; lám. 80, fig. 11; Frenguelli, 1920: 85.

2005 *Lagostomus (Lagostomopsis) pallidens* (Ameghino). Candela: 40.

Holotipo. MASP 30, fragmento mandibular derecho con incisivo completo (figura 4.19a).

Procedencia geográfica. Barrancas del Río Paraná, provincia de Entre Ríos (figura 1.4).

Procedencia stratigráfica y edad. “Conglomerado Osífero” de la Formación Ituzaingó, Mioceno tardío (Brandoni, 2013; “Mesopotamiense” *sensu* Frenguelli, 1920; Edad Huayqueriense, Cione et al., 2000).

Comentarios: Ameghino (1886) creó esta especie en base a un fragmento mandibular sinfisario derecho con el incisivo completo (MASP 30; figura 4.19a), de tamaño similar al de la especie viviente, asignándola con dudas al género *Lagostomus*. Posteriormente, refirió a esta especie un fragmento mandibular izquierdo con p4-m3 (MASP 31; figura 4.19b; Ameghino, 1889, Lam. 80, fig. 11), pero sin dar detalles acerca del motivo de ésta asignación.

El holotipo de esta especie (MASP 30) es muy fragmentario y no presenta caracteres diagnósticos que permitan diferenciarlo de otras especies de *Lagostomus*. Ameghino (1886) menciona como carácter distintivo la presencia de esmalte de color amarillento en los incisivos, pero este rasgo también se observa en otras especies de *Lagostomus* (Ameghino, 1908; Kraglievich, 1926; Rasia y Candela en preparación). Por

lo tanto “*Lagostomus pallidens*” es aquí considerada como *nomen vanum*, siguiendo la definición propuesta por Mones (1989).

Lagostomus incisus (Ameghino, 1888)

figuras 4.20, 4.21, 4.22d-e, 4.23e

1888 *Lagostomus incisus* Ameghino, 1888: 9.

1889 *Lagostomus angustidens* Moreno, 1888: 15; Ameghino, 1889: 314, Lam. 9, fig. 22

1914 *Viscaccia incisa* (Ameghino); Rovereto, 1914: 137.

2013 *Lagostomus spicatus* Ameghino, 1888: 10; Ameghino, 1889: 316, Lam. 9, fig. 9, 15; Rasia y Candela, 2013a: 244.

2013 *Viscacia* (sic) *spicata* (Ameghino); Ameghino, 1908: 424; Rasia y Candela, 2013a: 244.

2013 *Viscaccia spicata* (Ameghino); Rovereto, 1914: 137; Rasia y Candela, 2013a: 244.

2013 *Lagostomus intermedius* Moreno, 1888: 15-16; Ameghino, 1889: 316; Rasia y Candela, 2013a: 244.

Holotipo: El material tipo de esta especie está actualmente perdido (ver Mones, 1986).

Neotipo: Rasia y Candela (2013a) propusieron que el ejemplar MACN A 1112, un cráneo parcialmente preservado, con ambos incisivos y las series dentarias completas (figura 4.20a), sea considerado el neotipo de esta especie por haber sido originalmente asignado a *Lagostomus incisus* por Ameghino (1889: lám. 9, fig. 22), y por provenir de la misma unidad litoestratigráfica y localidad que el holotipo. En este trabajo de tesis se sigue la postura de Rasia y Candela (2013a).

Material referido: El neotipo y MACN A 1654, mandíbula izquierda con p4-m3, fragmento rostral e incisivo superior izquierdo (originalmente referido a *Lagostomus spicatus* por Ameghino, 1889: lám. 9, figs. 9 y 15); MACN Pv 7388, cráneo casi completo sin la porción dorsal preservada, con ambos incisivos y series dentaria completas; MLP Pv 46-V-13-72, mandíbula derecha con fragmento de incisivo y p4-m2, M2 aislado y tibia derecha; MLP Pv 48-XII-16-194, fragmento de paladar con P4-M1, M3 derechos y M2-M3 izquierdos; MLP Pv 86-VI-20-13, porción anterior del rostro con ambos incisivos; MLP Pv 88-VI-1-2, fragmento de cráneo con P4-M3 derechos y P4-M2 izquierdos, fragmento de mandíbula izquierda con p4-m3, dos incisivos superiores aislados, una vértebra caudal, humero derecho, fragmentos de cintura pélvica y fémur izquierdo; MLP Pv 91-IV-5-258, cráneo casi completo con las series dentarias completas, radio derecho, fragmento de diáfisis de ulna derecha, fémur derecho, porción de fémur izquierdo, tibia

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

izquierda, calcáneo izquierdo, astrágalo derecho, metatarsales derechos II, III y IV, falanges proximales derechas II, III y IV; MLP Pv 63-VI-10-59, cráneo fragmentario con ambas series dentarias; MLP Pv 91-III-1-18, cráneo bastante completo con ambas series dentarias; MLP Pv 91-III-1-36, paladar con ambas series dentarias, porción del rostro, atlas, axis, vértebra cervical y fragmentos de la cintura pélvica; MLP Pv 94-II-1-136, fragmento de paladar con ambas series dentarias; MLP Pv 91-III-1-9, mandíbula derecha con incisivo y p4-m3; MLP Pv 94-II-1-146, mandíbulas con ambos incisivos y series dentarias completas, mandíbula derecha con p4-m3, dos incisivos superiores, húmero derecho e izquierdo, fragmento derecho de cintura pélvica, fémur derecho e izquierdo, tibia derecha e izquierda, porción distal de fibula derecha, astrágalo derecho e izquierdo, calcáneo izquierdo, navicular derecho, ectocuneiforme derecho, metatarsales derechos II y III, falanges proximales derechas II y III; MLP Pv 91-III-1-88, mandíbulas con series dentarias completas, fragmento de rostro con incisivos, humero izquierdo y falanges; MLP Pv 91-IV-5-214, fragmento de mandíbula izquierda con incisivo y p4-m2, e incisivo superior izquierdo; MLP Pv 87-V-20-21, fragmento mandibular izquierdo con m3; MLP Pv 87-V-20-22, rama mandibular izquierda con p4-m3; MLP Pv 1, mandíbula izquierda con p4-m3; MLP Pv 2, fragmento de mandíbula izquierda con p4-m3; MLP Pv 3, cráneo bastante completo con ambos incisivos y series dentarias completas; MLP Pv 4, cráneo completo con ambos incisivos y series dentarias, tibia derecha; MLP Pv 5, fragmento derecho de maxilar con M1-M2; MLP Pv 6, mandíbula derecha con incisivo y p4-m3, vértebra lumbar, escápula izquierda, fragmento de pelvis, humero izquierdo, fragmento distal de tibia izquierda, metatarsal III izquierdo, 3 falanges del pie; MLP Pv 8, fragmento anterior de cráneo con ambos incisivos superiores; MLP Pv 9, fragmento izquierdo de maxilar con P4-M1; MLP Pv 12, mandíbula derecha con parte del incisivo y p4-m3; MLP Pv 15, mandíbula izquierda con parte del incisivo y p4-m3, vértebra cervical y vértebra torácica; MLP Pv 18, fragmento de cráneo con P4-M3 derechos e izquierdos y mandíbula derecha con p4-m3; MLP Pv 24, mandíbula derecha con fragmento de incisivo, m2 y fragmento de m3; MLP Pv 25, fragmento anterior de cráneo con ambos incisivos rotos, P4 derecho y P4-M1 izquierdos; MLP Pv 26, fragmento de mandíbula derecha con p4-m3, fragmento de axis, tibia muy fragmentada, porción proximal de radio; MHTL P-240, rama mandibular derecha con p4-m3; UNSGH 408, fragmento mandibular izquierdo con p4-m2; UNSGH 457, fragmento de paladar con P4-M2 derechos y P4-M3 izquierdos.

Procedencia geográfica: Provincia de Buenos Aires (ver figura 1.4). MACN A 1112, 1654, MACN Pv 7388, MLP Pv 46-V-13-72, 48-XII-16-194 y 86-VI-20-13 de Farola Monte Hermoso; MLP Pv 88-VI-1-2 y MLP Pv 24 de Las Vertientes; MLP Pv 91-IV-5-214 , 91-IV-5-2 y 91-IV-5-258 de Fortín-88; MLP Pv 1, 2, 8, 9, 12, 18, 25, 26 de Barranca Los Lobos (ex Bajada Martínez de Hoz); MLP Pv 3, 5, 6 de Las Palomas; MLP Pv 4 de San Eduardo; y MLP Pv 15 de Estafeta. MLP Pv 63-VI-10-59 del río Quequén Salado; MLP Pv 91-III-1-9, 91-III-1-18, 91-III-1-36, 91-III-1-88, 94-II-1-136 y 94-II-1-146 de Cascada Grande; MHTL P-240, MLP 87-V-20-21 y MLP 87-V-20-22 de Paso Otero; UNSGH 408 y 457 de Las Obscuras (ver figura 1.4).

Procedencia estratigráfica y edad: Edades Montehermosense y Chapadmalalense (Mioceno tardío-Plioceno tardío). MACN-A 1112, 1654 y MACN-PV 7388: Formación Monte Hermoso (Montehermosense-Chapadmalalense inferior, Plioceno temprano); MLP Pv 86-VI-20-13, 48-XII-16-194, 46-V-13-72: sección superior de la Formación Monte Hermoso (Chapadmalalense inferior, Plioceno temprano tardío; Cione y Tonni, 1995a); MLP Pv 88-VI-1-2, 91-IV-5-214, 91-IV-5-2 y 91-IV-5-258, MLP Pv 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 12, 15, 18, 24, 25, 26: Formación Chapadmalal (*sensu* Kraglievich, 1952; Chapadmalalense superior, Plioceno tardío temprano); MLP Pv 63-VI-10-59, 91-III-1-9, 91-III-1-18, 91-III-1-36, 91-III-1-88, 94-II-1-136 y 94-II-1-146: “Formación” Irene (Chapadmalalense, Plioceno); MHTL P-240, MLP 87-V-20-21 y MLP 87-V-20-22 de la fauna local Quequén Grande (Chapadmalalense Inferior; Prado et al., 1998); UNSGH 408 y 457: formaciones Saldungaray/La Toma, Unidad b (Edad Montehermosense inferior; Deschamps 2003, 2005; Deschamps et al., 1989).

Diagnosis ampliada: La que sigue es una diagnosis ampliada de la enmendada por Rasia y Candela (2013a).

Lagostomino de tamaño aproximadamente 20% menor que *Lagostomus maximus*. Nasaes más cortos que los premaxilares en vista dorsal. Maxilares muy expandidos y convexos, palatinos muy reducidos en vista ventral. Apófisis palatinas posteriores de los premaxilares muy reducidas y dirigidas dorsalmente respecto del diastema. Arco cigomático con la superficie ventral recta, sin una proyección ventral a nivel de la sutura maxilar-yugal. Cemento presente en hipoflexos e hipofléxidos, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. Cemento más delgado que en *Lagostomus* sp. nov. A., *L.*

pretrichodactyla y *L. euplasius*. Molariformes superiores más comprimidos anteroposteriormente que los en *Lagostomus pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. debilis* y *L. maximus*. Molariformes superiores implantados más oblicuamente en los maxilares que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. pretrichodactyla*, *L. euplasius*, *L. compressidens*, *L. debilis*, *L. cavifrons* y *L. maximus*. Molariformes inferiores más comprimidos anteroposteriormente y más oblicuamente implantados en la mandíbula que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. pretrichodactyla*, *L. euplasius*, *L. compressidens*, *L. debilis*, *L. cavifrons*, *L. egenus* y *L. maximus*. Húmero con foramen supracondiloideo no completamente cerrado.

Descripción:

Cráneo (figuras 4.20a-e). El tamaño del cráneo de los especímenes adultos (MACN A 1112, MACN Pv 7388, MLP Pv 91-III-1-18) es aproximadamente un 20% más pequeño que *L. maximus*.

Los nasales son más cortos que los premaxilares, como en *L. pretrichodactyla* y *L. euplasius*.

Los frontales presentan una depresión a lo largo de la línea de unión entre sí, y son tan largos como los nasales en individuos jóvenes y algo más cortos que los nasales en adultos.

Los parietales son más abovedados que en *L. maximus*.

Al igual que en *L. maximus*, las crestas temporales y sagital no están bien desarrolladas en individuos jóvenes, y están bien desarrolladas en individuos adultos.

Las apófisis palatinas posteriores de los premaxilares son reducidas y no están al mismo nivel dorsoventral que el diastema, sino que se sitúan dorsalmente a la superficie del mismo. El foramen interpremaxilar es grande y está siempre presente. El foramen incisivo es ancho y largo en relación al diastema.

Los maxilares están muy expandidos en vista ventral, formando la mayor parte del paladar; y los palatinos están muy reducidos.

Los forámenes maxilares posteriores están poco desarrollados; pero están a la altura media del M3, como en las demás especies del género.

Las bulas timpánicas son redondeadas y abultadas, como en *L. pretrichodactyla* e individuos juveniles y subadultos de *L. maximus*.

La superficie ventral del arco cigomático es recta, a diferencia de lo que se observa en *L. maximus*, *L. cavifrons* y *L. euplasius*, en los que hay una proyección ventral a la altura de la sutura maxilar-yugal.

Dientes superiores (figuras 4.20a, b, e y 4.21a). Los molariformes superiores están implantados en los maxilares de manera muy oblicua; siendo el ángulo de las láminas respecto al eje sagital entre 39° y 45°.

Los molariformes superiores son más comprimidos anteroposteriormente que en *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. debilis* y *L. maximus*; asemejándose a *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus* y *L. euplasius* y *L. cavifrons*.

En el P4 la lámina anterior tiene un diámetro transversal algo menor que la lámina posterior, la cual se hace más ancha labialmente; y el esmalte es más delgado en la cara labial del diente.

Al igual que en *L. maximus*, no hay esmalte en la cara labial de los molares superiores.

El tercer lóbulo del M3 es grande, con una forma y proporciones similares al de *Lagostomus compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*.

Hay cemento en los hipoflexos, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento de los hipoflexos es más delgado que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla* y *L. euplasius*; asemejándose a *L. compressidens*, *L. antiquus* y *L. debilis*.

Mandíbulas (figuras 4.20f-i). Las ramas mandibulares son menos divergentes que en *L. maximus*. El proceso coronoideo es reducido y situado a la misma altura que los dientes yugales, como en *L. maximus*. El foramen mandibular se ubica en el borde lingual de la fosa retromolar. La muesca para el tendón de la porción infraorbital del masetero medial se sitúa entre el m1 y el m2.

Dientes inferiores (figuras 4.20f, h y 4.21b). Los molariformes inferiores son más comprimidos anteroposteriormente que las demás especies de *Lagostomus*, al igual que en *L. laminosus*; y están implantados en la mandíbula de manera muy oblicua respecto del plano sagital.

El eje transversal del p4 es casi paralelo al eje sagital de las mandíbulas; y la lámina anterior es labialmente más ancha que la lámina posterior.

El diámetro transversal de los molares aumenta, y al diámetro anteroposterior disminuye, desde el m1 al m3.

Hay cemento en el hipofléxido de todos los molariformes, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento es más delgado que en *Lagostomus* sp. nov. A., *L. pretrichodactyla* y *L. euplasius*.

Poscráneo. El húmero presenta un foramen supracondiloideo (=entepicondiloideo) no completamente cerrado (figuras 4.22d y e).

El calcáneo presenta una faceta sustentacular secundaria, distalmente situada a la faceta sustentacular (figura 4.23e), como la descrita por Candela y Picasso (2008) en *L. maximus* y *Chinchilla*.

Otros elementos del esqueleto poscraneano no presentan diferencias significativas con el de *Lagostomus maximus*.

Comentarios: Esta especie fue descrita para la Formación Monte Hermoso junto con “*Lagostomus spicatus*” (Ameghino, 1888). Posteriormente, Rasia y Candela (2013a) sinonimizaron ambas especies y describieron restos asignables a *Lagostomus incisus* provenientes de otras formaciones pliocenas de la provincia de Buenos Aires (“Formación” Irene y Formación Chapadmalal).

Aquí se incluye el material estudiado por Rasia y Candela (2013a, b, en preparación) y se asigna a *L. incisus* material reportado por Prado et al. (1998), proveniente de la “Fauna Local Quequén Grande”, referida al Chapadmalalense Inferior; así como material recuperado de la Unidad b (Montehermosense) en Las Oscuras, provincia de Buenos Aires, estudiado por Deschamps (2003, 2005).

Esta especie es fácilmente diferenciable de otras especies de *Lagostomus*, aún al tratarse de material fragmentario; además, es abundante en varias localidades pliocenas de la provincia de Buenos Aires, por lo que constituye un elemento característico del Montehermosense-Chapadmalalense en el área pampeana (ver Capítulo 6).

***Lagostomus euplasius* (Ameghino, 1908)**

figuras 4.22b-c, 4.23d, 4.24, 4.25

1908 *Viscacia* (sic) *euplasia* Ameghino, 1908: 424-425.

1914 *Viscaccia euplasia* Ameghino. Rovereto, 1914: 192, fig. 74 (4), Lám. XXVI figs. 5, 5a.

1926 *Lagostomus (Lagostomopsis) euplasius* (Ameghino). Kraglevich, 1926: Lám. 1 figs. 3, 4.

Viscacia (sic) *loberiaense* Ameghino, 1908: 425, **nueva sinonimia.**

Viscaccia loberiaense Ameghino. Rovereto, 1914: 193, fig. 74 (3), **nueva sinonimia.**

Viscacia (sic) *definita* Ameghino, 1908: 424, **nueva sinonimia.**

Viscaccia definita Ameghino. Rovereto: 1914: 192, **nueva sinonimia.**

Viscacia (sic) *chapalmalense* Ameghino, 1908: 424, **nueva sinonimia.**

Viscaccia chapalmalense Ameghino. Rovereto, 1914: 192, **nueva sinonimia.**

Holotipo: MACN Pv 6163, cráneo muy completo con ambas series dentarias y mandíbulas con ambas series dentarias (figura 4.24).

Material referido: El holotipo y los siguientes ejemplares: MLP Pv 54-X-13-1 (tipo de *Viscaccia loberiaense*), cráneo fragmentario con incisivo izquierdo y ambas series dentarias, fragmento de atlas, fragmento de axis, siete vértebras lumbares, una vértebra sacra, seis vertebras caudales, húmero izquierdo, metacarpal IV izquierdo, pelvis derecha e izquierda, fémur derecho e izquierdo, tibia derecha e izquierda, fragmento de fibula derecha, astrágalo derecho, calcáneo derecho, navicular derecho, falange proximal derecha del dedo III, incisivo superior, P4 y M3 derechos aislados; MACN Pv 5986 (tipo de *Viscaccia definita*), fragmento de mandíbula derecha con incisivo y p4-m2; MACN Pv 5985 (tipo de *Viscaccia chapalmalense*), mandíbula izquierda con p4-m3 y porción sinfisaria de mandíbula derecha, dos incisivos inferiores aislados; MLP Pv 52-IX-28-62, maxilares con P4-M3 izquierdos y P4-M2 derechos y fragmento de premaxilar izquierdo; MLP Pv 52-IX-29-74, dos incisivos inferiores derechos, dos bulas timpánicas derechas, dos vértebras lumbares, fragmento de escápula derecha, humero izquierdo, fragmento distal de húmero izquierdo, tres fémures derechos e izquierdos incompletos, tibia izquierda, astrágalo derecho, calcáneo derecho, tarsales II y III derechos, tarsal II izquierdo; MLP Pv 52-X-1-13, paladar con P4-M3 izquierdos y P4-M1 y M3 derechos, fragmento de premaxilar derecho con incisivo, fragmentos de la porción posterior del cráneo; MLP Pv 52-X-4-21: parte anterior del cráneo con ambos incisivos, P4-M3 derechos y P4-M2 izquierdos, mandíbula derecha con i y p4-m3, dos vértebras sacras, tibia izquierda, astrágalo izquierdo, calcáneo izquierdo, metatarsales izquierdos II, III y IV, dedo III posterior izquierdo completo; MLP Pv 52-XI-5-8, mandíbula izquierda con incisivo y p4-m3, fémur derecho y tibia derecha de distintos individuos; MLP Pv 88-VI-1-1, cráneo incompleto con P4-M3 derecho e izquierdo, fragmento de fémur, tibia, calcáneo derechos, tercer y cuarto metapodio derechos, fragmento de pelvis; MLP Pv 91-IV-5-334, fragmento anterior del cráneo con incisivos y ambas series dentarias, 7 vértebras cervicales; MLP Pv 91-IV-5-350, maxilar derecho con P4-M3; MLP Pv 7, rostro con ambos incisivos, P4-M1 derechos, P4-M3 izquierdos,

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

fragmento occipital del techo craneano y bula timpánica derecha; MLP Pv 10, fragmento de paladar con P4-M2 derechos e izquierdos; MLP Pv 11, fragmento de maxilar derecho con P4-M1, fragmento de mandíbula derecha con incisivo y p4, fragmento de mandíbula izquierda con p4-m3, fragmento acetabular de pelvis; MLP Pv 20, fragmento de techo craneano, tibia izquierda incompleta, humeros derecho e izquierdo incompletos, dientes aislados; MLP Pv 21, porción anterior de cráneo incompleto con ambas series dentarias; MLP Pv 27, fragmento de mandíbula derecha con p4-m3, fragmento posterior de cráneo, ulna, radio, porción distal de fémur izquierdo, tibia izquierda, autopodio posterior izquierdo completo, metatarso izquierdo aislado de otro individuo; MLP Pv 28, fragmento de mandíbula derecha con p4-m2; MLP Pv 52-X-5-54/63, dos fragmentos de maxilar izquierdo con P4-M1, cuatro fragmentos de fémur (dos derechos y dos izquierdos), dos fragmentos de tibia izquierda, fragmento de húmero izquierdo y derecho; MLP Pv 52-X-3-12, paladar con P4-M3 derecho e izquierdo, maxilar derecho con P4-M3, maxilar izquierdo con P4-M2, dieciocho molariformes superiores aislados, tres I aislados, tres bulas timpánicas derechas, una bula timpánica izquierda, fragmentos de cráneo; MLP Pv 60-X-4-38, cráneo incompleto con ambos I y P4-M3 derecho e izquierdo, tres vértebras lumbares, vertebras sacras y pelvis incompleta, miembro posterior derecho incluyendo fémur incompleto, patela, tibia incompleta, astrágalo, calcáneo incompleto, fragmentos proximales de metapodio, y falanges de autopodios anteriores y posteriores; MLP Pv 84-XII-3-18, mandíbula derecha con p4-m3; MLP Pv 99-X-2-2, mandíbula derecha con incisivo y p4-m3; MLP Pv 13, mandíbula izquierda con p4-m3; MLP Pv 17-23, cráneo, mandíbulas y postcráneo asociados correspondientes a varios individuos.

Procedencia geográfica: Provincia de Buenos Aires, Argentina: en las barrancas entre Mar del Plata y Miramar, en Monte Hermoso y en Cascada Grande (ver figura 1.4).

MACN Pv 6163, 5985, 5986, MLP Pv 54-X-13-1 de barrancas entre Mar del Plata y Miramar. MLP Pv 7 de Los Acantilados. MLP Pv 88-VI-1-1 de Las Vertientes. MLP Pv 27 de Playa Serena. MLP Pv 10, 20, 28 de Barranca de Los Lobos (ex Bajada Martínez de Hoz). MLP Pv 21 de Estafeta. MLP Pv 11 de San Eduardo. MLP Pv 91-IV-5-334 y MLP Pv 91-IV-5-350 de Las Brusquitas. MLP Pv 52-IX-28-62 y MLP Pv 52-X-4-21 entre Las Brusquitas y Vuelta Mala. MLP Pv 52-IX-29-74 y MLP Pv 52-X-1-13

entre Las Brusquitas y Punta Vorohué. MLP Pv 52-XI-5-8 de Miramar. MLP Pv 52-IX-28-68 de Baliza Chica.

MLP Pv 84-XII-3-18 y MLP Pv 99-X-2-2 entre Luna Roja y Siempre Verde.

MLP Pv 13 y 17 de Luna Roja.

MLP Pv 52-X-3-12 y MLP Pv 60-X-4-38 de Cascada Grande.

MLP Pv 52-X-5-54/63 de farola Monte Hermoso.

Procedencia estratigráfica y edad: Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano) a Chapadmalalense Superior (Plioceno temprano-tardío), y Vorohuense (Plioceno tardío – Pleistoceno) con dudas.

El holotipo (MACN Pv 6163), y el MACN Pv 5985, MACN Pv 5986 y el MLP Pv 54-X-13-1, provienen del “Piso Chapadmalalense” (*sensu* Ameghino, 1908).

MLP Pv 52-IX-28-62 y MLP Pv 52-X-4-21 de Formación Chapadmalal (N IX o X).

MLP Pv 52-X-1-13, MLP Pv 52-IX-29-74 y MLP Pv 52-XI-5-8 de Formación Chapadmalal (entre los niveles N VII y N XI).

MLP Pv 7, 20 y 27 de Formación Chapadmalal (N II).

MLP Pv 28 de Formación Chapadmalal (N VI).

MLP Pv 11 y 21 de Formación Chapadmalal (N IX).

MLP Pv 10 de Formación Chapadmalal (N XI).

MLP Pv 91-IV-5-334 y MLP Pv 91-IV-5-350 de Formación Chapadmalal (N IX o X).

MLP Pv 52-X-5-54/63 de Formación Monte Hermoso (Montehermosense *sensu* Tomassini et al., 2013; Mioceno tardío-Plioceno temprano).

MLP Pv 52-X-3-12 y MLP Pv 60-X-4-38 de “formación” Irene (Plioceno).

El material colectado entre las localidades Luna Roja y Siempre Verde (MLP Pv 84-XII-3-18, MLP Pv 99-X-2-2, MLP Pv 13, MLP Pv 17) no tiene procedencia estratigráfica precisa, aunque en esa área afloran las formaciones Vorohué, San Andrés, Miramar, Arroyo Seco y Lobería (Vorohuense-Lujanense, Plioceno tardío-Pleistoceno temprano; ver Zárate, 1989). Por otra parte, no se han reconocido lagostominos para la Formación San Andrés (ver Verzi y Quintana, 2005), y es más probable que los restos hayan sido colectados de los niveles más inferiores (Formación Vorohué) ya que es la de más fácil acceso desde la playa.

Diagnosis enmendada: Tamaño más pequeño que *Lagostomus maximus*, *L. egenus*, *L. cavifrons*, *L. compressidens* y *L. incisus*; y mayor que *Lagostomus* sp. nov. A y *L. laminosus*. Los premaxilares sobrepasan posteriormente a los nasales. Los maxilares son planos entre los alvéolos de los molares y su unión con los palatinos. El paladar está formado por maxilares y palatinos en la misma proporción. Incisivos con esmalte de color amarillento. Cemento presente en los hipoflexos e hipofléxidos, más grueso que en *L. antiquus*, *L. incisus*, *L. compressidens*, *L. debilis*, *L. cavifrons* y *L. maximus*. Los molariformes superiores son más comprimidos anteroposteriormente que los de *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. debilis* y *L. maximus*. Las láminas de los molariformes superiores forman un ángulo más agudo respecto del plano sagital que en *Lagostomus antiquus*, *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*; pero menos que en *L. incisus*. Los molariformes inferiores son menos comprimidos anteroposteriormente que los de *L. incisus* y *L. laminosus*; y más comprimidos que los de *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*. Las láminas de los molariformes inferiores forman un ángulo más agudo respecto del plano sagital que en *L. maximus*, *L. cavifrons*, *L. compressidens* y *L. pretrichodactyla*; pero menos agudo que en *L. incisus*. Presenta un foramen supracondiloideo humeral completo.

Descripción:

Cráneo (figuras 4.24a-c). Es un lagostomino de tamaño mediano a pequeño; el cráneo más completo es el del holotipo (MACN Pv 6163).

El rostro es corto en relación al largo total del cráneo, asemejándose a individuos subadultos de *L. maximus*.

Los nasales son anchos y abultados en su porción anterior, haciéndose más angostos desde su parte media hacia su porción posterior, diferenciándose de *L. pretrichodactyla*, *L. incisus*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*.

Además, los nasales son aproximadamente igual de largos que los frontales o levemente más cortos, al igual que en *L. pretrichodactyla* y *L. incisus*. Por el contrario, en *L. maximus* los nasales son tan largos como los frontales o levemente más largos en juveniles, y un 50% más largos que los frontales en adultos; en *L. compressidens* y *L. cavifrons* los nasales son más largos que los frontales.

Los premaxilares sobrepasan posteriormente a los nasales, como en *L. pretrichodactyla* y *L. incisus*., mientras que en *L. compressidens*, *L. cavifrons*, y en la

mayoría de los individuos estudiados de *L. maximus*, los premaxilares y nasales alcanzan posteriormente el mismo nivel.

Los arcos cigomáticos son subparalelos al plano sagital, como en individuos juveniles de *L. maximus*. En individuos adultos de *L. maximus* los arcos cigomáticos convergen anteriormente de manera acentuada.

La superficie ventral del arco cigomático está levemente proyectada ventralmente a la altura de la sutura maxilar-yugal, como en *L. maximus*; difiriendo de *L. incisus* en la cual la cara ventral del arco cigomático es recta.

Las crestas temporales son largas y bien definidas, y la cresta sagital es corta y bien marcada en los ejemplares adultos estudiados, asemejándose a individuos subadultos de ambos sexos y hembras adultas de *L. maximus*.

Las apófisis palatinas posteriores de los premaxilares (septo premaxilar *sensu* Olivares et al., 2012) están al mismo nivel dorsoventral que el diastema o sobresaliendo ventralmente, como en *L. maximus*, *L. cavifrons*, *L. debilis*, *L. compressidens* y *L. pretrichodactyla*; mientras que en *L. incisus* las apófisis palatinas posteriores están situadas más dorsalmente que el diastema (Rasia y Candela, 2013a).

El foramen interpremaxilar es angosto pero está bien desarrollado. El foramen incisivo es angosto y ocupa menos de la mitad de la longitud del diastema.

Los maxilares son planos desde el borde de los alvéolos de los molares hasta los palatinos, como en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla*, *L. antiquus*, *L. euplasius*; diferenciándose de *L. compressidens* y *L. maximus*.

Los palatinos se unen en la línea media del paladar y alcanzan anteriormente hasta el nivel del P4-M1. Hay una apófisis posterior, como en las demás especies del género.

El paladar es abovedado, con los maxilares y palatinos formando una superficie plana, al igual que en *L. pretrichodactyla*. En *L. maximus* y *L. compressidens* hay una depresión en el maxilar antes de su unión con el palatino; mientras que en *L. incisus* los maxilares están muy expandidos medialmente, cubriendo los palatinos.

El paladar está formado por maxilares y palatinos aproximadamente en la misma proporción, diferenciándose de *Lagostomus* sp. nov. A, *L. incisus* y *L. compressidens*.

Las bulas timpánicas son redondeadas, como en *L. pretrichodactyla*, *L. incisus* y juveniles de *L. maximus*. En los individuos adultos de *L. maximus* las bulas son elongadas posterolateral-anteromedialmente.

El mastoideo es más abultado que en *L. maximus*, y la apófisis mastoidea está más cercana a la fenestra timpánica que a la apófisis paraoccipital y menos desarrollada que en *L. maximus*. La cresta nugal continúa en la apófisis mastoidea, como en *L. maximus*.

Las apófisis paraoccipitales son fuertes y dirigidas posteroventralmente como en *L. maximus*.

Dientes superiores (figuras 4.24a y 4.25a). Los incisivos tienen el esmalte de color amarillento como en *Lagostomus* sp. nov. A.

Los molariformes son más comprimidos anteroposteriormente que en *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. debilis* y *L. maximus*, siendo aproximadamente iguales que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. cavifrons* y *L. incisus*; y de bordes redondeados, similares a los de *L. maximus*. La capa de esmalte es moderadamente gruesa, pero más delgada que en *L. pretrichodactyla*.

Los hipoflexos son bastante rectos, con la curvatura en el extremo labial posteriormente dirigida (observada en *L. maximus*) muy poco marcada.

La primera lámina de los molares está más proyectada labialmente que la segunda, como en *L. pretrichodactyla* y en algunos individuos de *L. maximus*.

Las láminas de los molariformes son menos perpendiculares respecto del plano sagital que en *L. maximus*, *L. cavifrons*, *L. compressidens*, *L. antiquus* y *L. pretrichodactyla*, pero menos que en *L. incisus*; asemejándose a *Lagostomus* sp. nov. A.

La tercera lámina del M3 tiene un diámetro anteroposterior mayor que la segunda lámina, pero es más corta transversalmente, asemejándose a *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla* y *L. antiquus*.

Hay cemento en el hipoflexo de todos los molariformes, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento es más grueso que en *L. antiquus*, *L. incisus*, *L. compressidens* y *L. debilis*; asemejándose a *Lagostomus* sp. nov. A y *L. pretrichodactyla*.

Mandíbulas (figuras 4.24d y e). El diastema es más corto en relación a la serie dentaria que en *L. incisus* y *L. compressidens*. La cresta masetérica es menos marcada que en *L. maximus*. La apófisis angular es delgada; la apófisis coronoidea es baja y de base ancha, como en *L. maximus*. La apófisis postcondiloidea es redondeada y está bien desarrollada, como en *L. compressidens*. El cóndilo mandibular es más alto que en *L. maximus*.

Dientes inferiores (figuras 4.24d y 4.25b). Al igual que los superiores, los incisivos inferiores tienen el esmalte de color amarillento.

Los molariformes son menos comprimidos anteroposteriormente que los de *L. laminosus* y *L. incisus*; y más comprimidos que los de *L. maximus*, *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens* y *L. cavifrons*; asemejándose a los de *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus* y *L. debilis*.

Las láminas de los molariformes forman un ángulo más agudo respecto del plano sagital que en *L. maximus*, *L. cavifrons*, *L. pretrichodactyla* y *L. compressidens*; pero menos que en *L. incisus*, siendo aproximadamente igual al de *Lagostomus* sp. nov. A y *L. antiquus*.

Hay cemento en el hipofléxido de todos los molariformes, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento es más grueso que en *L. antiquus*, *L. incisus*, *L. compressidens* y *L. debilis*; asemejándose a *Lagostomus* sp. nov. A. y *L. pretrichodactyla*.

Poscráneo. El húmero presenta un foramen supracondiloideo bien definido (Kraglievich, 1926), sobre el epicóndilo medial (figura 4.22b y c). En *Lagostomus incisus* el foramen supracondiloideo es abierto o incompleto (Rasia y Candela, 2013a), y en *L. maximus* está ausente (Kraglievich, 1926), al igual que en *L. cavifrons* (ver más abajo).

El calcáneo presenta una faceta sustentacular secundaria (figura 4.23d), como en los chinchillidos vivientes *L. maximus* y *Chinchilla* (ver Candela y Picasso, 2008). Esta faceta, situada distalmente a la faceta sustentacular, está presente en otras especies fósiles de *Lagostomus*, como *L. incisus* (ver más arriba) y *L. cavifrons* pero no puede verificarse en los otros géneros de lagostominos fósiles (i.e. *Eoviscaccia*, *Prolagostomus* y *Pliolagostomus*) debido a la falta de material poscraneano.

Otros elementos del poscráneo no presentan diferencias notables con *Lagostomus maximus* o con otras especies fósiles del género, aunque es necesario un estudio más exhaustivo.

Comentarios: El material de *Lagostomus euplasius* aquí estudiado fue colectado en la provincia de Buenos Aires y proviene de la Formación Monte Hermoso, la “formación” Irene, la Formación Chapadmalal y de unidades indeterminadas más modernas (posiblemente vorohuenses), por lo que abarcaría con seguridad el lapso

Montehermosense-Chapadmalalense y con dudas hasta el Vorohuense. La mayor parte del material de Formación Chapadmalal fue recuperado de la Aloformación Playa San Carlos y de niveles basales de la Aloformación Playa Los Lobos. Solo los ejemplares MACN Pv 6163, MACN Pv 5985, MACN Pv 5986 y MLP Pv 54-X-13-1 (holotipos de *Viscaccia euplasia*, *V. chapadmalense*, *V. definitiva* y *V. loberiaense*) tienen procedencia estratigráfica incierta dentro de la Formación Chapadmalal.

El holotipo de “*Viscaccia loberiaense*” (MLP Pv 54-X-13-1) es muy similar en morfología del cráneo y proporciones de los dientes al holotipo de *Lagostomus euplaisus* (MACN Pv 6163), y probablemente se trate de un individuo juvenil de la misma especie, por lo que se propuso su sinonimia.

Los holotipos de las especies nominales “*Viscaccia loberiaense*”, “*V. definitiva*” y “*V. chapadmalense*” comparten con el holotipo de *Lagostomus euplaisus* la presencia de incisivos con esmalte amarillento y las proporciones de los molariformes inferiores; por lo que se propone su sinonimia.

Fuera de su localidad tipo, en el área de Chapadmalal, la especie ya había sido mencionada para la Formación Monte Hermoso (Plioceno temprano; Mones, 1980) y la “Formación” Irene (Plioceno; Frenguelli, 1928) en la provincia de Buenos Aires (Argentina), así como también en la Formación Maldonado (Plioceno tardío) en el Departamento de Maldonado, República Oriental del Uruguay (Francis y Mones, 1966). En este trabajo se confirma la presencia de *L. euplaisus* en la Formación Monte Hermoso y la “Formación” Irene.

***Lagostomus compressidens* (Ameghino, 1908)**

figuras 4.26, 4.27

1908 *Viscacia* (sic) *compressidens* Ameghino, 1908: 424.

1914 *Viscaccia compressidens* Ameghino. Rovereto, 1914: 191, fig. 74 – 2.

Viscacia (sic) *indefinita* Ameghino, 1908: 424, **nueva sinonimia.**

Viscaccia indefinita Ameghino. Rovereto, 1914: 192, fig 74 – 1, **nueva sinonimia.**

Holotipo: MLP Pv 54-X-13-2, cráneo incompleto con ambas series dentarias completas e incisivo derecho, y mandíbula izquierda con incisivo y serie dentaria completa (figura 4.26).

Material referido: El holotipo; el ejemplar MLP Pv 54-X-13-4 (holotipo de “*Viscaccia indefinita*”), paladar con ambas series dentarias completas; y MLP Pv 90-VI-1-1, mandíbula derecha con incisivo y p4-m3.

Procedencia geográfica: Provincia de Buenos Aires. El holotipo y MLP Pv 54-X-13-4 (holotipo de “*Viscaccia indefinita*”) no tienen procedencia geográfica precisa (entre Mar del Plata y Miramar). MLP Pv 90-VI-1-1 de Las Vertientes (ver figura 1.4).

Procedencia estratigráfica y edad: El holotipo y MLP Pv 54-X-13-4 (holotipo de “*Viscaccia indefinita*”) provienen del “Piso Chapalmalense” *sensu* Ameghino (1908). MLP Pv 90-VI-1-1 proviene de niveles indeterminados de la Formación Chapadmalal, posiblemente entre N III y N XI.

Diagnosis enmendada: Tamaño menor que *Lagostomus maximus*, *L. cavifrons* y *L. egenus*; aproximadamente igual a *L. incisus*; y mayor que *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. laminosus*, *L. pretrichodactyla*, *L. euplasius* y *L. debilis*. Nasaes alcanzando posteriormente el mismo nivel que los premaxilares, a diferencia de *L. pretrichodactyla*, *L. incisus* y *L. euplasius*. Maxilares con una depresión entre los alveolos de los molares y los palatinos. Palatinos más desarrollados que los maxilares en el paladar, que es menos abovedado que en *L. maximus* y *L. cavifrons*. La raíz del incisivo inferior llega hasta la porción anterior del m3, diferenciándose del resto de las especies de *Lagostomus* en las que puede verificarse este carácter. Cemento presente en los hipoflexos e hipofléxidos, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento es más delgado que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla* y *L. euplasius*. Molariformes superiores menos comprimidos anteroposteriormente que los de *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. euplasius*, *L. incisus* y *L. cavifrons*. Láminas de los molariformes superiores más perpendiculares al plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. euplasius* y *L. incisus*.

Molariformes inferiores más anchos anteroposteriormente en relación al diámetro transversal que los de *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. laminosus*, *L. incisus* y *L. euplasius*. Láminas de los molariformes inferiores más perpendiculares al plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. incisus*, *L. euplasius* y *L. antiquus*.

Descripción:

Cráneo (figuras 4.26a-c). La descripción está basada principalmente en el holotipo, que es el individuo más completo.

Es un lagostomino de tamaño mediano, aproximadamente igual a hembras adultas o machos subadultos de *Lagostomus maximus*, y a individuos adultos de *L. incisus*.

Los nasales están rotos en su porción anterior, pero la longitud de la porción preservada es mayor que la de los frontales, como en *L. cavifrons* y *L. maximus*. Son aproximadamente igual de anchos en toda su longitud, como en *L. incisus* y *L. maximus*.

Los premaxilares no sobrepasan posteriormente a los nasales, como en *L. pretrichodactyla*, *L. euplasius* y *L. incisus*, sino que se extienden aproximadamente hasta el mismo nivel, como en *L. cavifrons* y *L. maximus*.

Los lagrimales son elongados y bien visibles en vista dorsal, como en *L. maximus*.

Las crestas temporales son bien marcadas y más largas que la cresta sagital, como en machos subadultos y hembras adultas de *L. maximus*.

El techo del cráneo en vista lateral es bastante abovedado, como en machos subadultos y hembras adultas de *L. maximus*.

La apófisis palatina posterior del premaxilar está al mismo nivel dorsoventral que el diastema, como en *L. maximus*, *L. cavifrons*, *L. euplasius* y *L. pretrichodactyla*.

El foramen interpremaxilar es angosto pero bien marcado. El foramen incisivo es ancho y corto con respecto al diastema.

Los palatinos se extienden anteriormente hasta el nivel posterior del P4.

En vista palatal, el maxilar presenta una suave depresión antes de contactar con el palatino, como se observa en *L. maximus* y *L. cavifrons*. Los maxilares y palatinos forman una superficie subhorizontal, aún más que la observada en *L. maximus*, formando un paladar poco abovedado; pero a diferencia de *L. maximus*, los palatinos forman una porción muy importante del paladar.

Dientes superiores (figuras 4.26a y 4.27a). Los incisivos superiores tienen un mayor diámetro transversal que en individuos de *L. maximus* del mismo tamaño, y son más cortos (se proyectan menos del alvéolo).

La longitud de la serie dentaria superior es mayor en relación al largo del cráneo que la observada en adultos de *L. maximus*; y aproximadamente igual que en *L. incisus*.

Los molariformes se asemejan a los de *L. maximus* y *L. cavifrons*; son moderadamente cuadrangulares, de bordes rectos; son además menos comprimidos

anteroposteriormente que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. incisus*, *L. euplasius* y *L. cavifrons*, asemejándose a *L. pretrichodactyla*, *L. debilis* y *L. maximus*.

El tercer lóbulo del M3 tiene un mayor diámetro anteroposterior que el primero y segundo lóbulo, y está más desarrollado que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla*, *L. antiquus* y *L. euplasius*.

Las láminas de los molariformes superiores son más perpendiculares con respecto al plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. incisus*, *L. euplasius*; siendo aproximadamente igual a *L. pretrichodactyla*, *L. antiquus*, *L. cavifrons* y *L. maximus*.

Hay cemento en el hipoflexo de todos los molariformes, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento es más delgado que en *Lagostomus* sp. nov. A y *L. pretrichodactyla* y *L. euplasius*, asemejándose a *L. incisus*.

Mandíbulas (figura 4.26d). El diastema es más corto en relación al resto de la mandíbula que en *L. maximus*, pero más largo que en *L. incisus* y *L. euplasius*. El cóndilo mandibular es más alto en relación a la serie dentaria que en *L. maximus*. La apófisis postcondiloidea está más desarrollada que en *L. maximus*.

Dientes inferiores (figuras 4.26d y 4.27b). Al igual que los superiores, los incisivos inferiores tienen un mayor diámetro transversal que en un individuo de *L. maximus* del mismo tamaño, y son más cortos (se proyectan menos desde el alvéolo). La raíz del incisivo alcanza el nivel anterior del m3, diferenciándose de las demás especies del género.

La longitud de la serie dentaria inferior es mayor en relación al largo de la mandíbula que la observada en *L. maximus*, pero menor que la observada en *L. euplasius* y *L. incisus*.

Hay cemento en el hipofléxido de todos los molariformes, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento en los hipofléxidos es más delgado que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla* y *L. euplasius*.

Los molariformes son menos comprimidos anteroposteriormente que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. laminosus*, *L. euplasius*, *L. incisus*, *L. debilis* y *L. egenus*; asemejándose a *L. pretrichodactyla*, *L. cavifrons*, *L. maximus*.

Las láminas de los molariformes inferiores forman un ángulo menos agudo con respecto del plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. incisus* y *L. euplasius*; siendo más similar a *L. pretrichodactyla*, *L. cavifrons* y *L. maximus*.

Comentarios: El ejemplar MLP Pv 54-X-13-4 (holotipo de “*Viscaccia indefinita*”) es indistinguible del holotipo de *Lagostomus compressidens* en las proporciones de los molariformes superiores y la morfología del paladar, por lo que se propone su sinonimia.

El ejemplar MLP Pv 90-VI-1-1 comparte con el holotipo de *L. compressidens* la morfología de los molariformes inferiores y las proporciones generales del incisivo y la mandíbula.

El material tipo de *L. compressidens* (MLP Pv 54-X-13-2) y el ejemplar MLP Pv 54-X-13-4 (holotipo de “*Viscaccia indefinita*”) fueron recuperados del “Piso Chapalmalense” de Ameghino (1908). Por otra parte, el ejemplar MLP Pv 90-VI-1-1 proviene de Las Vertientes, donde aflora desde el N III al N XI de la Formación Chapadmalal (Kraglievich, 1952), por lo que podría corresponder a la Aloformación Playa San Carlos o a la Aloformación Playa Los Lobos.

“*Lagostomus arcuata*” (Ameghino, 1908) *nomen dubium*

1908 *Viscacia* (sic) *arcuata* Ameghino, 1908: 425.

Holotipo: MACN 5983? (ver Mones, 1986). Actualmente perdido.

Procedencia geográfica y edad: “Piso Chapalmalense” (*sensu* Ameghino, 1908), Plioceno. Entre Mar del Plata y Miramar, provincia de Buenos Aires, Argentina (ver figura 1.4).

Diagnosis: “talla muy pequeña, cráneo corto, ancho y muy abovedado.” (Ameghino, 1908: 425).

Comentarios: El holotipo de esta especie está perdido y el material referido no presenta los rasgos mencionados por Ameghino (1908). Por lo tanto, es imposible hacer una comparación de “*Lagostomus arcuata*” con otras especies, por lo que dicha especie es aquí considerada un *nomen dubium*.

***Lagostomus debilis* Ameghino, 1889**

figuras 4.28, 4.29

1889 *Lagostomus debilis* Ameghino, 1889: 179-180, lam. 9, fig. 5.

Lagostomus minimus Ameghino, 1889: 180, lám. 9, fig. 6, **nueva sinonimia.**

Lagostomus heterogenidens Ameghino, 1889: 182, lám. 9, fig. 7, **nueva sinonimia.**

Holotipo: MACN A 1255, fragmento de mandíbula derecha con incisivo y p4-m2 (figuras 4.28a, b y 4.29a).

Material referido: el holotipo y MACN A 1098 (tipo de *Lagostomus minimus*), fragmento de mandíbula izquierda con p4-m3; MACN A 1187 (tipo de *Lagostomus heterogenidens*), mandíbula derecha con p4-m3; MACN A 1188 (referido a *L. heterogenidens*), fragmento de mandíbula izquierda con p4-m3; MLP Pv 91-IV-35-2, cráneo parcialmente preservado con P4-M2 derechos e izquierdos y mandíbula derecha con incisivo y p4-m3; MLP Pv 00-IX-6-1, fragmento anterior de cráneo con ambos incisivos y P4-M3 derechos e izquierdos .

Procedencia geográfica: La Plata, Arrecifes y Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires. Córdoba, provincia de Córdoba. Provincia de Santa Fe.

Procedencia estratigráfica y edad: MLP Pv 91-IV-35-2 proviene del Pleistoceno. MLP Pv 00-IX-6-1 proviene del Ensenadense (Pleistoceno temprano). Los holotipos de *L. debilis*, “*L. minimus*” y “*L. heterogenidens*” no tienen procedencia estratigráfica precisa, y se han referido al “piso bonaerense-lujanense”, “piso bonaerense” y “piso ensenadense” respectivamente (ver Ameghino, 1889).

Diagnosis original: “Cráneo un tercio menor que la especie actual. Cresta sagital sumamente corta y baja. Cara anterior del incisivo inferior plana y con esmalte ligeramente estriado.” (Ameghino, 1889: 179).

Diagnosis enmendada: Lagostomino de tamaño menor que *L. maximus*, *L. cavifrons*, *L. egenus*, *L. compressidens* y *L. incisus*; pero mayor que *Lagostomus* sp. nov. A, *L. laminosus* y *L. antiquus*. Hay cemento en el hipoflexo e hipofléxido, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento es más delgado que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla* y *L. euplasius*. Los molariformes superiores son menos comprimidos anteroposteriormente que en *L. incisus*, *L. antiquus*, *Lagostomus* sp. nov. A, *L.*

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

euplasius y *L. cavifrons*. Las láminas de los molariformes superiores están menos inclinadas respecto del plano sagital que en *L. incisus*, *L. euplasius* y *Lagostomus* sp. nov. A. Los molariformes inferiores son menos comprimidos anteroposteriormente que en *L. incisus*; y más comprimidos que en *L. pretrichodactyla*, *L. maximus* y *L. cavifrons*. Las láminas de los molariformes inferiores son menos inclinadas respecto del plano sagital que en *L. incisus*, *L. euplasius*, *L. antiquus* y *Lagostomus* sp. nov. A.

Descripción:

Cráneo. Es conocido por material pobremente preservado.

Los procesos palatinos posteriores de los premaxilares están al mismo nivel que el diastema.

El proceso posterior de los palatinos está roto pero se observa una base ancha, indicando que está bien desarrollado.

Maxilares y palatinos en proporciones aproximadamente iguales en el paladar.

Dientes superiores. Los incisivos superiores tienen el esmalte blanco, como la mayoría de las especies de *Lagostomus*.

Las láminas de los molariformes superiores forman un ángulo cercano a 45 grados con el plano sagital, asemejándose a *L. maximus*, *L. cavifrons*, *L. compressidens*, *L. antiquus* y *L. pretrichodactyla*.

En el hipoflexo de los molariformes hay una capa de cemento muy delgado, como en *L. compressidens*, *L. incisus* y *L. antiquus*.

Los molariformes son menos comprimidos anteroposteriormente que *Lagostomus incisus*, *L. antiquus*, *Lagostomus* sp. nov. A y levemente menos comprimidos que en *L. euplasius*.

Hay cemento en el hipoflexo de todos los molariformes, diferenciándose de *L. cavifrons* *L. maximus*. El cemento es más delgado que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla* y *L. euplasius*.

Mandíbula (figura 4.28). Foramen mentoniano ausente. Muesca para la inserción de la porción anterior del músculo masetero medial ubicada entre el m1 y el m2.

Dientes inferiores (figuras 4.28a, c, e y 4.29). Los incisivos tienen el esmalte de color blanco, como la mayoría de las especies del género.

Las láminas de los molariformes forman un ángulo poco marcado con el plano sagital, como en *L. maximus*, *L. cavifrons*, *L. egenus*, *L. compressidens* y *L. pretrichodactyla*.

Hay una capa delgada de cemento en el hipofléxido de los molariformes, diferenciándose de *L. cavifrons* y *L. maximus*. El cemento es más delgado que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla* y *L. euplasius*, siendo similar a *L. compressidens*, *L. incisus*, *L. laminosus* y *L. antiquus*.

Los molariformes inferiores están menos comprimidos anteroposteriormente que *Lagostomus incisus*, y levemente menos que en *L. euplasius* y *Lagostomus* sp. nov. A.; asemejándose a *L. antiquus* y *L. egenus*.

Comentarios: El material tipo de *Lagostomus debilis* proviene de los pisos “bonaerense” y “lujanense” (*sensu* Ameghino, 1889). El tipo de “*L. minimus*” proviene del “piso ensenadense” (*sensu* Ameghino, 1889). El tipo de “*L. heterogenidens*” provienen del “piso bonaerense”. Solo el MLP Pv 91-IV-35-2 y MLP Pv 00-IX-6-1 tienen procedencia estratigráfica conocida (Pleistoceno y Ensenadense, respectivamente).

Las proporciones de los molariformes de esta especie son similares a los de *L. euplasius*, siendo levemente menos comprimidos anteroposteriormente que los de esta última especie. *Lagostomus debilis* se diferencia además de *L. euplasius* por poseer esmalte de color blanco en los incisivos.

El material referido a esta especie proviene de niveles de la misma edad que *Lagostomus cavifrons* pero es de tamaño menor y presenta molariformes superiores menos comprimidos anteroposteriormente e inferiores más comprimidos anteroposteriormente, por lo que *L. debilis* representa claramente una especie diferente.

***Lagostomus cavifrons* Ameghino, 1889**

figuras 4.30, 4.31

1889 *Lagostomus cavifrons* Ameghino, 1889: 180-182, lám. 8, fig. 2.

Holotipo: MACN A 1651 (figurado por Ameghino, 1889, lámina 8, figura 2), cráneo incompleto con ambos incisivos y P4-M3 derechos e izquierdos, mandíbula izquierda con incisivo y p4-m3, elementos poscraneanos (ver Comentarios, más abjo).

Material referido: El holotipo y MACN A 2175, cráneo incompleto con ambos incisivos y P4-M3 derechos e izquierdos, mandíbula con incisivo y p4-m3; MLP Pv 52-IX-30-36, cráneo incompleto con P4-M3 derechos; MLP Pv 52-X-2-18, fragmento de paladar con P4-M2 derechos y P4-M1 izquierdos, mandíbula derecha con p4-m3, P4-M3 derechos, tres molares superiores aislados, bulla timpánica y mastoideo derechos, vértebra cervical, escapula dos húmeros izquierdos, tres húmeros derechos, dos ulnas izquierdas y dos derechas, cuatro fragmentos de radio, metacarpales III, IV y V, fémur izquierdo y derecho, patela, tibia izquierda y derecha, dos calcáneos izquierdos y tres derechos, astrágalo izquierdo y derecho, elementos tarsales distales, tres metatarsales III, dos metatarsales IV, falanges del acropodio posterior; MLP Pv 52-X-5-9, cráneo bastante completo con ambos incisivos, P4-M3 derechos, P4-M2 izquierdos, porción sinfisaria de ambas mandíbulas con ambos incisivos rotos, p4-m1 derechos, p4-m2 izquierdos, atlas, axis, y fémur izquierdo; MLP Pv 91-IV-30-17, fragmento posterior de cráneo, fragmento sinfisario mandibular, fragmentos de mandíbulas izquierda y derecha con p4-m3, fragmentos de incisivos inferiores, fragmentos de húmero, ulna y radio; MLP Pv 96-VIII-4-9, paladar con P4-M3 derecho e izquierdo; MLP Pv 16, fragmento de paladar con P4-M3 izquierdo, fragmento occipital del cráneo y vértebra lumbar.

Procedencia geográfica: Provincias de Buenos Aires y Santa Fe. MLP Pv 96-VIII-4-9 y MLP Pv 16 provienen de Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires. MLP Pv 52-X-2-18 y MLP Pv 91-IV-30-17 provienen de Punta Hermengo, provincia de Buenos Aires. MLP Pv 52-X-5-9 de Las Rocas, Miramar, provincia de Buenos Aires. MACN A 1651 y 2175 provienen de La Plata, provincia de Buenos Aires (Ameghino, 1889). MLP Pv 52-IX-30-36 de La Salada, río Carcarañá, provincia de Santa Fe.

Procedencia estratigráfica y edad: Ensenadense a Bonaerense (Pleistoceno temprano a medio). Del material colectado en Centinela del Mar, MLP Pv 96-VIII-4-9 proviene del término C1 de Kraglievich (1959), referible al Bonaerense (ver Cenizo, 2011), y MLP Pv 16 de niveles indeterminados de la Formación Pampeano, aunque por su color oscuro y aspecto vítreo podría provenir tanto de la facie A (Ensenadense) como I (Bonaerense) (ver Cenizo, 2011). MLP Pv 91-IV-30-17 del nivel b (Ensenadense) y MLP Pv 52-X-2-18 proviene del Bonaerense (originalmente Belgranense) de Punta

Hermengo. MLP Pv 52-IX-30-36 del “prebonaerense”. MLP Pv 52-X-5-9 del Ensenadense. MACN A 1651 y 2175 provienen del “belgranense”.

Diagnosis original: “Cráneo algo más largo pero más angosto que la especie actual. Región parietal más corta. Región occipital más alta. Nasaes más cortos que en *L. maximus*. Molares inferiores de menor diámetro transversal que en *L. maximus*” (Ameghino, 1889: 180-182).

Diagnosis enmendada: Lagostomino de tamaño mediano a grande, mayor que *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla*, *L. antiquus*, *L. laminosus* y *L. euplasius*; siendo su tamaño levemente mayor que *L. incisus*, *L. compressidens* y *L. egenus*, y semejante a *L. maximus*. Maxilares con una leve depresión entre los alvéolos de los molariformes y el contacto con los palatinos, asemejándose a *L. maximus*. Maxilares y palatinos formando el paladar en la misma proporción, como en *Lagostomus maximus*. El cemento de los hipoflexos e hipofléxidos está ausente, como en *L. maximus*. Molariformes superiores más comprimidos anteroposteriormente que en *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. debilis* y *L. maximus**. Láminas de los molariformes superiores formando un ángulo menos agudo respecto del plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. euplasius* y *L. incisus*. Molariformes inferiores menos comprimidos anteroposteriormente que en *Lagostomus incisus*, *L. laminosus*, *L. euplasius*, *L. egenus*, *L. debilis*, *L. antiquus* y *Lagostomus* sp. nov. A. Láminas de los molariformes inferiores formando un ángulo menos agudo respecto del plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. euplasius* y *L. incisus*. Húmero sin foramen supracondiloideo.

El rasgo indicado con un asterisco corresponde a la autapomorfía surgida en el análisis cladístico (Capítulo 5).

Descripción:

Cráneo (figura 4.30a, b, e). Los nasaes alcanzan posteriormente los procesos dorsales de los premaxilares, como en *Lagostomus maximus* y *L. compressidens*.

Los procesos palatinos posteriores de los premaxilares están al mismo nivel del diastema o sobresalen ventralmente, como en *Lagostomus maximus*, *L. compressidens*, *L. euplasius* y *L. pretrichodactyla*.

Los maxilares presentan una leve depresión entre los alvéolos de los molariformes y la sutura con los palatinos, como en *L. maximus*.

Maxilares y palatinos forman el paladar aproximadamente en la misma proporción, como en *L. maximus*.

Los palatinos presentan un proceso medio posterior bien desarrollado como en las demás especies del género.

Hay un canal suborbitario delimitado por una lámina ósea, como en las demás especies del género.

Las crestas temporales pueden ser más largas que la cresta sagital, como en hembras adultas de *L. maximus*; o las crestas temporales y sagital pueden ser de la misma longitud, como en machos adultos de *L. maximus*.

Dientes superiores (figuras 4.30a, e, 4.31a). Los incisivos tienen un mayor diámetro transversal en relación al tamaño del cráneo que en *L. maximus*, asemejándose a *L. compressidens*.

En el P4 la segunda lámina tiene un mayor diámetro transversal que la primera.

Los P4-M2 son muy similares en forma y tamaño, como en *Lagostomus maximus*.

La tercera lámina del M3 está más desarrollada que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla*, *L. antiquus* y *L. euplasius*.

Los molariformes superiores son más comprimidos anteroposteriormente que los de *Lagostomus maximus*, *L. debilis*, *L. compressidens* y *L. pretrichodactyla*; asemejándose a los de *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. incisus* y *L. euplasius*.

Las láminas de los molariformes superiores forman un ángulo mayor respecto del plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. incisus* y *L. euplasius*.

No hay cemento en los hipoflexos, como en *L. maximus*, diferenciándose de las demás especies de *Lagostomus*.

Mandíbula (figura 4.30c, d). El diastema es más corto que la serie molariforme, al igual que el resto de las especies de *Lagostomus*.

Carece de foramen mentoniano.

La muesca para la inserción del tendón de la porción anterior de músculo masetero medial se ubica entre el m1 y el m2.

El foramen mandibular se ubica en la porción lingual de la fosa retromolar, como en *L. maximus*.

Dientes inferiores (figuras 4.30c, 4.31b). Al igual que los superiores, los molariformes inferiores tienen un mayor diámetro transversal en relación al tamaño de la mandíbula que en *L. maximus*, asemejándose a *L. compressidens*.

Los molariformes inferiores son menos comprimidos anteroposteriormente y forman un ángulo menos agudo respecto del plano sagital que los de *Lagostomus incisus*, *L. euplasius*, *L. egenus*, *L. debilis*, *L. antiquus* y *Lagostomus* sp. nov. A; asemejándose a los de *L. maximus*, *L. compressidens* y *L. pretrichodactyla*.

No hay cemento en los hipofléxidos, como en *L. maximus*.

Poscráneo. El húmero carece de foramen supracondiloideo, como en *Lagostomus maximus*.

El calcáneo presenta una faceta sustentacular secundaria (Candela y Picasso, 2008), como en otras especies de *Lagostomus* (*L. maximus*, *L. incisus*, *L. euplasius*) y los chinchillinos vivientes (*Lagidium* y *Chinchilla*).

Otros elementos del esqueleto poscraniano no presentan diferencias significativas con las demás especies de *Lagostomus* con poscráneo conocido

Comentarios: Esta especie fue originalmente descrita por Ameghino (1889) para el “ piso Belgranense ” y Bonaerense inferior de La Plata, provincia de Buenos Aires. En este trabajo se refiere a *Lagostomus cavifrons* material procedente de las provincias de Buenos Aires y Santa Fe, de niveles asignados al Ensenadense-Bonaerense (Pleistoceno temprano-Pleistoceno medio).

El holotipo de *Lagostomus cavifrons* estuvo perdido (ver Mones, 1986) pero pudo ser localizado el material original figurado por Ameghino (1889), que correspondería al holotipo. Además, la descripción de Ameghino (1889) y la comparación de material referido por Ameghino (1889) a *Lagostomus cavifrons* depositado en el MACN, con material referido a *L. cavifrons* depositado en el MLP, permitió la asignación a esta especie del material estudiado en este trabajo.

***Lagostomus egenus* Ameghino, 1891**

figura 4.32

1891 *Lagostomus egenus* Ameghino, 1891b: 145, fig. 47.

Holotipo: MACN A 417, mandíbula derecha con incisivo y p4-m3 (figura 4.32).

Procedencia geográfica: La Plata, provincia de Buenos Aires.

Procedencia estratigráfica y edad: “ piso belgranense ” (Ameghino, 1891). Pleistoceno.

Diagnosis: “Talla comparable a la del *Lagostomus cavifrons*. Muelas inferiores colocadas en la mandíbula muy oblicuamente, con las láminas muy comprimidas de adelante hacia atrás y de gran diámetro transversal oblicuo. Incisivos superiores normales. Incisivos inferiores con la cara anterior esmaltada bilobada por un surco longitudinal profundo que la divide en dos partes que casi tienen la apariencia de dos dientes distintos.” (Ameghino, 1981b: 145).

Descripción:

Dientes superiores. A pesar de que Ameghino (1891) menciona en la diagnosis de la especie la presencia de incisivos superiores, el holotipo y único material conocido de *Lagostomus egenus* es una hemimandíbula derecha.

Mandíbulas (figura 4.32). La muesca para la inserción de la porción anterior del masetero medial se ubica entre el m1 y el m2. No hay foramen mentoniano. El diastema es más corto que la serie yugal.

Dientes inferiores (figura 4.32). El incisivo presenta un profundo surco en la cara anterior, que no parece ser una grieta del esmalte.

Las láminas de los molariformes inferiores forman un ángulo marcado con el plano sagital, asemejándose a *L. maximus*, *L. cavifrons*, *L. debilis*, *L. compressidens* y *L. pretrichodactyla*.

Los molariformes inferiores son muy comprimidos anteroposteriormente, más que en *L. maximus*, pero menos que en *L. incisus*; asemejándose a *L. euplasius*, *L. debilis* y *Lagostomus* sp. nov. A. La cara oclusal de los mismos está muy mal preservada.

Comentarios: Esta especie es conocida solo por el holotipo, y se diferencia del resto de las especies por poseer un surco longitudinal en la cara anterior de los incisivos inferiores. Este rasgo fue mencionado también por Ameghino (1883) para *Lagostomus antiquus*, pero en el holotipo de esta última no se reconoce dicho carácter. Este rasgo no

se ha observado en otros roedores caviomorfos y es posible que se trate de una anomalía individual.

Lagostomus egenus comparte varios caracteres con otras especies del género, como *L. incisus* (dientes molariformes muy comprimidos anteroposteriormente) y *L. cavifrons* y *L. maximus* (tamaño), por lo que el único carácter que permite distinguirla es el surco en el incisivo inferior.

Nuevos hallazgos de material mejor preservado permitirían corroborar la validez de la especie y evaluar el valor del surco longitudinal en la cara anterior de los incisivos inferiores como un carácter diagnóstico.

“*Lagostomus striatus*” Ameghino, 1891 *nomen dubium*

1891 *Lagostomus striatus* Ameghino, 1891: 245.

Holotipo: MACN A-813, elementos del poscráneo. Posiblemente no se trate del holotipo (ver comentarios).

Distribución geográfica y edad: Piso Bonaerense (Pleistoceno). La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina.

Diagnosis: “tamaño similar a *Lagostomus maximus*, molariformes muy comprimidos anteroposteriormente y de gran diámetro transversal, cara anterior de los incisivos muy estriados longitudinalmente.” Ameghino (1891:245).

Comentarios: La diagnosis de Ameghino de “*Lagostomus striatus*” incluye rasgos similares a los observados en *Lagostomus incisus*, del Plioceno de la provincia de Buenos Aires, que también presenta molariformes muy comprimidos anteroposteriormente, aunque su tamaño es menor que el de *L. maximus*.

El ejemplar MACN A-813, identificado *in schedis* como holotipo de “*Lagostomus striatus*”, no correspondería en realidad al material tipo ya que el MACN A-813 incluye solo elementos del poscráneo de tamaño mucho menor al de adultos de *L. maximus*, mientras que Ameghino (1891) describió cráneos de tamaño similar a la especie viviente. Además, no pudieron hallarse restos craneanos referidos a esta especie.

Por lo tanto, no existen rasgos que permitan mantener la validez de “*Lagostomus striatus*”.

Lagostomus maximus (Desmarest, 1817)

figuras 4.22a, 4.23c, 4.33-4.35

1817 *Dipus maximus* Desmarest, 1817: 117; Blainville, 1820: 471.

1825 *Viscaccia americana* Schinz, 1825: 429

1828 *Lagostomus trichodactylus* Brookes, 1828: 96

1829 *Vizcacia pamparum* Schinz, 1829: 224

1842 *Chinchilla diana* Smith, 1842: 309

1889 *Lagostomus angustidens* Burmeister, 1866: 147 (*non* Moreno, 1888); Ameghino, 1889: 308.

1897 *Vizcacia maxima* (Blainville); Palmer, 1897

1910 *Lagostomus maximus* (Desmarest); Thomas, 1910: 245; Hollister, 1914: 58.

1881 *Lagostomus fossilis* Gervais y Ameghino, 1880: 62; Ameghino, 1881 1: 622, 2: 80; Ameghino, 1889: 308.

1996 *Lagostomus crassus* Thomas, 1910: 246; Jackson, Branch y Villarreal, 1996: 5.

Holotipo: el ejemplar tipo no está designado (ver Jackson et al., 1996).

Material referido: MACN 2373 (tipo de *Lagostomus angustidens*), mandíbula izquierda con incisivo y serie dentaria completa; MLP Pv 15-235, cráneo incompleto con ambas series P4-M3; MLP Pv 15-237, porción anterior de cráneo con ambos incisivos y series P4-M3; MLP Pv 15-239, cráneo parcialmente completo con ambos incisivos y series P4-M3; MLP Pv 15-240, cráneo parcialmente completo con ambos incisivos superiores y P4-M1 izquierdos; MLP Pv 80-VIII-13-58, dos mandíbulas derechas, dos mandíbulas izquierdas, otros restos fragmentarios; MLP Pv 81-VIII-20-1, p4-m3 izquierdos, incisivo asociado; MLP Pv 86-VI-23-32, paladar con P4-M2 derecho e izquierdo; MLP Pv 96-XII-1-5, cráneo incompleto con P4-M1 derechos y ambos incisivos; MLP Pv 96-XII-1-29, paladar con P4-M3 derechos y M1-M3 izquierdos; MLP Pv 158, cráneo y esqueleto incompleto; MLP Pv 29, fragmento de cráneo con ambos I, P4-M2 der, mandíbulas con ambos i y p4-m3, axis, 6 vértebras cervicales, 6 vértebras torácicas, tres vértebras lumbares, 13 fragmentos de costillas, escápula izquierda, dos húmeros derechos, ulna derecha, fémur derecho, calcáneo derecho, metatarsales III y IV izquierdos; MLP Pv s/n, cráneo y esqueleto incompleto.

Procedencia geográfica: Provincia de Buenos Aires (ver figura 1.4). Los ejemplares MACN Pv 2373, MLP Pv 15-235, 15-237, 15-239 y 15-240 sin procedencia precisa. MLP Pv 86-VI-23-32 de Centinela del Mar. MLP Pv 81-VIII-20-1 de Punta Hermengo. MLP Pv 80-VIII-13-58 de Paso Otero. MLP Pv 29 entre San Eduardo y Marquesado. MLP Pv 96-XII-1-29 de Paso del Médano, río Quequén Salado.

Provincia de Córdoba. MLP Pv 96-XII-1-5 de Río Tercero, Bell Ville.

Procedencia estratigráfica y edad: Edad Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) a la actualidad (e.g. Cione y Tonni, 1999).

MLP 86-VI-23-32 de Formación Pascua, Lujanense (*sensu* Cenizo, 2011). MLP Pv 29 de Formación Arroyo Seco (Lujanense). MLP Pv 80-VIII-13-58 del Miembro Guerrero de la Formación Luján (Lujanense). MLP Pv 96-XII-1-29 de la Formación Luján. MLP Pv 81-VIII-20-1 de sedimentos lujanenses.

MLP Pv 52-X-2-18, MLP Pv 158 de sedimentos pleistoceno-holocenos.

MLP Pv 96-XII-1-5 de sedimentos platenses. MLP Pv 15-235, 15-237, 15-239, 15-240 de “Formación Postpampeana”.

Diagnosis enmendada: Lagostomino de tamaño grande; mayor que la mayoría de las especies fósiles, asemejándose al tamaño de *Lagostomus cavifrons*. Maxilares con una depresión entre los alvéolos de los molares y los palatinos. Paladar formado por maxilares y palatinos aproximadamente en la misma proporción. Molariformes superiores más perpendiculares al plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. euplasius* y *L. incisus*; y menos comprimidos anteroposteriormente que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. euplasius*, *L. incisus* y *L. cavifrons*. Molariformes inferiores más perpendiculares al plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. euplasius* y *L. incisus*; y menos comprimidos anteroposteriormente que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. laminosus*, *L. antiquus*, *L. euplasius*, *L. debilis*, *L. egenus* y *L. incisus*. Cemento en los hipoflexos e hipofléxidos reducido o ausente en adultos, asemejándose a *L. cavifrons*. Húmero sin foramen entepicondiloideo (=supracondiloideo).

Descripción:

Cráneo. El dimorfismo sexual es muy marcado (ver Capítulo 3), siendo los machos adultos de tamaño grande, y las hembras adultas de tamaño mediano a grande.

Los nasales son del mismo largo que los frontales en estadios tempranos del desarrollo, levemente más largos que los frontales en juveniles y subadultos, y un 50% más largos que los frontales en adultos.

Los premaxilares y nasales alcanzan posteriormente en mismo nivel, al menos en la gran mayoría de los individuos estudiados; aunque se han observado excepciones en las que los premaxilares sobrepasan posteriormente a los nasales (ver Rovereto, 1914).

Las crestas temporales son bien marcadas y más largas que la cresta sagital en machos subadultos y hembras adultas; y aproximadamente del mismo largo que la cresta sagital en machos adultos.

Los arcos cigomáticos son subparalelos en vista dorsal en individuos juveniles, y convergen anteriormente en individuos adultos. La cara ventral del arco cigomático se proyecta ventralmente a la altura de la sutura maxilar-yugal.

El foramen interpremaxilar es grande y ancho en individuos juveniles, mientras que en adultos se hace más angosto, pudiendo estar totalmente cerrado.

Las apófisis palatinas posteriores de los premaxilares son fuertes y están al mismo nivel dorsoventral que el diastema, pudiendo sobresalir ventralmente al mismo.

El foramen incisivo es largo y angosto, ocupando menos de la mitad de la longitud del diastema.

El maxilar presenta en vista ventral una depresión suave antes de su unión con el palatino, como en *L. compressidens* y *L. cavifrons*.

Los palatinos presentan en vista palatal/ventral una apófisis media posterior bien desarrollada, como las demás especies del género.

El paladar está formado por maxilares y palatinos aproximadamente en la misma proporción.

Las bullas timpánicas son redondeadas en juveniles y elongadas lateroposterior- anteromedialmente en adultos.

La apófisis mastoidea está muy desarrollada. La cresta nugal continúa por la apófisis mastoidea, que es continua con una cresta del proceso paraoccipital.

Dientes superiores (figuras 4.33a, b y 4.35a). La primer y segunda láminas de los molariformes superiores son aproximadamente iguales. Solo en el P4 la lámina posterior es levemente subtriangular.

La lámina anterior está levemente proyectada labialmente en los M1-M3.

La tercera lámina del M3 está más desarrollada que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla*, *L. antiquus* y *L. euplasius*.

El esmalte es muy delgado o ausente en la cara labial de los molariformes superiores.

Los molariformes son menos comprimidos anteroposteriormente que en *L. incisus*, *Lagostomus* sp. nov. A, *L. euplasius*, *L. antiquus* y *L. cavifrons*; asemejándose a *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens* y *L. debilis*.

Las láminas de los molariformes son más perpendiculares con respecto del plano sagital que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. incisus*, *L. euplasius*; asemejándose a *L. pretrichodactyla*, *L. antiquus*, *L. compressidens* y *L. cavifrons*.

En individuos juveniles hay cemento en los hipoflexos (figura 4.33a y b), pero en adultos el cemento es vestigial o ausente.

En individuos neonatos con el M3 sin desgaste (figura 4.33a y b), pueden diferenciarse cúspides; lo que permitió establecer homologías con los lofos de otros caviomorfos. En el M3 del ejemplar MACN Mz 49.238 se diferencia un protocono anterolingual, posteriormente se observa un paracono unido al hipocono por una cresta oblicua que correspondería al protolofo+muro+brazo anterior del hipocono. Estas dos estructuras (protocono y paracono+hipocono) están separadas por el paraflexo+hipoflexo. Posteriormente al paracono existe un metacono muy reducido, separado del paracono por el mesoflexo/metaflexo que se abre lingual y labialmente. En la porción más posterior del diente se observa el posterolofo, separado del resto por un corto posteroflexo que tiene una abertura tanto labial como lingual. Por lo tanto, el primer lofo del M3 de un adulto correspondería al protocono+anterolofo, el segundo lofo a la unión del paracono+hipocono, y finalmente el tercer lofo corresponde al posterolofo posiblemente unido al metacono. Los dos flexos del M3 adulto serían homólogos al hipoflexo+paraflexo (anterior) y mesoflexo/metaflexo (posterior). En los P4-M2 del ejemplar MACN Mz 49.238 se observa un desgaste mayor, diferenciándose dos láminas o lofos, similares a los de individuos adultos. La lámina anterior corresponde al anterolofo y la posterior al posterolofo.

Mandíbula. El diastema es más corto que la serie yugal. No hay foramen mentoniano. La muesca para el tendón de la porción infraorbital del masetero medial se sitúa entre el m1 y el m2, a una altura media en la mandíbula. La cresta masetérica es muy débil. El foramen mandibular se encuentra en la porción más lingual de la fosa retromolar, como

en las demás especies del género. El proceso coronoideo es reducido y más bajo que el cóndilo mandibular, estando a la altura de la serie yugal. El proceso angular se extiende hacia atrás, excediendo levemente el nivel proceso postcondiloideo.

Dientes inferiores (figuras 4.33c, d y 4.35b). Los molariformes son menos comprimidos anteroposteriormente que en *L. incisus*, *L. egenus*, *L. debilis*, *L. euplasius*, *L. antiquus*, *L. laminosus* y *Lagostomus* sp. nov. A; asemejándose a *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens* y *L. cavifrons*.

Las láminas de los molariformes inferiores forman un ángulo menos agudo que en *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. incisus* y *L. euplasius*; asemejándose a *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*.

Hay cemento en el hipofléxido en individuos juveniles (figuras 4.33c y d), pero es vestigial o desaparece completamente en individuos adultos.

En individuos neonatos con el m3 sin desgaste (MACN Mz 49.238) se observan dos cúspides que en este trabajo son consideradas protocónido (la anterior) e hipocónido (la posterior) (ver figura 4.33c y d). Separando ambas cúspides se observa un fléxido que correspondería a la unión hipofléxido+metafléxido, y que solo abre labialmente. En los p4-m2 del mismo individuo se observa el patrón presente en el adulto, con dos láminas o lófidos paralelos y unidos lingualmente, de las cuales la anterior correspondería al anterolófido (metalofúlido I), posiblemente fusionado con el metalofúlido II y el hipolófido, mientras que la posterior correspondería al posterolófido.

Poscráneo. El húmero carece de canal supracondiloideo (Kraglievich, 1926; ver figura 4.22a), a diferencia de *L. euplasius* y *L. incisus* (Kraglievich, 1926; Rasia y Candela, 2013a).

El calcáneo presenta una faceta accesoria (figura 4.23c) situada distalmente a la faceta sustentacular (Candela y Picasso, 2008), al igual que otras especies fósiles del género como *L. incisus*, *L. euplasius* y *L. cavifrons* (ver más arriba) y que los Chinchillinae vivientes (Candela y Picasso, 2008).

Otros rasgos poscraneanos no presentan diferencias marcadas con las demás especies de *Lagostomus* con poscráneo conocido; pero es necesario un estudio más detallado del esqueleto poscraneano.

Comentarios: El registro fósil más antiguo de la especie viviente, *Lagostomus maximus*, corresponde al Piso/Edad Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno; Cione y Tonni, 1999). Se han hallado restos de *L. maximus* en sedimentos lujanenses de Buenos Aires (e.g. Ameghino, 1889; Prado et al., 1989; Deschamps y Borrromei, 1992; Lezcano et al., 1992) y Santa Fe (Ameghino, 1889; ver figura 1.4) en Argentina, en Ñuapua, Bolivia (Marshall y Sempere, 1991; ver figura 1.3), y en la Formación Dolores, Uruguay (Ubilla y Rinderknecht, 2014). Existe un registro de *Lagostomus cf. maximus* para el Pleistoceno tardío del sur de Brasil (Kerber et al., 2011; figura 1.3). Además, son frecuentes los hallazgos de restos de *L. maximus* en sitios arqueológicos de edad Pleistoceno tardío-Holoceno en la provincia de Buenos Aires (e.g. Gomez et al., 1999; Quintana y Mazzanti, 2011).

Jones (1956) menciona restos de *Lagostomus maximus* sin procedencia estratigráfica precisa para el Departamento de Canelones, Uruguay. Si bien las vizcachas no habitan el territorio uruguayo en la actualidad, restos fósiles de lagostominos se registran desde el Mioceno tardío hasta el Pleistoceno tardío en Uruguay (Francis y Mones, 1965, 1966, 1968, y literatura allí citada).

Durante el Piso/Edad Platense (Holoceno, desde 7000 años antes del presente hasta el Siglo XVI), *Lagostomus maximus* fue muy abundante en la Región Pampeana, con registros en las provincias de Buenos Aires, Santa Fe y Córdoba (Ameghino, 1889), incluyendo restos en numerosos sitios arqueológicos de la provincia de Buenos Aires (e.g. Mazzanti y Quintana, 1997; Quintana y Mazzanti, 2011).

Subfamilia CHINCHILLINAE Pocock, 1922

Caracterización (modificada de Bondesio et al., 1975): Los chinchillinos presentan molariformes compuestos por tres lofos/lófidios* (45:1), de forma laminar recta o curva; el cemento entre las láminas es muy reducido o está ausente* (47:4); incisivo superior excluido de la fosa masetérica del rostro* (3:1); raíz del incisivo inferior debajo del m2* (41:1); las bullas timpánicas son infladas; bullas mastoideas presentes; el seno epitimpánico es visible en la parte dorsal del cráneo* (24:1); región mastoidea globosa y su porción inferior adosada a la bulla timpánica; el foramen incisivo está muy desarrollado, ocupando más de la mitad del diastema; cresta sagital ausente* (30:1);

foramen mentoniano pequeño; inserción del tendón del masetero debajo del m1* (33:1); cuatro dedos (dígitos II a V) en los miembros posteriores.

Las sinapomorfias de la subfamilia, surgidas del análisis filogenético (Capítulo 5), están indicadas con un asterisco, y caracteres y sus estados figuran entre paréntesis.

Comentarios: Como se aclaró más arriba para la subfamilia Lagostominae, aquí se brinda una caracterización de la subfamilia Chinchillinae basada en caracteres óseos y no una diagnosis enmendada de la subfamilia, ya que la diagnosis original está basada principalmente en caracteres de la anatomía blanda (ver Pocock, 1922).

Género *Lagidium* Meyen, 1933

1782 *Lepus*. Molina, 1782. partim, non *Lepus* Linnaeus, 1758.

1933 *Lagidium* Meyen, 1933.

Especie tipo: *Lepus viscacia* Molina, 1782.

Distribución geográfica y edad: Pleistoceno de Bolivia. Holoceno tardío de Catamarca, Argentina. Actualidad en Argentina, Bolivia, Chile, Perú y Ecuador.

Especies incluidas: *Lagidium viscacia*, *L. peruanum*, *L. wolffsohni* y *L. ahuaacaense*.

Lagidium sp.

2012 *Lagidium* sp. Ortiz, Jayat, Nasif, Teta y Haber, 2012: 256, Fig. 3c.

Material referido: TC1 108, ambos maxilares sin dientes.

Procedencia geográfica: Tebenquiche Chico, provincia de Catamarca (figura 1.4).

Procedencia estratigráfica y edad: Holoceno tardío; posiblemente entre los siglos IV y XII (Ortiz et al., 2012).

Comentarios: Registros del género *Lagidium* ya eran conocidos para el Pleistoceno de Bolivia (Marshall y Sempere, 1991). El resto asignado a *Lagidium* sp. (TC1 108) por Ortiz et al. (2012) constituye el primer registro fósil del género para la Argentina.

Género *Chinchilla* Bennett, 1829

- 1782 *Mus*. Molina, 1782: 301. partim, non *Mus* Linnaeus, 1758.
1808 *Lemmus*. Tiedemann, 1808: 476. partim, non *Lemmus* Link, 1795.
1803 *Cricetus*. E. Geoffroy St.-Hilaire, 1803: 197. partim, non *Cricetus* Leske, 1779.
1827 *Aulacodus*. Kaup, 1827: col. 1211. non *Aulacodus* Temminck, 1827: 245.
1829 *Chinchilla* Bennett, 1829: 1.
1830 *Eriomys* Lichtenstein, 1830: pl. 28.
1830 *Callomys* d'Orbigny y I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1830: 289. partim.
1830 *Lagostomus*. Cuvier, 1830: pl. 64. non *Lagostomus* Brookes, 1828.

Especie tipo: *Mus laniger* Molina, 1782

Distribución geográfica y edad: Holoceno tardío de Catamarca, Argentina. Actualidad en Argentina, Chile, Bolivia y Perú.

Especies incluidas: *Chinchilla chinchilla* y *C. laniger*.

Chinchilla chinchilla (Lichtenstein, 1829)

- 1829 *Eriomys chinchilla* Lichtenstein, 1829
1848 *Chinchilla brevicaudata* Waterhouse, 1848
2012 *Chinchilla chinchilla* (Lichtenstein). Ortiz, Jayat, Nasif, Teta y Haber, 2012: 256, Figs. 3a, 3b.

Material referido: TC1 171, maxilar derecho con P4-M3; TC1 170, fragmento de mandíbula izquierda con p4-m2 y fragmento de mandíbula izquierda con p4-m3.

Procedencia geográfica: Tebenquiche Chico, provincia de Catamarca (figura 1.4).

Procedencia estratigráfica y edad: Holoceno tardío; posiblemente entre los siglos IV y XII (Ortiz et al., 2012).

Comentarios: Los restos asignados a *Chinchilla chinchilla* (TC1 170 y 171) por Ortiz et al. (2012) representan el primer registro fósil del género viviente *Chinchilla*, y fueron hallados dentro del área de distribución actual de la especie.

4.3. Estudio cuantitativo de las especies de *Lagostomus*

Para el análisis cuantitativo de las especies del género *Lagostomus* se utilizaron dos medidas, el diámetro anteroposterior (DAP) y diámetro transverso (DT) de cada uno de los molariformes (figura 2.4), y se realizaron dos análisis de componentes principales (ACP) independientes, uno para los dientes superiores y otro para los inferiores. Se analizaron separadamente las denticiones superior e inferior debido a que raramente se hallan fragmentos craneanos y mandibulares asociados. La metodología utilizada fue detallada en el Capítulo 2.

Se incluyeron todas las especies para las que se conocen denticiones completas o incompletas pero con al menos dos dientes asociados; por lo que *Lagostomus laminosus* no fue incluida ya que solo se conoce por molares inferiores aislados.

Se incluyeron individuos adultos, subadultos y juveniles de la especie viviente *Lagostomus maximus* para tener en cuenta la variación ontogenética intraespecífica.

ACP de los molariformes superiores (figura 4.37). El componente principal 1 (CP1) representa principalmente la variación en tamaño, ya que todas las variables tienen cargas altas y positivas. Los individuos menores se ubican hacia los negativos y los mayores hacia los positivos. Las especies mayores son *Lagostomus incisus*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*.

El CP2 representa principalmente el grado de compresión anteroposterior de los molariformes, habiendo una mayor variación desde el M1 al M3. Las variables con una carga positiva mayor son el DAP del P4, M1 y M2, y el DT del M3 con una alta carga negativa. La especie con molariformes más comprimidos es *Lagostomus incisus*; le siguen *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. euplasius* y *L. cavifrons*. Las demás especies (*L. pretrichodactyla*, *L. debilis* y *L. maximus*) no presentan una diferenciación marcada, pero para individuos de un mismo tamaño de diferentes especies el grado de compresión anteroposterior varía de una especie a otra.

ACP de los molariformes inferiores (figura 4.37). El CP1 representa esencialmente cambio de tamaño, ya que hay una alta carga positiva para todas las variables; con los individuos más pequeños hacia los negativos y los más grandes hacia los positivos.

El CP2 representa variaciones en el grado de compresión de los molariformes, principalmente del m2 y m3. Las mayores cargas positivas corresponden al DAP del m1 y m2, y la mayor carga negativa corresponde al DT del m3. La especie que presenta los

molariformes más comprimidos anteroposteriormente, *Lagostomus incisus*, se encuentra en los valores negativos del CP2; cercanas al cero del CP2 se encuentran *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. euplasius*, *L. debilis* y *L. egenus*. Las especies con menor compresión anteroposterior de los molariformes son *L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*.

Por otra parte, se realizaron ocho (8) gráficos bivariados correlacionando el diámetro transversal (DT) y anteroposterior (DAP) de cada molariforme, donde se incluyeron ejemplares muy incompletos, con solo una pieza dentaria.

Molariformes superiores: todas las especies de *Lagostomus* muestran similares proporciones en sus molariformes superiores, con leves diferencias (figura 4.38). *Lagostomus maximus*, *L. cavifrons*, *L. compressidens* y *L. incisus* son las especies de mayor tamaño y con mayor DT, pero *L. incisus* presenta un DAP menor que las demás especies. El resto de las especies son de menor tamaño, siendo *L. pretrichodactyla*, *L. euplasius* y *L. debilis* muy similares en sus proporciones, aunque *L. euplasius* presenta mayores valores de DT y menores de DAP. *Lagostomus* sp. nov. A y *L. antiquus* son las especies más pequeñas, asemejándose a individuos juveniles de *L. maximus*, pero *Lagostomus* sp. nov. A muestra un menor DAP.

Molariformes inferiores: Hay una mayor diferenciación entre especies que la observada en los molariformes superiores (figura 4.39). *Lagostomus incisus* es claramente diferenciable del resto de las especies, con un DAP mucho menor. También hay una mayor diferenciación, comparado con los molariformes superiores, entre *L. pretrichodactyla*, *L. euplasius* y *L. debilis*, teniendo *L. euplasius* un DT mayor que *L. pretrichodactyla*, y levemente menor DAT que *L. debilis*.

Lagostomus maximus, *L. cavifrons* y *L. compressidens* tienen un DAP mayor que el resto de las especies, en relación al DT.

Lagostomus egenus tiene un DT similar a *L. maximus*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. incisus*, pero el DAP es levemente menor que en *L. maximus*, *L. compressidens* y *L. cavifrons*.

4.4. Resumen sistemático de los Chinchillidae fósiles de Argentina

Chinchillidae indet. 1

“*Eoviscaccia*”

“*E.*” *australis*

“*Eoviscaccia*” sp.

Prolagostomus

Pr. pusillus (= *Pr. divisus*, = *Pr. profluens*, = *Pr. imperialis*, = *Pr. lateralis*, = *Pr. primigenius*)

nueva sinonimia

Pr. obliquidens

Pr. rosendoi

Prolagostomus sp. 1 (ver Kramarz, 2002)

“*Pliolagostomus*”

“*Pl.*” *notatus* (= *Prolagostomus amplus*) **nueva sinonimia**

“*Pl.*” *friasensis*

Lagostomus

Lagostomus **sp. nov. A**

L. pretrichodactyla (= *Viscaccia angulata*, = *V. insolita*; Marshall y Patterson, 1981)

L. antiquus

L. laminosus

“*L. pallidens*” **nomen vanum** (Nasif et al., 2013)

L. incisus (= *L. spicatus*; Rasia y Candela, 2013a)

L. compressidens (= *V. indefinita*) **nueva sinonimia**

L. euplasius (= *Viscaccia definita*, = *V. loberiaense*, = *V. chapalmalense*) **nueva sinonimia**

“*Viscaccia arcuata*” **nomen dubium**

L. cavifrons

L. debilis (= *L. minimus*, = *L. heterogenidens*) **nueva sinonimia**

L. egenus

“*Lagostomus striatus*” **nomen dubium**

L. maximus (= *L. angustidens*; Ameghino, 1889)

Lagidium

Lagidium sp.

Chinchilla

Ch. chinchilla

Capítulo V - Evolución y filogenia

*“En la naturaleza nunca vemos nada aislado, sino todo en conexión con algo más que
está delante, al lado, debajo y por encima”*

Johann Wolfgang von Goethe

Capítulo V - Evolución y filogenia

En este capítulo se analizan las relaciones filogenéticas de las especies vivientes y fósiles de la familia Chinchillidae a través de un análisis cladístico. Como marco de referencia se brinda además una breve revisión acerca de cuáles fueron las hipótesis previas sobre las relaciones filogenéticas de los chinchíllidos con otros grupos de caviomorfos, así como de aquellas referidas a las relaciones dentro de la familia.

5.1. Hipótesis filogenéticas previas

La superfamilia Chinchilloidea

Kraglievich (1940) incluyó en una superfamilia, que denominó Chinchilloidea, a las familias Chinchillidae y Neoepiblemidae, esta última completamente extinta (Oligoceno tardío-Plioceno tardío) y que incluye, según diversos autores, a los géneros *Perimys*, *Scotamys*, *Neoepiblema* (= *Euphilus*), *Eusigmomys* y *Phoberomys* (= *Dabbenea*) (e.g. Bondesio y Villanueva, 1988; Negri y Ferigolo, 1999; Kramarz, 2001b, 2002). Por otra parte, el neoepiblemido *Perimys* fue considerado como estrechamente relacionado con los chinchíllidos según estudios cladísticos (Kramarz, 2001b, 2005).

La familia Cephalomyidae (Oligoceno tardío-Mioceno tardío), sin representantes actuales, suele incluirse también dentro de la superfamilia Chinchilloidea (Landry, 1957; Vucetich, 1985, 1989; Dozo, 1995; Vucetich et al., 1999; Kramarz, 2001b). Por otra parte, hay estudios que agrupan a Cephalomyidae con el caviideo *Luantus*, aunque sostienen que se necesitan más evidencias para resolver la posición de esta familia (Kramarz, 2005). Cephalomyidae incluye a los géneros *Cephalomys*, *Cephalomyopsis*, *Litodontomys*, *Soriamys* y *Banderomys* (e.g. Vucetich, 1985; Kramarz, 2001b, 2005).

La familia Dinomyidae, registrada desde el Oligoceno tardío, cuenta con una sola especie viviente (*Dinomys branickii*), aunque estuvo muy diversificada en el Mioceno tardío (Nasif, 2010). Ha sido incluida dentro de la superfamilia Chinchilloidea, pero también en las superfamilias Caviioidea y Erethizontoidea (Eisenberg, 1981) o incluso en una superfamilia propia, los Dinomyoidea (White y Alberico, 1992). Recientemente, estudios moleculares sugirieron una estrecha relación entre las familias Chinchillidae y Dinomyidae (Spotorno et al., 2004b), aunque análisis cladísticos incluyendo formas fósiles vinculan a los Dinomyidae con los Erethizontidae (Nasif, 2009).

El heptaxodóntido *Amblyrhiza* fue relacionado con los chinchilloideos debido a su similar anatomía basicraneana (MacPhee, 2011), sugiriendo que la familia Heptaxodontidae no es monofilética.

Actualmente, coincidiendo con algunas de las propuestas tradicionales, se considera que la superfamilia Chinchilloidea incluye a las familias Chinchillidae, Cephalomyidae y Neopiblemidae (e.g. Sánchez Villagra et al., 2003; Kramarz et al. 2013).

Existen chinchilloideos *incertae sedis* que no han podido ser incluidos en ninguna familia, como *Loncolicu tretos*, del Oligoceno tardío de la provincia del Chubut (Vucetich et al., 2014) y *Garridomys curunuquem*, del Mioceno temprano de la provincia del Neuquén (Kramarz et al., 2013). *Loncolicu* presenta una gran afinidad con *Garridomys* y probablemente estos géneros representen linajes cercanamente relacionados entre sí (Vucetich et al., 2014). En *Garridomys* se observan caracteres que podrían ser considerados como primitivos dentro de la superfamilia, presentando también ciertas similitudes con “*Eoviscaccia*”, por lo que podría ser un miembro basal de la radiación de los chinchíllidos (Kramarz et al., 2013).

La familia Chinchillidae

Las relaciones entre ambas subfamilias de chinchíllidos (i.e. Chinchillinae y Lagostominae) no son claras (e.g. Kramarz et al., 2013).

Como se mencionó anteriormente, el registro más antiguo de Chinchillinae data del Mioceno temprano de Chile. Este chinchillino está representado por un fragmento de maxilar con P4-M1 derechos cuya morfología dentaria, con tres láminas, muestra el patrón característico de los géneros vivientes *Lagidium* y *Chinchilla* (Flynn et al., 2002).

El género “*Eoviscaccia*” es el más antiguo chinchíllido (representado desde el Oligoceno temprano de Chile; Bertrand et al., 2012) y se ha considerado tradicionalmente como un Lagostominae (e.g. Vucetich, 1989; Kramarz, 2001a) ya que presenta el típico patrón dentario de esta subfamilia, con molariformes reducidos a solo dos láminas, exceptuando el M3 que tiene tres láminas.

Las relaciones intergenéricas dentro de los lagostominos también son inciertas, pero algunas hipótesis se han formulado al respecto.

Prolagostomus fue considerado como el ancestro directo de *Lagostomus* (Ameghino, 1987; Scott, 1905). Posteriormente, Ameghino (1889) señaló un mayor parecido entre “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus* que con *Prolagostomus*.

Scott (1905) se refirió a “*Pliolagostomus*” como un miembro “aberrante” de la familia que no dejó descendientes. Según Vucetich (1984) “*Pliolagostomus*” estaría más cercano al ancestro común de *Lagostomus* y “*Lagostomopsis*” que *Prolagostomus*, ya que en la línea “*Pliolagostomus*”–“*Lagostomopsis*”–*Lagostomus* observa una tendencia al aumento de tamaño, al adelgazamiento de las láminas y de la capa de cemento interlaminar, y hacia el mayor desarrollo del 3° prisma del M3.

“*Eoviscaccia*” *boliviana* fue considerado el más primitivo de los chinchillidos (e.g. Vucetich, 1989).

“*Eoviscaccia*” estaría incluido, según Bertrand et al. (2012), en el clado pan-Chinchillidae, siendo un género basal al resto de los chinchillidos.

Prolagostomus sp. 1 de la Formación Pinturas (Mioceno temprano temprano; provincia de Santa Cruz) representa un estado evolutivo intermedio, en cuanto a la distribución del esmalte en los molariformes superiores, entre “*Eoviscaccia*” *australis* y las especies santacrucenses de *Prolagostomus* (Kramarz, 2002).

Cabe destacar que hasta la realización del presente estudio no se habían efectuado análisis cladísticos que diluciden las relaciones entre los géneros fósiles y vivientes de la familia Chinchillidae. Aunque hay estudios que incluyen a los tres géneros vivientes (Kramarz, 2001b; Kramarz et al., 2013), o al menos a uno de ellos (Kramarz, 2005), siendo el trabajo de Kramarz et al. (2013) el único que incluye varios géneros vivientes y extintos de la familia (“*Eoviscaccia*”, *Prolagostomus*, *Lagostomus*, *Chinchilla* y *Lagidium*); en este último sus relaciones intergenéricas no son resueltas.

5.2. Análisis filogenético

5.2.1. Muestreo de taxones

Se seleccionó a *Steiomys duplicatus* (Erethizontoidea, Erethizontidae) como *outgroup*, para enraizar las diferentes topologías de los árboles más parsimoniosos, debido a que no pertenece a Chinchilloidea (e.g. Candela, 1999, 2000, 2004). La codificación de los estados de carácter de *Steiomys duplicatus* en el análisis cladístico

sigue principalmente a Candela (2000), Kramarz (2001b) y observaciones realizadas en estos estudios.

Cabe destacar que este estudio no pretende poner a prueba la monofilia de la familia Chinchillidae, sino que ésta es asumida *a priori*. Para evaluar la monofilia de Chinchillidae sería necesario incluir taxones pertenecientes a otras familias de Chinchilloidea como Neoepiblemidae, Dinomyidae y Cephlomyidae, así como taxones pertenecientes a otras superfamilias. También sería necesaria la inclusión de una mayor cantidad de caracteres cráneo-dentarios, poscraneanos y de la anatomía blanda.

Dentro de la familia Chinchillidae se incluyeron representantes de todos los géneros vivientes y fósiles (“*Eoviscaccia*”, *Prologostomus*, “*Pliolagostomus*”, *Lagostomus*, *Lagidium* y *Chinchilla*). Se analizaron los dos géneros vivientes de la subfamilia Chinchillinae incluyendo una especie de cada género (*Lagidium viscacia* y *Chinchilla laniger*) ya que las especies de cada uno de los mismos no presentan diferencias significativas en los caracteres analizados. Dentro de la subfamilia Lagostominae, se incluyeron gran parte de las especies del género fósil *Prologostomus* (se excluyó a la especie *Pr. obliquidens* por no haberse podido revisar el material tipo) y todas las especies de los géneros “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus* (incluyendo a “*Lagostomopsis*” como subgénero, ver Capítulo 4), así como a la especie viviente *Lagostomus maximus*. Se incluyeron también todas las especies del género “*Eoviscaccia*”, tradicionalmente considerado un lagostomino.

A continuación se brinda una lista de los taxones incluidos en el análisis cladístico, en su contexto sistemático, así como el biocrón de cada especie.

Steiromys duplicatus Ameghino, 1887 - Erethizontidae (Mioceno temprano)

“*Eoviscaccia*” *frassinettii* Bertrand et al., 2012 - Chinchillidae (Oligoceno temprano)

“*Eoviscaccia*” *boliviana* Vucetich, 1989 - Chinchillidae (Oligoceno tardío)

“*Eoviscaccia*” *australis* Vucetich, 1989 - Chinchillidae (Oligoceno tardío - Mioceno temprano)

Chinchilla laniger Bennet, 1829 - Chinchillidae, Chinchillinae (viviente)

Lagidium viscacia (Molina, 1782) - Chinchillidae, Chinchillinae (viviente)

***Prologostomus* sp. 1** - Chinchillidae, Lagostominae (Mioceno temprano temprano)

Prolagostomus pusillus Ameghino, 1887 - Chinchillidae, Lagostominae
(Mioceno temprano tardío-medio)

Prolagostomus rosendoi Vucetich, 1984 - Chinchillidae, Lagostominae (Mioceno medio)

“Pliolagostomus” notatus Ameghino, 1887 - Chinchillidae, Lagostominae
(Mioceno temprano)

“Pliolagostomus” friasensis Vucetich, 1984 - Chinchillidae, Lagostominae
(Mioceno medio)

Lagostomus sp. nov. A - Chinchillidae, Lagostominae (Mioceno tardío)

Lagostomus pretrichodactyla (Rovereto, 1914) - Chinchillidae, Lagostominae
(Mioceno tardío)

Lagostomus antiquus Ameghino, 1883 - Chinchillidae, Lagostominae (Mioceno tardío)

Lagostomus laminosus Ameghino, 1891 - Chinchillidae, Lagostominae (Mioceno tardío)

Lagostomus incisus Ameghino, 1888 - Chinchillidae, Lagostominae (Plioceno temprano-tardío)

Lagostomus compressidens (Ameghino, 1908) - Chinchillidae, Lagostominae
(Plioceno tardío)

Lagostomus euplasius (Ameghino, 1908) - Chinchillidae, Lagostominae
(Plioceno temprano-tardío)

Lagostomus cavifrons Ameghino, 1889 - Chinchillidae, Lagostominae
(Pleistoceno temprano-medio)

Lagostomus maximus (Desmarest, 1817) - Chinchillidae, Lagostominae
(Pleistoceno tardío-actualidad)

5.2.2. Muestreo de caracteres

En el presente estudio se utilizaron 32 caracteres craneanos, 8 caracteres mandibulares y 28 caracteres dentarios. Del total de caracteres utilizados, 14 fueron tomados de la bibliografía (Kramarz, 2001b, 2005; Pérez, 2010; Pérez y Vucetich, 2011; MacPhee, 2011; Candela, 2000; Candela y Rasia, 2012), 28 fueron modificados de los trabajos antes mencionados, 3 fueron adaptados a partir de trabajos no cladísticos (Vucetich, 1975, 1984) y 21 fueron propuestos en este trabajo.

Algunos caracteres que podrían no ser independientes (e.g. 48–grado de hipsodoncia, 60–distribución del esmalte en los molares, 61–grosor del esmalte) fueron igualmente incluidos en el análisis cladístico, ya que su dependencia puede testarse *a posteriori* del análisis (ver Candela y Rasia, 2013).

5.2.3. *Análisis de los caracteres*

5.2.3a. *Caracteres ordenados.*

Algunos caracteres multiestado se consideraron como ordenados ya que presentaban estados anidados, o dicho de otra manera, sus estados mostraron progresivos grados de similitud. Ignorar esto se traduce en una pérdida de la información contenida en el carácter, ya que no se están poniendo a prueba hipótesis de homología primaria (Pinna, 1991); las cuales se basan en los criterios de similitud, topología y correspondencia entre partes (Rieppel, 1998; Rieppel y Kearney, 2002). El ordenamiento de los caracteres no implica polaridad.

Catorce caracteres multiestado fueron considerados ordenados. Éstos son: 1, 2, 10, 17, 41, 43, 44, 45, 47, 48, 49, 57, 58, 61.

5.2.4. *Listado de caracteres*

Caracteres craneanos

1. **Extensión posterior de los nasales en relación a los premaxilares:** *más largos (0); aproximadamente iguales (1); más cortos (2)* – ordenado.

Este carácter fue modificado de Kramarz (2001b: carácter 1).

En *Steiromys duplicatus* los nasales se extienden posteriormente excediendo los procesos posterodorsales de los premaxilares (0). En *Lagostomus maximus* y en algunas especies fósiles de *Lagostomus* como *L. compressidens* y *L. cavifrons*, los nasales son aproximadamente iguales que los premaxilares (1). En algunas especies de *Lagostomus*, como *L. pretrichodactyla*, *L. incisus*, *L. euplasius* y en los Chinchillinae vivientes (*Lagidium viscacia* y *Chinchilla laniger*) los premaxilares sobrepasan el límite posterior de los nasales (2).

Este carácter, como remarcó Rovereto (1914), es variable en *Lagostomus maximus*, pudiendo hallarse individuos con los premaxilares más largos posteriormente que los nasales (2); por lo que *L. maximus* fue codificado como polimórfico.

2. Forma de la sutura Premaxilar-Maxilar: *recta (0); anteriormente proyectada, sin una inflexión posterior en su parte inferior (1); anteriormente proyectada, con una inflexión posterior en su parte inferior (2)* – ordenado.

Este carácter fue modificado de Kramarz (2001b: carácter 6).

En *Steiromys duplicatus* la sutura premaxilar/maxilar es recta (0). En los Chinchillinae (*Lagidium viscacia* y *Chinchilla laniger*) la sutura está dirigida anteriormente en su porción superior (1). En *Lagostomus* la porción superior de la sutura se proyecta anteriormente, como en Chinchillinae, presentando su porción inferior una inflexión que se extiende posteriormente, casi hasta la raíz cigomática inferior (2).

3. Incisivo excluido de la fosa masetérica: *ausente (0); presente (1)*.

Tomado de Kramarz et al. (2012: carácter 20); modificado de Candela (2000).

El incisivo no está excluido de la fosa masetérica en *Steiromys duplicatus* y *Lagostomus* (0). El incisivo sí está excluido de la fosa masetérica en Chinchillinae (1).

4. Apertura rostral del canal nasolacrimal: *ausente (0); presente (1)*.

Este carácter fue tomado de Kramarz (2001b: carácter 7).

En *Steiromys duplicatus* el canal nasolacrimal no abre a los lados del rostro (0). En Chinchillinae y *Lagostomus* el canal nasolacrimal abre lateralmente en el rostro, por delante del foramen infraorbitario (1).

5. Longitud de los nasales en relación a los frontales: *más largos que frontales (0); tan largos o más cortos que los frontales (1)*.

Los nasales son más largos que los frontales en *Steiromys duplicatus* y en algunas especies de *Lagostomus* (*L. compressidens* y *L. cavifrons*), incluyendo también a la especie viviente, *L. maximus* (0). Los nasales son tan largos o más cortos que los frontales, medidos sobre la línea media del cráneo en Chinchillinae y algunas especies de *Lagostomus* (*L. pretrichodactyla*, *L. incisus* y *L. euplasius*) (1).

El estado de este carácter se analizó solo en individuos adultos, ya que es un rasgo que varía durante la ontogenia en la especie viviente, *L. maximus* (ver Capítulo 3) y podría variar también en especies fósiles.

6. Longitud del diastema superior: *más corto que la serie P4-M3 (0); igual o más largo que la serie P4-M3 (1)*.

Tomado de Kramarz et al. (2012: carácter 14) y modificado de Pérez y Vucetich (2011: carácter 1).

El diastema superior es más corto que la serie P4-M3 en *Steiromys duplicatus* (0). El diastema superior es igual o más largo que la serie molar en *Lagidium viscacia*, *Chinchilla laniger*, *Prolagostomus rosendoi* y *Lagostomus* (1).

7. Extensión anterior de los palatinos: entre el P4 y el M1 (0); alcanzando el borde anterior del P4 (1). Figura 5.1.

En todas las especies analizadas de *Lagostomus*, los Chinchillinae vivientes (*Chinchilla laniger* y *Lagidium viscacia*), y en *Steiromys duplicatus* los palatinos se extienden anteriormente entre el P4 y M1 (0). En *Prolagostomus pusillus*, *Pr. rosendoi* y “*Pliolagostomus*” *notatus* los palatinos alcanzan el borde anterior del P4 (1).

8. Conformación del paladar: formado por maxilares y palatinos aproximadamente en la misma proporción (0); formado por maxilares y palatinos, estos últimos más desarrollados (1); formado principalmente por los maxilares (2) formado principalmente por los palatinos (3). Figura 5.1.

En *Steiromys duplicatus*, los Chinchillinae y varias especies de *Lagostomus* (*L. antiquus*, *L. euplasius*, *L. debilis*, *L. cavifrons* y *L. maximus*), el paladar está formado por maxilares y palatinos aproximadamente en la misma proporción (0). En *Lagostomus* sp. nov. A y *L. compressidens* los palatinos están más desarrollados que los maxilares (1). En *L. incisus* los maxilares forman casi completamente el paladar (2). En *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*” *notatus* los palatinos forman casi la totalidad del paladar (3).

9. Posición de las coanas (=muesca palatina): a nivel del M2 (0); a nivel del M3 (1).
Figura 5.1.

Modificado de Kramarz et al. (2012: carácter 24)

La muesca palatina alcanza el nivel del M2 en *Steiromys duplicatus*, Chinchillinae, *Prolagostomus pusillus* y en algunas especies de *Lagostomus* (*L. incisus* y *L. euplasius*) (0); mientras que en “*Pliolagostomus*” *notatus* y algunas especies de *Lagostomus* (*L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*) alcanza el nivel del M3 (1).

10. Desarrollo del proceso posterior de los palatinos: ausente (0); poco desarrollado (1); muy desarrollado (2) – ordenado. Figura 5.1.

Steiromys duplicatus carece de un proceso medio posterior en los palatinos (0). En los Chinchillinae vivientes y en *Prolagostomus pusillus* y “*Pliolagostomus*” *notatus* hay un corto proceso posterior de los palatinos (1). En las especies fósiles y la especie

viviente de *Lagostomus* los palatinos poseen un proceso posteriormente dirigido muy desarrollado (2).

11. Tamaño del foramen maxilar posterior: *reducido (0); grande (1)*. Figura 5.1.

En *Steiromys duplicatus* el foramen maxilar posterior es muy reducido (0); mientras que en el resto de las especies analizadas (i.e. Chinchillidae) el foramen maxilar posterior es grande y bien visible (1).

12. Posición del foramen maxilar posterior: *detrás del borde posterior del M3 (0); anterior al borde posterior del M3 (1)*. Figura 5.1.

En *Steiromys duplicatus*, los Chinchillinae analizados y en *Prolagostomus pusillus* el foramen maxilar posterior se ubica detrás del alvéolo del M3 (0). En las especies *Lagostomus* el foramen maxilar posterior se sitúa anteriormente respecto del borde posterior del alvéolo del M3 (1).

13. Contacto del lacrimal con el yugal: *ausente (0); presente (1)*.

Tomado de Kramarz et al. (2012: carácter 23).

En *Steiromys duplicatus* y *Chinchilla laniger* el lacrimal contacta con el frontal y el maxilar, pero no con el yugal (0). En las especies de *Lagostomus* en las que puede verificarse el carácter, y en *Lagidium viscacia* el lacrimal contacta también con el yugal (1).

14. Apófisis palatinas posteriores del premaxilar unidas al puente palatal, separando los forámenes incisivos: *presente (0); ausente (1)*.

Este carácter fue modificado de Olivares et al. (2012: carácter 2).

En *Steiromys duplicatus* los forámenes incisivos están separados por las apófisis palatinas posteriores de los premaxilares (= septos premaxilares *sensu* Olivares et al., 2012) (0). En los Chinchillidae analizados en los cuales puede observarse este rasgo, las apófisis palatinas posteriores de los premaxilares separan solo la porción anterior de los forámenes, los cuales son confluyentes en toda su porción posterior (1).

15. Largo del/los foramen/es incisivo/s: *menos de la mitad de la longitud del diastema (0); más de la mitad del diastema (1)*.

En la mayoría de las especies estudiadas el foramen incisivo ocupa menos de la mitad de la longitud del diastema (0). En los Chinchillinae analizados (*Chinchilla laniger* y *Lagidium viscacia*) y en *Prolagostomus rosendoi* el foramen incisivo es muy grande y ocupa más de la mitad de la longitud del diastema (1).

16. Desarrollo de las apófisis palatinas posteriores de los premaxilares: *dorsales al nivel del diastema (0); al mismo nivel o sobresaliendo ventralmente con respecto al diastema (1).*

Modificado de Olivares et al. (2012: caracteres 3 y 4).

Las apófisis palatinas posteriores de los premaxilares no están al mismo nivel que la superficie del diastema, siendo más dorsales al mismo, en *Steiromys duplicatus* y *Lagostomus incisus* (0).

En Chinchillinae y la mayoría de las especies de *Lagostomus*, las apófisis palatinas posteriores de los premaxilares están al mismo nivel que el diastema o incluso llegan a sobresalir ventralmente (1).

17. Posición del borde posterior del foramen incisivo: *marcadamente anterior al P4 (0); levemente anterior al borde anterior del P4 (1); levemente posterior al borde anterior del P4 (2) – ordenado.*

Este carácter está modificado de Olivares et al. (2012: carácter 9).

En *Steiromys duplicatus* los forámenes incisivos se encuentran muy por delante de los premolares (0). En los chinchillinos vivos y en *Lagostomus* el foramen incisivo es levemente anterior a los premolares (1). En *Prolagostomus* el borde posterior del foramen incisivo es posterior al borde anterior de los P4 (2).

18. Límites del foramen incisivo: *delimitado casi exclusivamente por los premaxilares (0); delimitado por premaxilares y maxilares (1).*

En *Steiromys duplicatus* los forámenes incisivos se encuentran entre los premaxilares, y solo el borde posterior está limitado por los maxilares (0). En los chinchillidos, premaxilares y maxilares delimitan igualmente al foramen incisivo (1).

19. Desarrollo del foramen interpremaxilar: *reducido o ausente (0); grande (1).*

El foramen interpremaxilar está ausente o es muy reducido en *Steiromys duplicatus*, en algunos ejemplares de *Lagostomus maximus* (machos adultos, ver Capítulo 3), y en *L. cavifrons* (0). Está bien desarrollado en *Prolagostomus rosendoi*, en especies fósiles de *Lagostomus*, y en los chinchillinos vivos (*Chinchilla laniger* y *Lagidium viscacia*) (1).

20. Surcos palatales continuos con el borde posterior del foramen incisivo: *ausente (0); presente (1).*

Este carácter está modificado de Carvalho y Salles (2004: carácter 47).

En *Steiromys duplicatus* los surcos palatales no son continuos con el foramen incisivo (0). En los chinchillidos fósiles y vivientes los surcos palatales de los maxilares son continuos anteriormente con los bordes del foramen incisivo (1).

21. Longitud de los procesos paraoccipitales: *sin exceder ventralmente a las bulas timpánicas (0); excediendo ventralmente a las bulas timpánicas (1).*

Los procesos paraoccipitales no exceden ventralmente a los bordes ventrales las bulas timpánicas en *Steiromys duplicatus* y los Chinchillinae analizados (0). En *Lagostomus* los procesos paraoccipitales exceden ventralmente a las bulas timpánicas (1).

22. Forma de los procesos paraoccipitales: *cortos y romos, muy poco desarrollados (0); elongados, dirigidos ventralmente (1).*

Los procesos paraoccipitales son cortos y romos en *Steiromys duplicatus* (0). En los Chinchillinae estudiados y en *Lagostomus* los procesos paraoccipitales son elongados, dirigiéndose ventralmente (1).

23. Canal suborbitario para el pasaje del nervio infraorbitario: *ausente (0); presente (1).*

Este carácter fue modificado de Kramarz (2001b: carácter 12) y Carvalho y Salles (2004: carácter 42).

En *Steiromys duplicatus*, Chinchillinae y *Prolagostomus pusillus* no hay un canal diferenciado para el pasaje del nervio infraorbitario dentro del foramen infraorbitario (0). En "*Pliolagostomus*" *notatus* hay un surco levemente cóncavo, pero no delimitado por una lámina ósea, por lo que es codificado como 0. En *Lagostomus* el canal suborbitario está bien delimitado por una lámina ósea (1), como ocurre en algunos equímidos (e.g. Carvalho y Salles, 2004; Olivares et al., 2012).

24. Receso epitimpánico visible en vista dorsal: *ausente (0); presente (1).*

Como mencionó Vucetich (1975), los chinchillinos presentan el receso epitimpánico visible en vista dorsal (1). Esta exposición dorsal está moderadamente desarrollada en *Lagidium viscacia* y muy desarrollada en *Chinchilla laniger*. En el resto de las especies estudiadas no se observa dicha exposición dorsal del receso epitimpánico (0).

25. Presencia/ausencia del foramen postglenoideo: *presente (0); ausente (1).*

El foramen postglenoideo está presente en *Steiromys duplicatus* y Chinchillinae, pudiendo variar en tamaño (0). En *Lagostomus* (ver Vucetich, 1975) se observa una

apófisis postglenoidea que llega hasta la cavidad glenoidea, pero no hay foramen postglenoideo (1).

26. Tamaño del foramen postglenoideo: *pequeño (0); grande (1).*

Este carácter fue tomado de Kramarz (2001b: carácter 23).

En *Steiromys duplicatus* el foramen postglenoideo es pequeño (0). En Chinchillinae el foramen postglenoideo está muy desarrollado (1).

27. Forma del meato acústico externo: *corto, moderadamente protruido respecto de la bulla auditiva (0); en forma de tubo, posterodorsalmente dirigido (1).*

Modificado de Kramarz (2001b: carácter 25); Pérez (2010: carácter 82); Pérez y Vucetich (2011: carácter 88); y Candela (2000: carácter 46).

En *Steiromys duplicatus* el meato acústico externo es corto y está moderadamente protruido respecto de la bulla auditiva (0). El meato acústico externo en forma de tubo dirigido posterodorsalmente (ver Vucetich, 1975) está presente en todos los Chinchillidae en los que se encuentra preservada esa estructura (1).

28. Fenestra timpánica: *ausente o restringida a forámenes para vasos meatales innominados (0); presente, formando una larga dehiscencia aislada del meato por una área delimitada por una sutura (1).*

Modificado de MacPhee (2011: carácter 1). La fenestra timpánica (*sensu* MacPhee, 2011) es denominada “orificio accesorio” por Vucetich (1975) y Kramarz (2001b: carácter 26).

En *Steiromys duplicatus* se restringe a pequeños forámenes (0). En los chinchillidos vivos y fósiles la fenestra timpánica está separada del meato acústico externo (1).

En Chinchilloideos no incluidos en este estudio, como Dinomyidae y Neopiblemidae, la fenestra timpánica y el meato acústico externo confluyen en mayor o menor medida.

29. Posición del mastoideo respecto del llano occipital: *no forma parte del mismo (0); forma parte del mismo (1).*

Este carácter fue tomado de Vucetich (1975).

En *Steiromys duplicatus* el mastoideo no forma parte del llano occipital (0). En Chinchillidae, el mastoideo está expuesto en el llano occipital, formando parte de esta región (1).

30. Presencia/ausencia de la cresta sagital: *presente (0); ausente (1).*

Tomado de Kramarz et al. (2012: carácter 27).

La cresta sagital está presente en *Steiromys duplicatus* y *Lagostomus* (0). En Chinchillinae la cresta sagital está ausente (1).

31. **Posición de los cóndilos occipitales:** *dorsales con respecto al borde ventral de las bulas timpánicas (0); ventrales con respecto al borde ventral de las bulas timpánicas (1).*

Modificado de Pérez y Vucetich (2011: carácter 82).

Los cóndilos occipitales son dorsales al borde más ventral de las bulas timpánicas en *Steiromys duplicatus* y en Chinchillinae (0). En *Lagostomus*, los cóndilos occipitales sobresalen ventralmente respecto de las bulas timpánicas (1).

32. **Orientación de la apófisis posterior del escamoso:** *subvertical (0); horizontal a subhorizontal (1).*

La apófisis posterior del escamoso, de forma aplanada, se orienta subverticalmente en *Steiromys duplicatus* y Chinchillinae (0). En *Lagostomus* la apófisis posterior del escamoso se orienta horizontal- o subhorizontalmente (1).

Caracteres mandibulares

33. **Ubicación de la muesca para la inserción del tendón de la porción anterior del masetero medial:** *entre el m1 y el m2 (0); debajo del m1 (1).*

Este carácter está modificado de Kramarz (2001b: carácter 32; 2005: carácter 4); Pérez y Vucetich (2011: carácter 19); y Candela (2000: carácter 5).

La muesca para la inserción del tendón de la porción anterior del masetero medial (*sensu* Woods, 1972) se ubica entre el m1 y el m2 en *Steiromys duplicatus*, *Prolagostomus*, *Lagostomus* y "*Pliolagostomus*" (0). En Chinchillinae la muesca para la inserción del tendón de dicho músculo se ubica debajo del m1 (1).

34. **Relación de la muesca para la inserción del tendón de la porción anterior del masetero medial con otras estructuras:** *continuo con la cresta masetérica (0); separado de otras estructuras (1).*

Este carácter fue modificado de Kramarz (2005: carácter 3); Pérez (2010: carácter 19); y Pérez y Vucetich (2011: carácter 20).

En *Steiromys duplicatus* la muesca para la inserción de la porción anterior del masetero medial (*sensu* Woods, 1972) es continua con la cresta masetérica (0). En Chinchillidae, dicha muesca está separada de la cresta masetérica y de otras estructuras como la cresta lateral (1).

35. Presencia/ausencia del foramen mentoniano: *presente (0); ausente (1).*

Este carácter fue modificado de Kramarz (2001b: carácter 35; ver también Pérez, 2010: carácter 2; y Pérez y Vucetich, 2011: carácter 2).

El foramen mentoniano está presente en *Steiromys duplicatus*, en los Chinchillinae actuales (*Lagidium* y *Chinchilla*), en “*Eoviscaccia*” *boliviana* (que presenta un foramen mentoniano cercano al borde superior del diastema; Vucetich, 1989), y en “*Pliolagostomus*” *notatus* (0). En *Prolagostomus* y *Lagostomus* el foramen mentoniano está ausente (1).

36. Ubicación del foramen mentoniano en la porción anterior de la mandíbula: *lateralmente en la mandíbula (0); dorsolateralmente en la mandíbula (1).*

Modificado de Kramarz (2005: carácter 7); Pérez (2010: carácter 3) y Pérez y Vucetich (2011: carácter 3).

El foramen mentoniano está lateralmente en la porción anterior de la mandíbula en *Steiromys duplicatus* (0), y se ubica dorsolateralmente en la porción anterior de la mandíbula en Chinchillinae, “*Eoviscaccia*” *boliviana* y “*Pliolagostomus*” *notatus* (1).

37. Altura del proceso coronoideo en relación al cóndilo mandibular: *aproximadamente a la misma altura (0); mas ventralmente situado (1).*

Este carácter está tomado de Pérez y Vucetich (2011: carácter 11).

En *Steiromys duplicatus* el proceso coronoideo se ubica a la misma altura que el cóndilo mandibular (0). En Chinchillidae el proceso coronoideo es más bajo que el cóndilo mandibular (1).

38. Extensión posterior del proceso angular: *al mismo nivel que el proceso postcondiloideo (0); posterior al proceso postcondiloideo (1).*

Modificado de Pérez y Vucetich (2011: carácter 17).

En *Steiromys duplicatus* el proceso angular está al mismo nivel que el proceso postcondiloideo (0). En los Chinchillidae en los que pudo analizarse este carácter (*Chinchilla laniger*, *Lagidium viscacia* y varias especies de *Lagostomus*), el proceso angular se extiende posteriormente al proceso postcondiloideo (1).

39. Desarrollo de la cresta masetérica: *de desarrollo moderado (0); reducida (1).*

Modificado de Kramarz (2001b: carácter 29), Pérez (2010: carácter 20); Pérez y Vucetich (2011: carácter 21); y Candela (2000: carácter 20).

En *Steiromys duplicatus* y en “*Eoviscaccia*” *boliviana* el desarrollo de la cresta masetérica es moderado (0). En los Chinchillidae con mandíbula preservada (excepto “*Eoviscaccia*” *boliviana*) la cresta masetérica está muy reducida (1).

40. Fosa lateral para la inserción de la porción posterior del masetero medial en la mandíbula: *reducida o ausente (0); presente (1).*

Modificado de Kramarz et al. (2012: carácter 39).

Bajo la serie molar, en la cara labial de la mandíbula, hay una profunda fosa lateral donde se inserta la porción posterior del masetero medial (*sensu* Woods, 1972) (1). Dentro de las especies analizadas, es un carácter presente solo en Chinchillidae.

Caracteres dentarios

41. Ubicación de la raíz del incisivo inferior: *sobrepasando el m2 (0); debajo del m2 (1); debajo del m1 (2) – ordenado.*

Tomado de Kramarz (2001b: carácter 27); y modificado de Pérez y Vucetich (2011: carácter 18); y Candela (2000: carácter 18).

En *Steiromys duplicatus* y la mayoría de los Lagostominae la raíz del incisivo inferior llega hasta el borde posterior del m2, pudiendo en algunos casos alcanzar la base del m3 (0). En *Chinchilla laniger* y *Lagostomus compressidens* la raíz del incisivo inferior se ubica a nivel del m2 (1). En *Lagidium viscacia*, la raíz del incisivo inferior se extiende hasta el m1 (2).

42. Orientación de las series molares superiores: *subparalelas o levemente divergentes (0); marcadamente divergentes (1).*

Carácter modificado de Kramarz (2001b: carácter 9); y Pérez y Vucetich (2011: carácter 43); y Candela (2000: carácter 23).

En *Steiromys duplicatus* las series molares son levemente divergentes (0). En Chinchillidae, las series molares superiores divergen posteriormente de manera acentuada (1).

43. Orientación de las láminas de los molariformes superiores respecto del plano sagital: *subperpendiculares a moderadamente inclinadas (90° a 75°) (0); inclinadas, formando un ángulo de 70° a 55° (1); muy inclinadas, formando un ángulo menor de 55° pero mayor de 40° (2); muy inclinadas, formando un ángulo de 40° o menor (3) – ordenado.*

En *Steiromys duplicatus* las láminas de los molariformes superiores se orientan subperpendiculares al plano sagital, formando un ángulo cercano a 75° (0).

En los chinchillidos vivientes analizados (*Chinchilla laniger*, *Lagidium viscacia* y *Lagostomus maximus*) y algunas especies fósiles de *Lagostomus* (*L. pretrichodactyla*, *L. antiquus*, *L. compressidens*, *L. debilis* y *L. cavifrons*) y en *Prolagostomus rosendoi* y “*Pliolagostomus*” *notatus*, las láminas están formando un ángulo de 70° a 55° respecto del plano sagital (1).

En algunas especies fósiles de *Lagostomus* (*Lagostomus* sp. nov. A y *L. euplasius*) y en *Prolagostomus pusillus* las láminas forman un ángulo muy agudo (menor de 55°) respecto del plano sagital (2).

En *Lagostomus incisus* las láminas de los molariformes superiores forman un ángulo de 40° o menos respecto del plano sagital (3).

44. Orientación de las láminas de los molariformes inferiores respecto del plano sagital: *subperpendiculares* (0); *formando un ángulo mayor a 45°* (1); *formando un ángulo menor a 45°* (2); *formando un ángulo menor a 35°* (3) – ordenado.

Las láminas de los molariformes inferiores forman un ángulo cercano a 90° respecto del plano sagital en *Steiromys duplicatus* (0). En Chinchillinae y algunas especies de *Lagostomus* (*L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. cavifrons*, *L. debilis* y *L. maximus*), las láminas forman un ángulo mayor a 45° respecto del plano sagital (1). En algunas especies de *Lagostomus* (*Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus* y *L. euplasius*), las láminas de los molariformes inferiores forman un ángulo menor a 45° (2). En *Lagostomus incisus* las láminas de los molariformes inferiores forman un ángulo menor a 35° respecto del plano sagital (3).

45. Número de lofos o láminas en M1-M2: *cuatro o más* (0); *tres* (1); *dos* (2) – ordenado. Figura 5.2.

Carácter modificado de Kramarz *et al.* (2013: carácter 4).

En *Steiromys duplicatus* existen cinco lofos o láminas en los M1 y M2 (0). Los Chinchillinae presentan tres lofos en los M1-M2 (1). En “*Eoviscaccia*” *boliviana* y “*E.*” *australis*, y en Lagostominae (*Prolagostomus*, “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus*) se observan dos láminas en los M1-M2 (2).

46. Grado de compresión de los valles en los molariformes de adultos: *no comprimidos* (0); *muy comprimidos (elasmodoncia)* (1). Figura 5.2.

Modificado de Kramarz *et al.* (2013: carácter 7).

La elasmodoncia (1) se observa en todos los Chinchillidae (ver Kramarz *et al.*, 2013).

47. **Grado de desarrollo del cemento:** *ausente (0); presente y grueso (1); presente y moderadamente desarrollado (2); presente y delgado (3); vestigial (4)* – ordenado. Figura 5.2.

Modificado de Kramarz (2001b: carácter 36; 2005: carácter 10).

El cemento está ausente en *Steiromys duplicatus* (0). En las especies de “*Eoviscaccia*” hay una capa gruesa de cemento (1). En *Prolagostomus*, “*Pliolagostomus*” y algunas especies de *Lagostomus* (*Lagostomus* sp. nov. A, *L. pretrichodactyla* y *L. euplasius*) el cemento está moderadamente desarrollado (2).

En algunas especies de *Lagostomus* (*L. antiquus*, *L. laminosus*, *L. incisus*, *L. compressidens* y *L. debilis*) el cemento es delgado (3).

En Chinchilinae y algunas especies de *Lagostomus* (*L. cavifrons* y *L. maximus*) el cemento es vestigial (4); estando ausente en los adultos pero presente en estadios tempranos del desarrollo.

Para evaluar este carácter se tuvieron en cuenta ejemplares con poco desgaste (subadultos) y adultos de cada taxón. En *Prolagostomus* y en las especies de “*Pliolagostomus*” no existe variación entre subadultos y adultos. Para el caso de *Lagostomus maximus* se observó que los juveniles presentan cemento, mientras que en los adultos el cemento está ausente (estado considerado vestigial en este estudio).

Algunos estudios filogenéticos que incluyen a los géneros *Chinchilla*, *Lagidium* y *Lagostomus* codifican a estos taxones con presencia de cemento (e.g. Kramarz et al., 2012) pero otros trabajos consideran que el cemento está ausente (e.g. Kramarz, 2005).

48. **Grado de hipsodoncia:** *braquiudoncia (0); protohipsodoncia (1); euhipsodoncia (2)* – ordenado.

Tomado de Kramarz et al. (2013: carácter 1); modificado de Kramarz (2001b: ch 37); Pérez (2010: ch 27) y Pérez y Vucetich (2011: carácter 29).

Se observa braquiudoncia solo en *Steiromys duplicatus*. La protohipsodoncia se halla en las especies de “*Eoviscaccia*” (1). El resto de los Chinchillidae presentan euhipsodoncia (2).

49. **Grado de penetración del hipoflexo/hipofléxido:** *menos de la mitad del ancho total de la corona (0); más de la mitad de la corona (1); penetra completamente la corona (2)* – ordenado. Figura 5.2.

Este carácter está tomado de Kramarz (2001b: carácter 39); y Pérez y Vucetich (2011: carácter 33).

En *Steiromys duplicatus* el hipoflexo/ido no alcanza la mitad de la corona (0). En las especies de “*Eoviscaccia*” el hipoflexo/hipofléxido se extiende más de la mitad de la superficie oclusal de la corona pero sin alcanzar el borde labial (1). En Chinchillinae y todos los Lagostominae (*Prolagostomus*, “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus*) el hipoflexo/ido atraviesa totalmente la corona (2).

50. **Forma del hipoflexo/hipofléxido:** *curvo (0); recto (1); sinuoso (2)*. Figura 5.2.

Modificado de Pérez y Vucetich (2011: carácter 34).

En *Steiromys duplicatus*, Chinchillinae y en las especies de “*Eoviscaccia*” el hipoflexo/ido es curvo (0). En todas las especies de “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus* el hipoflexo/ido es recto (1). En todas las especies de *Prolagostomus* el hipoflexo/hipofléxido es sinuoso (2).

51. **Ancho del hipoflexo/hipofléxido:** *moderado (0); estrecho (1)*. Figura 5.2.

Tomado de Kramarz (2005: carácter 21).

En *Steiromys duplicatus* y en las especies de “*Eoviscaccia*” el ancho del hipoflexo/ido es moderado (0). En Chinchillidae (excepto “*Eoviscaccia*”) el hipoflexo/hipofléxido es estrecho (1).

52. **Patrón de los molariformes en vista oclusal:** *no lobados (0); lóbulos subtriangulares (1); lóbulos laminares (2)*.

Este carácter está modificado de Kramarz (2005: carácter 12); Pérez (2010: carácter 28); y Pérez y Vucetich (2011: carácter 30).

Los molariformes no están lobados en *Steiromys duplicatus* (0). Los lóbulos son subtriangulares en las especies de “*Eoviscaccia*” (1). Los lóbulos son laminares en Chinchillidae, con excepción de las especies de “*Eoviscaccia*” (2).

53. **Presencia/ausencia del tercer lóbulo o lámina del M3:** *ausente (0); presente (1)*.

Tomado de Kramarz (2001b: ch. 42).

El “tercer lóbulo o lámina”, característico de Chinchillidae, corresponde a la unión de metalofo y posterolofo, y está separado de la segunda lámina por el mesoflexo o metaflexo (ver Kramarz, 2001b).

En “*Eoviscaccia*” boliviana y “*E.*” *australis* existe un rudimento del tercer lóbulo del M3 en estadios juveniles que desaparece en estados más avanzados de desgaste (Kramarz, 2001a), por lo que es codificado como 1.

Exceptuando a las especies de “*Eoviscaccia*”, todos los Chinchillidae (*Chinchilla*, *Lagidium*, *Prolagostomus*, “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus*) poseen un tercer lóbulo en el M3 en estado adulto (1).

54. Relación de la segunda y tercer lámina del M3: *unidas labialmente (0); separadas (1)*

En *Prolagostomus*, “*Pliolagostomus*” *notatus* y “*Pl.*” *friasensis* la segunda y tercera láminas del M3 se encuentran unidas labialmente por un grueso puente de dentina (0).

En Chinchillinae, y en *Lagostomus* la segunda y tercera lámina del M3 se encuentran separadas (1), ya que el flexo posterior (interpretado como mesoflexo o metaflexo) contacta con el borde labial del M3.

55. Desarrollo del tercer lóbulo del M3: *poco desarrollado (0); aproximadamente igual desarrollo que los dos primeros lóbulos (1); más ancho anteroposteriormente que los dos primeros lóbulos (2).*

El tercer lóbulo está muy poco desarrollado en “*Eoviscaccia*” *boliviana* y “*E.*” *australis* (0). En *Lagidium viscacia* y *Prolagostomus*, el desarrollo del tercer lóbulo es similar al de los dos primeros (1). En *Chinchilla laniger*, “*Pliolagostomus*” *notatus*, “*Pl.*” *friasensis* y *Lagostomus* el tercer lóbulo es más ancho anteroposteriormente que los dos primeros lóbulos (2).

56. Orientación del tercer lóbulo del M3: *paralelamente orientado respecto de los dos primeros lóbulos (0); posteriormente orientado o inclinado respecto del segundo lóbulo (1);*

El tercer lóbulo del M3 está paralelamente orientado respecto de los dos primeros lóbulos en *Chinchilla laniger*, *Lagidium viscacia*, “*Pliolagostomus*” *notatus*, “*Pl.*” *friasensis* y *Lagostomus* (0). En *Prolagostomus* el tercer lóbulo del M3 está orientado posteriormente u oblicuamente respecto del segundo lóbulo (1).

57. Relación entre el diámetro transversal y anteroposterior (DT/DAP) en los molares superiores: *aproximadamente igual a 1 (0); mayor a 1 y menor a 2 (1); entre 2 y 3 (2) – ordenado.*

En *Steinomys duplicatus*, Chinchillinae y las especies de “*Eoviscaccia*”, la relación entre el diámetro transversal y anteroposterior de los molares superiores es similar a 1 o menor (0). En *Prolagostomus*, las especies de “*Pliolagostomus*” y algunas especies de *Lagostomus* (*L. pretrichodactyla*, *L. compressidens* y *L. maximus*) los

molares son moderadamente comprimidos anteroposteriormente, entre 1 y 2 (1). En *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. euplasius*, *L. incisus* y *L. cavifrons* los molares superiores son muy comprimidos anteroposteriormente, entre 2 y 3 (2).

58. Relación entre el diámetro transversal y anteroposterior (DT/DAP) en los molares inferiores: *menor o aproximadamente igual a 1 (0); entre 1,7 y 2,3 (1); entre 2,3 y 2,5 (2); mayor a 2,6 (3)* – ordenado. Figura 5.3.

La relación entre el diámetro transversal y el anteroposterior de los molares inferiores está entre 0,7 y 1,5 en *Steiromys duplicatus*, Chinchillinae y las especies de “*Eoviscaccia*”. En *Prolagostomus*, las especies de “*Pliolagostomus*”, y algunas especies de *Lagostomus* (*L. pretrichodactyla*, *L. compressidens*, *L. cavifrons* y *L. maximus*) la relación entre diámetro transversal y anteroposterior está entre 1,7 y 2,3 (1). En algunas especies de *Lagostomus* (*Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus* y *L. euplasius*) la relación entre diámetro transversal y anteroposterior está entre 2,3 y 2,5. En dos especies de *Lagostomus* (*L. incisus* y *L. laminosus*) la relación es mayor a 2,6.

59. Límite entre las caras lingual y anterior de los molares inferiores: *curvo y continuo (0); formando un ángulo bien definido (1)*. Figura 5.3.

Este carácter está tomado de uno de los rasgos utilizados por Vucetich (1984) para diferenciar *Prolagostomus* de “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus*.

En *Steiromys duplicatus* y *Prolagostomus* el límite entre las caras lingual y anterior de los molariformes inferiores es curvo (0). En las especies de “*Eoviscaccia*” y “*Pliolagostomus*”, y en *Lagostomus*, ambas caras forman un ángulo marcado (1).

60. Distribución del esmalte en los molares: *cubriendo toda la corona (0); delgado o ausente en la cara labial de los superiores y lingual de los inferiores, y en la cara anterior (superiores) y posterior (inferiores) de cada lofo/ido (1)*. Figura 5.3.

Carácter modificado de Pérez y Vucetich (2011: carácter 48).

En *Steiromys duplicatus* el esmalte está cubriendo toda la corona (0); en Chinchillidae el esmalte es delgado o ausente en las caras posterior y labial en cada lofo de los molares superiores (anterior y lingual en cada lófidio de los molares inferiores) (1).

61. Grosor del esmalte: *grueso (0); moderado (1); delgado (2)* – ordenado. Figura 5.3.

El esmalte es grueso en *Steiromys duplicatus* y en las especies de “*Eoviscaccia*” (0), con una relación grosor del esmalte/grosor de la lámina mayor a 0,2. En *Prolagostomus* y en las especies de “*Pliolagostomus*” el grosor esmalte es moderado

(1), con una relación entre grosor del esmalte/grosor de la lámina entre 0,15 y 0,17; y en Chinchillinae y *Lagostomus* el esmalte es delgado (2), con una relación entre el grosor del esmalte/grosor de la lámina menor a 0,15.

62. **Esmalte en la cara anterior de los molares inferiores:** *presente (0); ausente (1); presente en la mitad lingual y ausente en la mitad labial (2)*. Figura 5.3.

En *Steiromys duplicatus* y “*Eoviscaccia*” *frassinettii* hay esmalte en la cara anterior de los molares inferiores (0). En “*Eoviscaccia*” *boliviana*, “*E.*” *australis* y Chinchillinae no hay esmalte en la cara anterior de los molares inferiores (1). En Lagostominae (*Prolagostomus*, las especies de “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus*) el esmalte está ausente solo en la porción labial de la cara anterior de los molares inferiores (2).

63. **Metalofúlido II en m1-m3:** *transversal (0); reducido o ausente (1)*.

Modificado de Candela y Rasia (2012: carácter 14).

El metalofúlido II es transversal en *Steiromys duplicatus* (0); y está reducido o ausente en Chinchillidae (1).

64. **Ectolófido en m1-m3:** *orientado posteriormente (0); reducido y no orientado posteriormente (1)*.

Tomado de Candela y Rasia (2012: carácter 15).

El ectolófido está orientado posteriormente en *Steiromys duplicatus* (0); está reducido y no orientado posteriormente en Chinchillidae (1).

65. **Metaloflo en P4-M2:** *presente (0); ausente (1)*.

Modificado de Candela y Rasia (2012: carácter 25).

El metaloflo está presente en *Steiromys duplicatus* (0); y está ausente en Chinchillidae (1), ya que se fusiona al posteroloflo.

66. **Protoloflo en P4-M2:** *completamente desarrollado (0); reducido, formando parte de otra estructura (1); ausente (2)*.

Modificado de Candela y Rasia (2012: carácter 27)

El protoloflo está completamente desarrollado en *Steiromys duplicatus* (0); en Chinchillinae está formando parte de la segunda lámina (1); está ausente en el resto de los Chinchillidae (2).

Aquí se interpreta a los tres lóflos de Chinchillinae como equivalentes a los observados en el M3 trilaminar de *Soriamys*, *Perimys* y *Lagostomus*, donde los lóflos

corresponden al anterolofio, paracono+protolofio+hipocono y metalofio+posterolofio. El protolofio es reducido y se fusiona tempranamente al hipocono.

67. **Color del esmalte en los incisivos:** *ausente (0); presente (1)*.

Tomado de Pérez y Vucetich (2011: carácter 78).

Los caviomorfos estudiados que presentan el esmalte de los incisivos de color amarillento a anaranjado son *Chinchilla laniger*, *Lagostomus* sp. nov. A y *L. euplasius* (1). El resto de las especies estudiadas presentan los incisivos con esmalte blanco (0).

5.2.5. Análisis cladístico

Como resultado de la búsqueda heurística se obtuvieron 3 árboles más parsimoniosos de 114 pasos (figura 5.4), con un índice de consistencia (IC) de 0,784 y un índice de retención (IR) de 0,825.

Los tres árboles más parsimoniosos se diferencian solo en la posición de las especies de “*Pliolagostomus*”; quedando ambas agrupadas con *Prolagostomus* en dos de los árboles y agrupándose “*Pl.*” *friasensis* con *Lagostomus* en uno de los árboles obtenidos. Además, *Prolagostomus* sp. 1, del “Pinturense”, se ubica como grupo hermano de *Pr. pusillus*+*Pr. rosendoi*, apoyando la propuesta de Kramarz (2002) quien planteó que *Prolagostomus* del “Pinturense” es más primitivo que las especies Santacruceses.

Del análisis del árbol de consenso estricto (figura 5.5) surgen las siguientes conclusiones:

No se reconoce la monofilia del género “*Eoviscaccia*”, ni su pertenencia a la subfamilia Lagostominae. “*Eoviscaccia*” es un grupo no monofilético de taxones basales al resto de la familia Chinchillidae. Es probable que este resultado se deba a que gran parte de los materiales referidos a “*Eoviscaccia*” son dientes aislados o material fragmentario.

Las subfamilias Chinchillinae y Lagostominae (esta última excluyendo a “*Eoviscaccia*”) conforman un grupo monofilético aquí denominado *crown* Chinchillidae (figura 5.8).

La subfamilia Chinchillinae es un grupo monofilético que incluye a los géneros *Lagidium* y *Chinchilla* (figura 5.8).

La subfamilia Lagostominae es un grupo monofilético que incluye a los géneros *Prolagostomus*, “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus*.

Los géneros *Prolagostomus* y *Lagostomus* se recuperan como grupos monofiléticos, mientras que las especies de “*Pliolagostomus*” no conforman un clado.

“*Lagostomopsis*” (ya sea como género o como subgénero de *Lagostomus*) no se reconoce como grupo monofilético (figura 5.9). Algunas de las especies antes reconocidas como pertenecientes a “*Lagostomopsis*” están estrechamente relacionadas a especies de *Lagostomus* (i.e. *Lagostomus compressidens*), mientras que otras forman un grupo aparte (i.e. *Lagostomus* sp. nov A+*L. euplasius*+*L. incisus*+*L. laminosus*). A pesar de que se observan dos grupos de especies, ambos conteniendo especies antes asignadas a *Lagostomus* y “*Lagostomopsis*” (ver figura 5.9), se prefirió no nominar los nodos, ya que éstos representan una mayor afinidad entre especies y otorgarle una categoría taxonómica. Estos grupos de especies tienen valores bajos en los análisis de soporte de ramas (ver más abajo) por lo que no se justifica su uso como subgéneros.

El análisis filogenético apoya una de las hipótesis de Kramarz et al. (2013), en la cual la euhipsodoncia sería adquirida una única vez (en el nodo *crown* Chinchillidae) durante la historia evolutiva de la familia. Sin embargo Kramarz et al. (2013) plantearon también la posibilidad de que “*Eoviscaccia*” esté más estrechamente relacionada con *Prolagostomus* y *Lagostomus*. En este último caso, la euhipsodoncia se habría adquirido más de una vez, en los Chinchillinae por un lado y en los Lagostominae (incluyendo a “*Eoviscacia*”), por el otro.

Sinapomorfias de los nodos (figura 5.7; árbol con los nodos indicados en la figura 5.6)

- **Chinchillidae excepto *Eoviscaccia frassinettii* (nodo 25)**

62- Presencia de esmalte en la cara anterior de los molares inferiores: ausente (1)

- ***crown* Chinchillidae (nodo 24)**

47- Cemento: presente y delgado (2)

48- Grado de hipsodoncia: euhipsodoncia (2)

49- Grado de penetración del hipoflexo/ido: cruza completamente la corona (2)

51- Ancho del hipoflexo/ido: apretado (1)

52- Patrón de los molariformes en vista oclusal: lóbulos laminares (2)

55- Desarrollo del tercer lóbulo del M3: aproximadamente igual desarrollo que los dos primeros lóbulos (1)

61- Grosor del esmalte: medio (1)

- **Chinchillinae (nodo 23)**

3- Incisivo excluido de la fosa masetérica: presente (1).

24- Recesso epitimpánico visible en vista dorsal: presente (1)

30- Cresta Sagital: ausente (1)

33- Ubicación de la inserción del tendón del masetero: debajo del m1 (1)

41- Longitud de la raíz del incisivo inferior: debajo del m2 (1)

45- Número de lofos o láminas en M1-M2: tres (1)

47- Cemento: vestigial (4)

66- Protofofo: restringido al margen labial (1)

- **Lagostominae (nodo 28)**

50- Forma del hipoflexo/hipofléxido: recto (1)

57- Relación entre el diámetro transversal y anteroposterior en los molares superiores: menor a 1, comprimidos (1)

58- Relación entre el diámetro transversal y anteroposterior en los molares inferiores: entre 1,7 y 2,3 (1)

62- Esmalte en la cara anterior de los molares inferiores: presente en la mitad lingual, ausente en la mitad labial (2)

- **Prolagostomus (nodo 27)**

50- Forma del hipoflexo/hipofléxido: sinuoso (2)

59- Límite entre las caras lingual y anterior de los molares inferiores: curvo y continuo (0)

- **Lagostomus (nodo 34)**

10- Proceso posterior de los palatinos: muy desarrollado (2)

12- Posición del foramen maxilar posterior: anterior al borde posterior del M3 (1)

23- Canal suborbitario para el pasaje del nervio infraorbitario: presente (1)

54- Relación de la segunda y tercer lámina del M3: separadas (1)

61- Grosor del esmalte: delgado (2)

- ***L. cavifrons*+*L. maximus* (nodo 37)**
47- Cemento: vestigial (4)

- ***L. compressidens*+*L. cavifrons*+*L. maximus* (nodo 36)**
5- Longitud de los nasales en relación a los frontales: más largos (0)
9- Coanas (muesca palatina): a la altura del M2 (1)

- ***L. incisus*+*L. laminosus* (nodo 35)**
58- Relación entre el diámetro transversal y anteroposterior en los molares inferiores: mayor a 2,6 (3)

- ***Lagostomus* excepto *L. pretrichodactyla* (nodo 33)**
47- Cemento: presente y reducido (3)

- ***L. egenus*+*L. debilis*+*L. antiquus*+*L. euplasia*+*Lagostomus* sp. nov. A+*L. incisus*+*L. laminosus* (nodo 32)**
57- Relación entre el diámetro transversal y anteroposterior en los molares superiores: entre 2 y 3 (2)
58- Relación entre el diámetro transversal y anteroposterior en los molares inferiores: entre 2,3 y 2,5 (2)

- ***L. antiquus*+*L. euplasia*+*Lagostomus* sp. nov. A+*L. incisus*+*L. laminosus* (nodo 31)**
44- Orientación de los lófidios respecto del plano sagital: formando un ángulo muy agudo (2)

- ***L. euplasia*+*Lagostomus* sp. nov. A+*L. incisus*+*L. laminosus* (nodo 30)**
43- Orientación de las láminas de los molariformes superiores respecto del plano sagital: muy inclinadas, formando un ángulo de menor a 55° (2)

- ***L. euplasius*+*Lagostomus* sp. nov. A (nodo 29)**
47- Cemento: presente y delgado (2)

Autapomorfías

Chinchilla laniger

67- Color del esmalte en los incisivos: presente (1)

Lagidium viscaccia

41- Longitud de la raíz del incisivo inferior: debajo del m1 (2)

55- Desarrollo del tercer lóbulo del M3: aproximadamente igual desarrollo que los dos primeros lóbulos (1)

“Pliolagostomus” notatus

9- Coanas (muesca palatina): a nivel del M3 (1)

Lagostomus sp. nov. A

8- Paladar: formado por maxilares y palatinos, estos últimos más desarrollados (1)

9- Coanas (muesca palatina): a nivel del M3 (1)

Lagostomus cavifrons

57- Relación entre el diámetro transversal y anteroposterior en los molares superiores: entre 2 y 3 (2)

Análisis con caracteres no ordenados

Adicionalmente se realizó un análisis cladístico similar al anterior, pero sin usar ningún carácter ordenado.

Como resultado se obtuvieron cinco árboles más parsimoniosos de 110 pasos. El árbol de consenso estricto es semejante al consenso del análisis utilizando los caracteres ordenados, pero difieren en la posición de las especies de *“Pliolagostomus”*, las cuales se ubican formando una politomía en la base del género *Prolagostomus*. Otra diferencia con el consenso utilizando caracteres ordenados es que en este último análisis las relaciones entre las especies de *Lagostomus* tienen un mayor grado de resolución.

5.2.6. Soporte de las ramas

Soporte de Bremer

Este análisis mide el soporte de un clado a través del menor número de pasos extra que se requieren para que el mismo se pierda del consenso, buscando árboles subóptimos y luego *constraints* negativos de grupos monofiléticos. El análisis de soporte de Bremer se realizó con el script BREMER.RUN en el programa TNT (Goloboff et al., 2008).

Los nodos con un mayor soporte de Bremer fueron el nodo 23, que incluye a la subfamilia Chinchillinae (SB=7), y el nodo 24, que incluye al clado *crown* Chinchillidae (SB=5). El nodo 28 incluye a la subfamilia Lagostominae (SB=2) conformada por las especies de *Prolagostomus*, "*Pliolagostomus*" y *Lagostomus*. El resto de los nodos tienen un soporte de 1 o 0 (ver figura 5.10).

Análisis con técnicas de remuestreo

Bootstrap

El método de Bootstrap consiste en un muestreo aleatorio de caracteres con reemplazo para formar un set de datos de pseudorélicas de las mismas dimensiones que el set de datos original. El efecto es borrar algunos caracteres y re-ponderar otros aleatoriamente, con el *constraint* de que el número total de caracteres de las matrices de cada pseudoréplica sea igual al número de caracteres de la matriz original. Se genera un gran número de réplicas (1000 o más), se encuentra el cladograma más parsimonioso para cada pseudoréplica y el grado de conflicto entre ellos se evalúa por medio de mediciones de frecuencias.

Frecuencias absolutas: el grado de conflicto entre los cladogramas más parsimoniosos se evalúa a través de un consenso de mayoría, el cual incluye las agrupaciones soportadas por más del 50% de las pseudorélicas. El porcentaje de cladogramas más parsimoniosos resultantes de las pseudorélicas, en las cuales un grupo particular es encontrado, se interpreta como un nivel de soporte asociado a ese grupo.

Frecuencias GC: es la diferencia de frecuencia entre el grupo y su grupo contradictorio más frecuente. Los valores GC varían entre -1 (mayor contradicción) y 1 (máximo soporte).

En el análisis de *Bootstrap* con frecuencias GC se recupera una mayor cantidad de nodos que en el de frecuencias absolutas (ver figura 5.11), pero en ambos análisis los nodos con mayor soporte son los mismos: el nodo que incluye a la familia Chinchillidae (FA=100, FGC=100), el nodo *crown* Chinchillidae (FA=95, FGC=95), el nodo que incluye a la subfamilia Chinchillinae (FA=98, FGC=98), el nodo que incluye a la subfamilia Lagostominae (FA=62, FGC=51), el nodo que incluye al género *Prolagostomus* (FA=57, FGC=56), y el nodo que incluye a *L. incisus* y *L. laminosus* (FA=63, FGC=62).

Jackknife

La matriz es remuestreada suprimiendo caracteres de manera aleatoria e independiente, a partir de la matriz original. Cada uno de los caracteres originales tiene la misma probabilidad de estar ausente en cualquier réplica.

Frecuencias absolutas y GC: los modos de estimar las frecuencias son los mismos que en *Bootstrap*.

Al igual que lo que se obtuvo con *Bootstrap*, en el análisis de *Jackknife* con frecuencias GC se recuperan mayor cantidad de nodos que con frecuencias absolutas (ver figura 5.12). Los nodos con mayor soporte en ambos análisis de *Jackknife* fueron: el nodo que incluye a Chinchillidae (FA=100, FGC=100), el nodo que incluye a *crown* Chinchillidae (FA=97, FGC=97), el nodo que incluye a la subfamilia Chinchillinae (FA=98, FGC=98), el nodo que incluye a la subfamilia Lagostominae (FA=63, FGC=56), el nodo que incluye al género *Prolagostomus* (FA=54, FGC=54) y el nodo que incluye a las especies *Lagostomus incisus* y *L. laminosus* (FA=60, FGC=59). Los nodos recuperados en el análisis de *Jackknife* con Frecuencias GC con un soporte relativamente alto son el que incluye a todos los Chinchillidae excepto “*Eoviscaccia frassinettii*” (FGC=50), y el nodo que incluye al género *Lagostomus* (FGC=38).

5.2.7. Evolución de algunos caracteres dentarios de valor sistemático

En esta sección se discute brevemente la evolución de algunos caracteres dentarios tradicionalmente utilizados para diferenciar los géneros de Chinchillidae (e.g. Vucetich, 1984, 1989; Kramarz, 2001a, 2002; Rasia y Candela, 2013a).

Desarrollo del cemento (carácter 47): Vucetich (1984, 1989) mencionó que la reducción del cemento es una característica de la familia Chinchillidae. En este análisis se observa que luego de la aparición del cemento en la base del clado Chinchillidae, éste

se va adelgazando hasta ser vestigial (ausente en adultos) en Chinchillinae y en *Lagostomus maximus* y *L. cavifrons*. De acuerdo a este estudio la desaparición del cemento surge separadamente en Chinchillinae y en un clado de Lagostominae, pero no está clara la ventaja adaptativa de este rasgo y son necesarios más estudios al respecto.

Grado de hipsodoncia (carácter 48): En análisis cladísticos previos (Kramarz et al., 2013) las relaciones intergenéricas dentro de Chinchillidae no fueron resueltas, por lo que fue planteada la posibilidad de que la euhipsodoncia hubiese surgido independientemente en las subfamilias Chinchillinae y Lagostominae (ver Kramarz et al., 2013). Analizando la distribución de este carácter en las especies incluidas en este estudio se observa que el *outgroup*, *Steiromys duplicatus*, es braquiodonte, y las especies de “*Eoviscaccia*” son protohipsodontes. Por lo tanto, la euhipsodoncia es adquirida una sola vez por el clado *crown* Chinchillidae. Como se verá más adelante (Capítulo 7) el surgimiento de la hipsodoncia en este grupo no coincide con el desarrollo de pastizales y áreas abiertas, y es necesario evaluar otros factores climático-ambientales para explicar la aparición de este rasgo en los *crown* Chinchillidae.

Relación de la segunda y tercer lámina del M3 (carácter 54): La relación de la segunda y tercera láminas del M3 fue un carácter utilizado para distinguir los géneros *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*” de *Lagostomus* (Ameghino, 1887; Scott, 1905). Dentro de Lagostominae, la segunda y tercer lámina del M3 están unidas por un grueso puente de dentina en “*Pliolagostomus*” y *Prolagostomus*. En *Lagostomus* y en Chinchillinae la segunda y tercer láminas están separadas.

Orientación del tercer lóbulo del M3 (carácter 56): La orientación del tercer lóbulo del M3 fue considerado un carácter útil para separar las especies de *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*” (Ameghino, 1887; Vucetich, 1984). El tercer lóbulo del M3 está orientado posteriormente o posteromedialmente en *Prolagostomus*. En Chinchillinae, y los Lagostominae “*Pliolagostomus*” y *Lagostomus* la tercer lámina del M3 se orienta medialmente, paralela a la segunda lámina.

Relación entre el diámetro transversal y anteroposterior (DT/DAP) en los molares superiores (carácter 57): Vucetich (1984) remarcó que en la evolución del género *Lagostomus* se observa un progresivo adelgazamiento de los molariformes, tanto de los superiores como los inferiores. En el clado Lagostominae se observan molares superiores moderadamente comprimidos anteroposteriormente. En *Lagostomus*

cavifrons y en el clado que incluye a *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. euplasius* y *L. incisus* los molares superiores son muy comprimidos anteroposteriormente.

Relación entre el diámetro transverso y anteroposterior (DT/DAP) en los molares inferiores (carácter 58): Como se mencionó arriba, el adelgazamiento de los molariformes inferiores en la evolución de *Lagostomus* fue notado por Vucetich (1984). En el clado Lagostominae se observan molariformes inferiores moderadamente comprimidos anteroposteriormente. En el clado que incluye a *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. euplasius*, *L. laminosus* y *L. incisus* los molariformes inferiores son marcadamente comprimidos anteroposteriormente, siendo muy comprimidos en el clado *L. incisus*+*L. laminosus*. Por lo tanto, la compresión anteroposterior progresiva de los molariformes inferiores se dio en una línea evolutiva que culmina con las especies *Lagostomus incisus* y *L. laminosus*.

Grosor del esmalte (carácter 61): Se ha propuesto (Vucetich, 1989; Kramarz, 2002) que hay un adelgazamiento progresivo de la banda de esmalte en la evolución de la familia Chinchillidae; con un adelgazamiento general pero particularmente pronunciado en determinados lugares (caras labial y posterior de cada lámina en los molariformes superiores, y lingual y anterior de cada lámina los inferiores). En este estudio se comprobó que hay un progresivo adelgazamiento del esmalte. En el *outgroup* y el *stem* Chinchillidae (i.e. las especies de “*Eoviscaccia*”) el esmalte es grueso. En *crown* Chinchillidae el esmalte es moderado, y en Chinchillinae y *Lagostomus* el esmalte es delgado.

7.2.8. Calibración estratigráfica y diversificación de Chinchillidae

Se utilizaron dos medidas para cuantificar el grado de ajuste entre la información temporal contenida en el registro fósil y el árbol filogenético obtenido.

Por un lado, se utilizó una modificación del índice MSM (*Manhattan Stratigraphic Measure*) originalmente propuesto por Siddall (1998). Esta modificación (MSM*) del índice MSM fue propuesta por Pol y Norell (2001) y se basa en la medición del número y extensión de linajes fantasmas. El MSM* se calcula de una manera similar al índice de consistencia (IC) del carácter “edad” de la siguiente manera:

$$\text{MSM}^* = \text{Lm}/\text{L0}$$

donde **Lm** es la longitud mínima (cantidad de linajes fantasmas) para los datos en cualquier topología, y **L0** es la longitud real obtenida optimizando el carácter “edad” en

los árboles filogenéticos derivados de los datos morfológicos obtenidos independientemente de la edad de los taxones (Pol et al., 2004).

El otro índice utilizado fue el GER (*Gap Excess Ratio*) propuesto por Wills (1999), que se calcula de manera similar al índice de retención (IR) del carácter “edad”, de la siguiente manera:

$$GER = (LM - L0) / (LM - Lm)$$

donde **LM** es la longitud máxima para el carácter “edad” en una topología, **Lm** es la longitud mínima para el carácter “edad” en una topología y **L0** es la longitud real obtenida optimizando el carácter “edad” en los árboles filogenéticos obtenidos de manera independiente (Pol et al., 2004).

Para calcular ambos índices se utilizó el *script* MSM.RUN en el programa TNT.

Los valores obtenidos para el árbol de consenso resultante del análisis cladístico (MSM*= 0,33 y GER=0,85) son significativamente diferentes de lo esperable en una distribución de edades al azar, lo que permite inferir que el ajuste estratigráfico es confiable.

Analizando el árbol filogenético calibrado estratigráficamente (figura 5.13) se observan tres eventos principales de radiación. El primer evento de radiación habría comenzado al menos en el Oligoceno temprano, como es evidenciado por la diversificación de las especies de “*Eoviscaccia*”. El segundo evento ocurrió en el Mioceno temprano, con la aparición de las subfamilias Chinchillinae y Lagostominae. El tercer evento ocurrió en el Mioceno tardío con la aparición y radiación del género *Lagostomus*.

En el Oligoceno temprano (Tinguiririquense) ocurre el primer evento de radiación que involucra a la diversificación de las especies de “*Eoviscaccia*”. Estas especies protohypsodontes representan la radiación basal de la familia Chinchillidae y comparten características con otros Chinchilloideos como *Garridomys* y *Loncolicu* (ver Kramarz et al., 2013; Vucetich et al., 2014).

El segundo evento de radiación ocurrió en el Mioceno temprano (“Pinturense”-Santacruceño) con la aparición de las subfamilias Chinchillinae y Lagostominae, ambas euhypsodontes. La diversificación temprana de Lagostominae está bien documentada en el registro fósil, por las especies de *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*”. El largo linaje *fantasma* en la base de Chinchillinae observado en

este análisis (ver figura 5.13) es parcialmente completado por el registro más antiguo de esta subfamilia, un Chinchillidae indet. del Mioceno temprano de Chile (ver Flynn et al., 2008).

El tercer evento de diversificación habría ocurrido en el Mioceno tardío (Chasiquense), con la aparición y radiación del género *Lagostomus*. Este evento coincide con el desarrollo de pastizales en el Área Pampeana, que tradicionalmente se conoce como Edad de las Planicies Australes (e.g. Ortiz Jaureguizar, 1998; Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

Capítulo VI – Bioestratigrafía y biogeografía

Capítulo VI – Bioestratigrafía y biogeografía

6. 1. Bioestratigrafía

Los chinchillidos conforman uno de los grupos más abundantes en las asociaciones de vertebrados continentales del Cenozoico de Argentina (e.g. Bondesio et al., 1980; Vucetich, 1986; Vucetich y Verzi, 1995; Cione y Tonni, 2001). Sin embargo, éstos no han sido particularmente considerados en trabajos bioestratigráficos o bien su inclusión se ha restringido a uno o dos géneros y/o subgéneros de esta familia (e.g. Kraglievich, 1952; Cione y Tonni, 2001; Cione et al., 1999). Esto se debe principalmente a que el estudio de su sistemática ha recibido escasa atención, particularmente a nivel de especie, en comparación con el de otros grupos de roedores caviomorfos tales como los Erethizontidae (e.g. Candela, 1999, 2000, 2003, 2004; Candela y Vucetich, 2002), Hydrochoeridae (e.g. Deschamps et al., 2007, 2009), Octodontidae (e.g. Verzi et al. 2002, 2010), Echimyidae (e.g. Olivares et al., 2012), Ctenomyidae (e.g. Quintana, 2004; Verzi et al., 2004, 2006) y “Eocardiidae” (e.g. Pérez, 2010a, b; Pérez et al., 2010, 2012).

Una vez estudiada en detalle la sistemática de los chinchillidos fósiles (ver Capítulo 4), en este capítulo se revisó la procedencia estratigráfica del material estudiado y de los registros mencionados en la bibliografía, y se analizó la utilidad de las especies de lagostominos fósiles como posibles herramientas bioestratigráficas. Para esto se utilizó el caso de estudio de las especies de *Lagostomus* del Plioceno-Holoceno de la provincia de Buenos Aires. Se utilizó el género *Lagostomus* ya que es uno de los caviomorfos más abundantemente representados en el Cenozoico tardío de esa región.

6. 1. 1. Contexto geológico y registro fósil de la familia Chinchillidae

Los pisos continentales del Cenozoico propuestos por Ameghino (e.g. 1889, 1903, 1909) siguen hoy constituyendo, con algunas modificaciones, el esquema básico de la escala temporal sudamericana (e.g. Pascual et al., 1965b; Marshall et al., 1983, 1984; Cione y Tonni, 1995a, b, c, 1996, 1999, 2001, 2005; Tonni y Cione, 2001; Deschamps, 2005; Cione et al., 2007; Esteban et al., 2014).

Para el Oligoceno-Mioceno tardío se reconocen nueve Edades Mamífero Continentales Sudamericanas (o SALMAS, por su nombre en inglés: South American

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

Land Mammal Ages); algunas de las cuales no están formalmente aceptadas por lo que aparecen entre comillas (ver figura 6.1). La mayor parte de las edades mamífero fueron definidas en la Patagonia, aunque algunas han sido reconocidas fuera de la Argentina.

Para el Mioceno tardío-Holoceno se han propuesto nueve Pisos/Edades (unidades cronoestratigráficas) y trece biozonas (unidades bioestratigráficas) (e.g. Cione y Tonni, 1995a, b, 2001). Todas las biozonas fueron propuestas para el Área Pampeana, aunque se han identificado biozonas locales para el noroeste de Argentina, Córdoba y sudoeste de Buenos Aires (Verzi et al., 2004; Deschamps, 2005; Reguero y Candela, 2011; Cruz, 2012; Tomassini et al., 2013; Esteban et al., 2014; ver figura 6.2). Las edades absolutas de los límites entre muchos de los pisos/edades están aún en discusión (e.g. Reguero y Candela, 2011; Tomassini et al., 2013).

Edad Mamífero Tinguiririquense (Oligoceno temprano)

La Edad Mamífero Tinguiririquense es considerada de antigüedad Oligoceno temprano (figura 6.1), entre 31,5 y 36 Ma (Flynn y Wyss, 1998). Esta edad fue definida en la base de la Formación Abanico (valle del río Tinguiririca, Chile; Flynn et al., 2003; ver figura 1.3), donde se reconoció a “*Eoviscaccia*” *frassinettii* (Bertrand et al., 2012), el registro más antiguo de la familia Chinchillidae (Flynn et al., 2003; Croft et al., 2008).

No hay por el momento registros en Argentina de chinchillidos Tinguiririquenses.

Edad Mamífero Deseadense (Oligoceno tardío)

Esta edad mamífero se asigna al Oligoceno tardío (figura 6.1), y existen numerosas dataciones indicando diferentes edades para el Deseadense, abarcando un lapso en Argentina entre 29 y 26 Ma (Flynn y Swisher, 1995), entre 34 y 21 Ma (Marshall et al., 1986), o entre 29,2 y 26,3 Ma en Gran Barranca (Ré et al., 2010). Según Dunn et al. (2013) la edad del Deseadense podría tener un rango mínimo de 29,4-24,2 Ma, extendiéndose posiblemente hasta 30-23 Ma.

De niveles deseadenses de la Formación Sarmiento, en la localidad de Cabeza Blanca (provincia del Chubut; ver figura 1.4), provienen restos de “*Eoviscaccia*” *australis* (Vucetich, 1989).

En la Formación Fray Bentos, definida originalmente en Uruguay pero con afloramientos en las provincias de Corrientes y Entre Ríos en Argentina, se registró una asociación faunística deseadense (e.g. Bond et al., 1998). Restos asignados a “*Eoviscaccia*” sp. fueron recuperados de la Formación Fray Bentos, en los arroyos María Grande y Ávalos (provincia de Corrientes; Bond et al., 1998; ver figura 1.4).

De la fauna de Lacayani (Bolivia; ver figura 1.3), también considerada de edad Deseadense, provienen restos asignados a “*Eoviscaccia*” *boliviana* (Vucetich, 1989).

Edad Mamífero Colhuehuapense (Mioceno temprano)

Esta Edad Mamífero fue definida en Gran Barranca (provincia del Chubut), en el Miembro Colhue-Huapi. Su edad, entre 21 y 19 Ma (Flynn y Swisher, 1995), 19 y 18 Ma (Marshall et al., 1986), 20,2 y 20 Ma (Ré et al., 2010) o 21 y 20,5 (Dunn et al., 2013), se restringe al Mioceno temprano (figura 6.1).

“*Eoviscaccia*” *australis* es registrada en diversas unidades colhuehuapenses de Argentina tales como: el Miembro Trelew de la Formación Sarmiento, en la localidad de La Cantera (provincia del Chubut; Kramarz, 2001a; ver figura 1.4), la Formación Cerro Bandera, en las localidades de Sierra del Portezuelo Norte y Cerro Bayo Mesa (provincia del Neuquén; Kramarz et al., 2005), y en sedimentos colhuehuapenses de Paso Córdoba (provincia de Río Negro; Vucetich et al., 2010a; ver figura 1.4).

Restos de chinchillidos indeterminados han sido registrados en la Formación Cerro Bandera (provincia del Neuquén, Argentina; Kramarz y Vucetich, 2009) y en Gaiman (provincia del Chubut, Argentina; Vucetich y Verzi, 1993).

Mioceno temprano a medio

En la Formación Cura-Mallín (Laguna del Laja, Chile; ver figura 1.3) se han registrado *Prolagostomus* sp., *Prolagostomus* sp. nov. y lagostominos indeterminados (Flynn et al., 2008). Los restos de *Prolagostomus* fueron hallados en los niveles superiores (Tcm3 a Tcm5) mientras que los lagostominos indeterminados fueron recuperados de los niveles inferiores (Tcm1-Tcm2) y del nivel Tcm3. La base del nivel Tcm5 fue datada en 14,5 Ma ($\pm 0,5$), mientras que dataciones del nivel Tcm1 indica una antigüedad de 19,8 Ma ($\pm 0,4$) (ver Flynn et al., 2008). De acuerdo a estas dataciones, el nivel Tcm5 podría asignarse al Colloncureense y el nivel Tcm1 al Colhuehuapense.

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

“Pinturensis” (Mioceno temprano temprano, pre-Santacrucesis)

La fauna de la Formación Pinturas, aflorante en el valle inferior del río Pinturas (provincia de Santa Cruz), es asignada informalmente a la “Edad Pinturensis” (Mioceno temprano temprano; e.g. Kramarz, 2002, 2006a, b; Kramarz y Bellosi, 2005). La llamada fauna “Astrapothericulense” (Ameghino, 1906) es interpretada como más antigua que la registrada en la Formación Santa Cruz (e.g. Ameghino, 1906; Kramarz, 2002, 2006a), estratotipo de la Edad Santacrucesis. La edad del “Pinturensis” fue calculada en 19,04-16.5 Ma (Kramarz et al., 2010), aunque trabajos recientes estiman una edad entre 19,04 y 17,5 Ma (Dunn et al., 2013).

En la Formación Pinturas se reconocieron restos de *Prolagostomus* sp. provenientes de Gobernador Gregores, Los Toldos Sur y Los Toldos Norte (provincia de Santa Cruz, Argentina; ver figura 1.4), con características más primitivas que las de las especies santacrucesis (Kramarz, 2002), y que fueron en este trabajo de Tesis referidos a *Prolagostomus* sp. 1 (ver Capítulo 4). Procedente de esta unidad también se recuperó un chinchillido indeterminado en la localidad Los Toldos Norte (Kramarz, 2002).

En la Formación Carrere (provincia del Neuquén, Argentina), de edad pre-Santacrucesis, se hallaron restos que fueron referidos a *Prolagostomus* (Garrido et al., 2009).

Edad Mamífero Santacrucesis (Mioceno temprano tardío)

La localidad tipo de la Formación Santa Cruz es Monte León (provincia de Santa Cruz), pero no ha sido definida formalmente como localidad tipo de la Edad Santacrucesis. Se ha propuesto una antigüedad de 17,5 a 16,3 Ma para la Edad Santacrucesis (Flynn y Swisher, 1995), que correspondería al Mioceno temprano tardío.

En la Formación Santa Cruz los lagostominos son muy abundantes. Se han registrado “*Pliolagostomus*” *notatus* Ameghino 1887 y dos especies de *Prolagostomus* (*Pr. pusillus* y *Pr. obliquidens*; e.g. Ameghino, 1887, 1889; Scott, 1905; ver Capítulo 4).

Restos asignados a *Prolagosotmus* sp. fueron recuperados de la Formación Cerro Boleadoras (provincia de Santa Cruz; Vucetich, 1994; ver figura 1.4), y del “nivel

portador Las Hornillas” de la Formación Chinchas (provincia de San Juan, Argentina; López et al., 2011).

En la Formación Chucal (Chile; ver figura 1.3), referida al Santacrucense (Croft et al., 2004), se registraron restos indeterminados de Chinchillinae, siendo el representante más antiguo de la subfamilia (Flynn et al., 2002).

Mioceno medio

En la sección inferior de la Formación Aisol (provincia de Mendoza, Argentina), de edad Friasense-Colloncureense, se recuperaron restos de lagostominos asignados a *Prolagostomus* o “*Pliolagostomus*” (Forasiepi et al., 2011).

En la localidad de Cerdas, Bolivia, de Edad “Friasense”/Colloncureense se han registrado restos de lagostominos indeterminados asignables a *Prolagostomus* o “*Pliolagostomus*” (Croft et al., 2009).

“Friasense” (Mioceno medio – Friasense sensu stricto)

La Edad Mamífero “Friasense”, cuyo concepto ha variado notablemente (para un resumen de los cambios en el uso de término “Friasense” ver Vucetich, 1984), incluye los sedimentos aflorantes en el río Frías (Argentina).

En la Formación Río Frías, en el río Sengerr (provincia de Chubut, Argentina), se hallaron restos de *Prolagostomus pusillus* (Vucetich, 1984).

Edad Mamífero Colloncureense (Mioceno medio)

A la Edad Colloncureense (figura 6.1) se refieren las faunas recuperadas de la Formación Collón Cura, aflorante en la cuenca del río Limay, en las provincias de Neuquén y Río Negro. Las dataciones indican una antigüedad de 15,5 a 14 Ma (Flynn y Swisher, 1995; Mioceno medio).

“*Pliolagostomus*” *friasensis* es registrada en la Formación Collón Curá, aflorante en las barrancas del río Collón Curá (provincia del Neuquén; Vucetich, 1984) y en Pilcaniyeu Viejo, Estancia Criado, Cerro San Antonio, Estancia Los Sauces e Ingeniero Jacobacci (provincia de Río Negro; Vucetich, 1984; Kramarz et al., 2011). “*Pliolagostomus*”? sp. se reconoce en las barrancas del río Collón Curá (provincia del Neuquén; Vucetich, 1984). *Prolagostomus pusillus* y *Prolagostomus* sp. fueron

registradas en las barrancas del río Collón Curá y en Cañadón del Tordillo (provincia del Neuquén; Vucetich, 1984; Vucetich et al., 1993; Kramarz et al., 2011), y *Prolagostomus rosendoi* en Cantera 27 de Septiembre (Ingeniero Jacobacci, provincia de Río Negro; Vucetich, 1984; ver figura 1.4).

En la Formación Nazareno (Estación Arenales, Bolivia) se registró *Prolagostomus* sp. (Marshall y Sempere, 1991).

Edad Mamífero Laventense (Mioceno medio)

La Edad Laventense, definida para la fauna de La Venta, Colombia, es referida al Mioceno medio (13,5 a 11,6 Ma; Flynn y Wyss, 1998).

La única asociación en América del Sur que sería asignable al Laventense, además de la de La Venta, es la fauna de Quebrada Honda, en Bolivia (Croft, 2007). Esta última fauna incluye restos de *Prolagostomus* (Marshall y Sempere, 1991; Croft et al., 2011).

Edad Mamífero Mayoense (Mioceno tardío)

Con una antigüedad estimada entre 10 y 11,8 Ma (Flynn y Swisher, 1995), la Edad Mayoense fue definida para la Formación Río Mayo, aflorante en Patagonia (provincia del Chubut, Argentina).

No hay registros conocidos de chinchillidos mayoenses.

Piso/Edad Chasiquense (Mioceno tardío)

El estratotipo del Piso/Edad Chasiquense corresponde a la Formación Arroyo Chasicó, aflorante en el área de la desembocadura del arroyo Chasicó (provincia de Buenos Aires, Argentina). Esta formación fue dividida en dos miembros: el Miembro Vivero, más antiguo (entre 10 y 9,5 Ma), y el Miembro Las Barrancas, más moderno (entre 9,5 y 8,7 Ma; Cione et al. 2000) (figura 6.2). Cada uno de estos miembros fue reconocido sobre la base de la identificación de sus faunas características (Viverense y Barranquense) definidas por la “Zona de *Chasicotherium rothi*” y la “Zona de *Chasicotatus ameghinoi*” respectivamente (Cione y Tonni, 2001). Sin embargo, estudios recientes sostienen que no hay evidencias litofaciales para dividir la Formación Arroyo Chasicó en los dos miembros antes mencionados (Zárate et al., 2007).

En la Formación Arroyo Chasicó (provincia de Buenos Aires; ver figura 1.4), se han registrado lagostominos de pequeño tamaño, los cuales fueron referidos a *Lagostomus (Lagostomopsis)* sp. (Pascual, 1966), o considerados como Lagostominae indet. (Bondesio et al., 1980). En este trabajo, estos lagostominos fueron asignados a *Lagostomus* sp. nov. A (ver Capítulo 4).

En la Formación Huachipampa (Loma del Camello, provincia de San Juan, Argentina; ver figura 1.4), asignada al Chasiquense (Pascual y Bondesio, 1963) y con una edad aproximada de 8 a 9,5 Ma (Milana et al., 2003), se hallaron restos de *Lagostomus* sp. nov. A. (ver Capítulo 4).

En la Asociación A de la Formación Loma de Las Tapias (provincia de San Juan; ver figura 1.4), considerada de edad Chasiquense, se registró *Lagostomus* sp. (= *Lagostomopsis*) (ver Contreras y Baraldo, 2011).

Piso/Edad Huayqueriense (Mioceno tardío)

El Huayqueriense Inferior está definido por la “Zona de *Macrochorobates scalabrini*” (Cione y Tonni, 2001; ver figura 6.2). El Huayqueriense Superior tiene su mejor representación faunística en las capas “Araucanianas” de Catamarca y en la “formación” Epecuén en la región Pampeana (Cione y Tonni, 2001).

Para el noroeste argentino se definió la “Biozona de Asociación de *Proeuphractus limpidus-Paleuphractus argentinus-Chasicotatus ameghinoi*”, cuya localidad tipo es Puerta de Corral Quemado, Catamarca (Esteban et al., 2014; ver figura 6.2). Su edad está entre 8,7 Ma y 7,14 Ma, y durante este lapso se depositó el Miembro El Jarillal de la Formación Chiquimil (Esteban et al., 2014). Esta biozona coincide aproximadamente con el Piso/Edad Huayqueriense (Esteban et al., 2014).

La “Zona de *Xenodontomys ellipticus*”, Huayqueriense Superior (sensu Deschamps, 2005; Mioceno tardío), ha sido reconocida para el sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Verzi et al., 2004; Deschamps, 2005), siendo su área tipo Cantera Seminario en Grünbein, y su estratotipo la Unidad 2.

En el “Araucanense” del Valle de Santa María (provincia de Catamarca, Argentina; ver figura 1.4) se registró *Lagostomus pretrichodactyla* y otras dos especies (*Viscaccia angulata* y *V. insolita*; Rovereto, 1914), que fueron sinonimizadas con la primera de estas especies (Marshall y Patterson, 1981; Rasia et al., 2013 y Capítulo 4).

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

Marshall y Patterson (1981) reconocieron la presencia de *L. pretrichodactyla* en la Formación Andalhuala (provincia de Catamarca) en niveles de alrededor de 6,02 Ma (Mioceno tardío alto; Rasia et al., 2013).

En sedimentos “araucanenses” de las Huayquerías de San Carlos (provincia de Mendoza, Argentina) se hallaron restos que fueron referidos a *Lagostomus pretrichodactyla* y a *Lagostomus* sp. (= *Lagostomopsis*) (Rovereto, 1914). En la Formación Huayquerías (provincia de Mendoza) se hallaron restos de *Lagostomus pretrichodactyla* (Forasiepi et al., 2014).

Del Miembro El Jarillal de la Formación Chiquimil (provincia de Catamarca, Argentina), con una edad entre 8,7 Ma y 7,14 Ma (Esteban et al., 2014), provienen restos de *Lagostomus* sp. (= *Lagostomopsis*) (Herbst et al., 2000; Esteban et al., 2014).

En la Formación Salicas (Sierras de Velasco, provincia de La Rioja, Argentina) se hallaron restos que fueron referidos a *Lagostomus* cf. *pretrichodactyla* (Tauber, 2003; Tauber, 2005), y a *Lagostomus* sp. (= *Lagostomopsis*) (Brandoni et al., 2012).

La Formación Cerro Azul, en la provincia de La Pampa, fue asignada al Huayqueriense (e.g. Goin et al., 2000; Visconti et al., 2010). La “formación” Epecuén, aflorante en las provincias de La Pampa y Buenos Aires, ha sido considerada sinónimo de la Formación Cerro Azul, al menos aquellos sedimentos reconocidos en ciertas localidades (e.g. Salinas Grandes de Hidalgo; Goin et al., 2000). En la Formación Cerro Azul, en la localidad de Salinas Grandes de Hidalgo (provincia de La Pampa; ver figura 1.4) se hallaron restos de *Lagostomus* (= *Lagostomopsis*) (Goin et al., 2000) y *L. pretrichodactyla* (ver Capítulo 4).

En el “Conglomerado Osífero” de la Formación Ituzaingó (provincia de Entre Ríos, Argentina; ver figura 1.4), considerado de Edad Huayqueriense (Cione et al., 2000) o asignado al Mioceno tardío (e.g. Brandoni, 2013), se han reconocido dos especies (ver Nasif et al., 2013; ver Capítulo 4): *L. antiquus*, y *L. laminosus* (Ameghino, 1883, 1891).

Restos de *Lagostomus* han sido registrados en la Asociación B de la Formación Loma de Las Tapias (provincia de San Juan, Argentina; Contreras y Baraldo, 2011; ver figura 1.4).

En niveles huayquerienses de la Formación Puerto Madryn (Península Valdés, provincia del Chubut, Argentina; ver figura 1.4) se registraron restos de *Lagostomus* sp. (= *Lagostomopsis*) (Dozo et al., 2002; Cione et al., 2005).

En los Estratos Muyu-Huasi (Muyu-Huasi, Bolivia; ver figura 1.3) de posible edad Huayqueriense, se encontraron restos de *Lagostomus* (Marshall y Sempere, 1991).

En el Departamento de San José, Uruguay (ver figura 1.3), proveniente de la “litofacies Kiyú” de la Formación Camacho (ver Sprechmann et al., 2000), se registró un lagostomino que fue identificado como “*Lagostomus spicatus*” (Francis y Mones, 1965), pero posteriormente su asignación específica fue puesta en duda (Rasia y Candela, 2013a).

Pisos/edades Montehermosense-Chapadmalalense (Mioceno tardío – Plioceno tardío)

Para este lapso de tiempo han sido reconocidas unidades bioestratigráficas en diferentes áreas de la Argentina.

Se ha propuesto la “biozona de asociación de *Nonotherium hennigi-Propanochthus bullifer*” para la provincia de Córdoba, que sería correlacionable con el intervalo Montehermosense-Chapadmalalense de la Región Pampeana (Cruz, 2012; ver figura 6.2).

La “Biozona de Apogeo de *Vassallia maxima-Pseudoplateaomys-Pithanotomys*” propuesta recientemente (Esteban et al., 2014), cuya localidad tipo es Puerta de Corral Quemado, provincia de Catamarca, abarca desde el Messiniano alto al Zancleano (entre 5,64 – 3,66 Ma.; ver figura 6.2). Durante este lapso se depositó el tercio superior de la Formación Andalhuala (Esteban et al., 2014).

Lagostomus fue registrado en los estratos superiores del Tramo Superior de la Formación El Cajón (provincia de Catamarca, Argentina), los cuales, por su asociación faunística, fueron asignados al Plioceno (Parra y Morales, 2003). Fue registrado también en sedimentos del Mioceno/Plioceno de El Molino (provincia de Tucumán, Argentina; Nasif et al., 2003); en la Formación Brochero (provincia de Córdoba, Argentina), asignada al Montehermosense (Álvarez y Tauber, 2003) o al Montehermosense-Chapadmalalense (Cruz, 2012); y en sedimentos pliocenos de Las Caleras (provincia de Córdoba, Argentina; Tauber et al., 1997; Tauber, 2000).

En la “Formación” Irene (ver Prevosti y Pardiñas, 2009 para una discusión acerca de la edad de esta unidad), en la localidad de Cascada Grande (Buenos Aires, Argentina) se han registrado *L. incisus* (Rasia y Candela, 2013a) y *L. euplasius* (Frenguelli, 1928 y este trabajo).

Piso/Edad Montehermosense (Mioceno tardío - Plioceno temprano)

El Piso/Edad Montehermosense fue definido por la “Biozona de *Trigodon gaudryi*” (Cione y Tonni, 1995a; ver figura 6.2), la cual es coincidente con el “Hermosense típico” (Vignati, 1925; Bonaparte, 1960) y con la “Unidad Litoestratigráfica I” (Fidalgo y Tonni, 1982; Tonni et al., 1992) de la Formación Monte Hermoso, ubicándose la sección tipo en la localidad de Farola Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires). La “Biozona de *Neocavia depressidens*”, base del Chapadmalalense Inferior (Plioceno inferior), fue reconocida para la fauna proveniente de los niveles superiores de la Formación Monte Hermoso (Cione y Tonni, 1995a; ver más abajo y figura 6.2).

Por otra parte, estudios geológicos (Zavala, 1993; Zavala y Navarro, 1993) y paleontológicos (Deschamps et al., 2012) no apoyan una separación de la Formación Monte Hermoso en subdivisiones de diferentes edades. Tomassini et al. (2013) propusieron la “Zona de *Eumysops laeviplicatus*” como base bioestratigráfica del Piso/Edad Montehermosense, invalidando las biozonas de *Trigodon gaudryi* y *Neocavia depressidens*, incluyendo también al Chapadmalalense Inferior de Cione y Tonni (1995c), y restringiendo además el Piso/Edad Montehermosense al Plioceno temprano (ver figura 6.2).

Para la Edad Montehermosense Inferior (*sensu* Deschamps, 2005; Plioceno temprano) se ha propuesto la “Zona de *Actenomys priscus* – *Plohophorus cuneiformis*” con área tipo en Las Oscuras (figura 6.2). Esta biozona se correlacionaría con la fauna de la Formación Saldungaray, aflorante en Balneario Saldungaray (Deschamps, 2005). Esta biozona es además en parte coincidente con la “Zona de *Trigodon gaudryi*” (Deschamps, 2005).

Para el Montehermosense Inferior (*sensu* Cione y Tonni, 1995a, 2001; Mioceno tardío) del Noroeste de Argentina se propuso la “Zona de *Cyonasua brevirostris*” (Reguero y Candela, 2011; ver figura 6.2).

La “Biozona de Asociación de *Paraeuphractus prominens-Cardiomyx ameghinorum-Cardiatherium*”, cuya localidad tipo es Puerta de Corral Quemado, abarca desde 7,14 hasta los 5,64 Ma (Esteban et al., 2014; figura 6.2). Durante este lapso se depositaron los dos tercios inferiores de la Formación Andalhuala (Esteban et al., 2014).

No hay un consenso sobre la edad absoluta del Piso/Edad Montehermosense, y mientras algunos autores consideran una edad Mioceno tardío-Plioceno temprano (e.g. Reguero y Candela, 2011), otros estiman una edad Plioceno temprano (e.g. Tomassini et al., 2013).

En la Formación Monte Hermoso, aflorante en la localidad de Farola Monte Hermoso (ver figura 1.4), se ha registrado *L. incisus* (Ameghino, 1888; Rasia y Candela, 2013a). Algunos de los restos provienen de la sección superior (Chapadmalalense Inferior; *sensu* Cione y Tonni, 1995a), pero otros restos carecen de procedencia estratigráfica precisa, por lo que podrían provenir de la sección inferior de la Formación Monte Hermoso (Montehermosense; *sensu* Cione y Tonni, 1995a). “*Lagostomus spicatus*”, de la misma unidad (Ameghino, 1888), fue sinonimizada con *L. incisus* (Rasia y Candela, 2013a). En la Formación Monte Hermoso también se han hallado restos de *L. euplasius*, sin procedencia precisa dentro de la unidad (ver Capítulo 4).

En Paraje Las Oscuras, provincia de Buenos Aires (ver figura 1.4), se registró *Lagostomus* sp. (= *Lagostomopsis*) en una asociación faunística asignada al Montehermosense (Deschamps, 2003, 2005). Estos materiales son considerados aquí como pertenecientes a *Lagostomus incisus* (ver Capítulo 4).

En la Formación Umala (Bolivia; ver figura 1.3), asignada al Montehermosense, se hallaron restos que fueron referidos a Lagostominae indeterminados (Marshall y Sempere, 1991).

Piso/Edad Chapadmalalense (Plioceno temprano - Plioceno tardío)

El Chapadmalalense Inferior fue definido por la “Biozona de *Neocavia depressidens*” (Cione y Tonni, 1995a; figura 6.2) registrada en la Formación Monte Hermoso, y es coincidente (ver Cione y Tonni, 1995a) con el “Chapadmalense” (*sensu* Vignati, 1925), el “miembro limolitas claras” + “miembro de las limolitas

estratificadas” (Bonaparte, 1960) y con la “Unidad Litoestratigráfica II” (Fidalgo y Tonni, 1982; Tonni et al., 1992).

Otros estudios indican que la Formación Monte Hermoso está representada en su totalidad por niveles Montehermosenses (Zavala, 1993; Deschamps et al., 2012; Tomassini et al., 2013; ver más arriba).

Cione y Tonni (1995a) propusieron la “Biozona de *Neocavia depressidens*” de manera tentativa, advirtiendo que es probable su correlación con la “Biozona de *Paraglyptodon chapadmalensis*” (Chapadmalalense Superior).

El Chapadmalalense Superior está definido por la “Biozona de *Paraglyptodon chapadmalensis*” (Cione y Tonni, 1995a; figura 6.2). Abarca gran parte de la “Formación” Chapadmalal, entre Mar del Plata y Miramar (provincia de Buenos Aires; Kraglievich, 1952), y es coincidente con la Aloformación Playa San Carlos (Zárate, 1989), abarcando los Paleosuelos 1 a 5 (ver Cione y Tonni, 1995a).

En los niveles superiores de la Formación Monte Hermoso (Chapadmalalense Inferior *sensu* Cione y Tonni, 1995a) se hallaron restos de *Lagostomus incisus* (Rasia y Candela, 2013a); nótese que, como se dijo más arriba, la edad de estos niveles podría corresponder al Montehermosense (ver Tomassini et al., 2013).

En la Formación Chapadmalal (Chapadmalalense Superior), en diversas localidades entre Mar del Plata y Miramar (provincia de Buenos Aires, Argentina; ver figura 1.4), se han registrado *L. incisus*, *L. compressidens* y *L. euplasius* (Rasia y Candela, 2013a, b, en prep. y Capítulo 4), de las cuales las últimas dos fueron descritas por Ameghino (1908) para el “Piso Chapadmalalense”.

La edad de la “Formación” Irene, aflorante en las márgenes del río Quequén Salado (provincia de Buenos Aires) ha sido muy discutida (ver Rasia y Candela, 2013a; Prevosti y Pardiñas, 2009). Esta unidad incluiría niveles Huayquerienses (e.g. Verzi et al., 2003, 2008), Montehermosenses (Deschamps et al., 2012) y Chapadmalalenses (e.g. Goin et al., 1994; Goin y Pardiñas, 1996; Rasia y Candela, 2013a). De esta unidad provienen restos de *Lagostomus incisus* y *Lagostomus euplasius* (Rasia y Candela, 2013a, ver Capítulo 4)

En la “Fauna Local Quequén Grande”, en Paso Otero (provincia de Buenos Aires, Argentina) se registraron restos asignados a *Lagostomus* sp. (= *Lagostomopsis*) (Prado y Cerdeño, 1998), los cuales fueron aquí referidos a *Lagostomus incisus* (ver Capítulo 4).

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

La Fauna Local Quequén Grande fue referida al Chapadmalalense Inferior por lo que si se acepta la propuesta de Tomassini et al. (2013), ésta sería asignable al Montehermosense.

La Formación Río Quinto, aflorante en las márgenes del río Quinto (provincia de San Luis), ha sido referida al Plioceno (e.g. Di Paola, 1994). En la cantera Díaz Nogarol (ver figura 1.4) se recuperaron restos de lagostominos que fueron referidos a *Lagostomus* sp. (= *Lagostomopsis*), conjuntamente con una asociación faunística que indica una edad Chapadmalalense (Prado et al., 1998).

En la Formación Maldonado (Departamento de Maldonado, Uruguay; ver figura 1.3), referida al Plioceno, se recuperaron restos de lagostominos que fueron asignados a *Lagostomus aznaresi* Rusconi 1934, pero que posteriormente fueron referidos a *L. euplasius* (Francis y Mones, 1966).

Piso/Edad Marplatense (Plioceno tardío – Pleistoceno temprano)

Subpiso/Subedad Barrancalobense. Basada en la “Zona de *Platygonus scagliai*” (figura 6.2) y coincidente con los Paleosuelos 7 a 9 de Zárate (1989); coincide aproximadamente con la “formación” Barranca de los Lobos de Kraglievich (1952). La localidad tipo se encuentra en Barranca Parodi, cerca de Miramar (Cione y Tonni, 2001). En la Formación Barranca de los Lobos (Subpiso/Subedad Barrancalobense, provincia de Buenos Aires) hay registros de *Lagostomus* sp. (Pascual, 1966; Vucetich y Verzi, 1995).

Subpiso/Subedad Vorohuense. Basada en la “Zona de *Akodon (Akodon) lorenzini*” (figura 6.2), se extiende entre el Paleosuelo 9 y el 11 de Zárate, 1989; coincide aproximadamente con la “formación” Vorohué de Kraglievich (1952) con localidad tipo en Barranca Parodi, cerca de Miramar (Cione y Tonni, 2001). En la Formación Vorohué (provincia de Buenos Aires) se ha registrado *Lagostomus* sp. (Albino y Quintana, 1992). De esta unidad se recuperaron restos de *Lagostomus euplasius*, pero su procedencia estratigráfica no es precisa (ver Capítulo 4).

Subpiso/Subedad Sanandresense. Basada en la “Zona de *Ctenomys chapadmalensis*” (figura 6.2), abarca entre el Paleosuelo 11 a 13 (Zárate, 1989). Coincide aproximadamente con la “formación” San Andrés de Kraglievich (1952). La localidad tipo se encuentra en Punta San Andrés, entre Miramar y Mar del Plata (Cione

y Tonni, 2001). No hay registros de lagostominos en la Formación San Andrés (ver Verzi y Quintana, 2005).

Pleistoceno - Holoceno

En sedimentos pleistocenos (Ensenadense-Lujanense) de San Francisco (provincia de Córdoba, Argentina) se registró *Lagostomus* sp. (Cruz et al., 2009).

Para el Pleistoceno de Uruguay (ver figura 1.3) se han citado restos de *Lagostomus* sp. en los departamentos de San José (Kraglievich, 1932) y Colonia (Rusconi, 1934), y restos de *Lagostomus maximus* en el Departamento de Canelones (Jones, 1956).

En depósitos del Pleistoceno tardío-Holoceno, en cavernas del área de Lagoa Santa (Minas Gerais, Brasil), se han hallado restos que fueron referidos a *Lagostomus brasiliensis* (Lund, 1841), pero el material tipo de esta especie se encuentra perdido (ver Mones, 1986) y su pertenencia a la familia Lagostominae es dudosa (e.g. Kerber et al., 2011).

En cuevas de alta montaña con depósitos pleistocenos, en Perú, hay registros del género viviente *Lagidium* (Marshall et al., 1984; Walton, 1997).

Ensenadense (Pleistoceno temprano – Pleistoceno medio)

Está basado en la “Zona de *Tolypeutes pampaeus*” (Cione y Tonni, 1999; figura 6.2). El límite inferior está dado por la base de la “formación” Miramar, aflorante en Chapadmalal (Cione y Tonni, 2001). La Formación Ensenada, en el noreste del área Pampeana, coincide con la “Zona de *T. pampaeus*” (Cione y Tonni, 2001). Estudios de la Formación Miramar indicaron una edad entre Cron C1r y C2r (“Matuyama”) (Orgeira, 1990). Otros niveles con fauna Ensenadense fueron referidos a la sección superior del Cron “Matuyama” (Soibelzon et al., 2009).

Para la provincia de Córdoba se propuso la “biozona de asociación de *Neosclerocalyptus ornatus* – *Catonyx tarijensis*” (figura 6.2), correlacionable con el Ensenadense de la Región Pampeana (Cruz, 2012).

“*Lagostomus minimus*” fue descrita para el Ensenadense de La Plata (provincia de Buenos Aires; Ameghino, 1889). Esta especie fue sinonimizada con *Lagostomus debilis* (ver Capítulo 4).

En la Formación Ensenada (Ensenadense), en la localidad de Ramallo (provincia de Buenos Aires, Argentina; ver figura 1.4), se registró *Lagostomus* sp. (Voglino y Pardiñas, 2005).

Lagostomus cavifrons fue reconocida en sedimentos ensenadenses de Centinela del Mar y Punta Hermengo en la provincia de Buenos Aires (ver figura 1.4) y en La Salada en la provincia de Santa Fe (ver Capítulo 4).

Piso/Edad Bonaerense (Pleistoceno medio)

Basada en la “Zona de *Megatherium americanum*” (Cione y Tonni, 1995c; figura 6.2). Su estratotipo no está definido (Cione y Tonni, 1999), y su límite inferior coincide con el de la Formación Buenos Aires (Cione y Tonni, 2001).

Para la base de la Edad Bonaerense se ha definido la “Zona de *Ctenomys kraglievichi*” (figura 6.2), cuya área tipo es Bajo San José y su estratotipo comprende la Sección Inferior de la Secuencia San José (Verzi et al., 2004; Deschamps, 2005).

Para el Bonaerense se describieron “*Lagostomus heterogenidens*” (sinónimo de *L. debilis*, ver Capítulo 4) procedente de Córdoba (provincia de Córdoba; Ameghino, 1889), *Lagostomus cavifrons*, identificada en la localidad de La Plata (provincia de Buenos Aires; Ameghino, 1889), y *Lagostomus debilis*, registrada en las provincias de Buenos Aires, Santa Fe y Córdoba (Ameghino, 1889).

Lagostomus egenus fue descrita para el “Belgranense” de La Plata, provincia de Buenos Aires (Ameghino, 1891; ver Capítulo 4).

Lagostomus cavifrons fue registrada además en sedimentos bonaerenses de Centinela del Mar y Punta Hermengo en la provincia de Buenos Aires (ver figura 1.4 y Capítulo 4).

Piso/edad Lujanense (Pleistoceno tardío – Holoceno)

Está basada en la “Zona de *Equus (Amerhippus) neogaeus*” (Cione y Tonni, 1995c; figura 6.2). Su estratotipo no está formalmente definido pero se ha propuesto al valle del río Quequén Grande en Paso Otero (provincia de Buenos Aires) como área tipo (Cione y Tonni, 1999). Se ha sugerido que el Miembro La Chumbiada de la Formación Luján (provincia de Buenos Aires) podría corresponderse con la “Zona de *Equus (Amerhippus) neogaeus*” (Cione y Tonni, 1999, 2001).

Para las secuencias lujanenses de las costas de la provincia de Buenos Aires (Orgeira, 1990) se ha reportado una edad Cron C1r a C1n (“Matuyama” tardía a “Brunhes”)

El Lujanense es coincidente con la “Zona de *E. (A.) neogaeus-Macrauchenia patachonica*” (figura 6.2), la cual presenta su área tipo en Arroyo Napostá Grande (provincia de Buenos Aires) y su estratotipo en la Sección Media de la Secuencia Agua Blanca (Deschamps, 2005).

En la provincia de Córdoba se ha propuesto la “biozona de asociación de *Neosclerocalyptus paskoensis* – *Equus (Amerhippus)*” (figura 6.2), que sería correlacionable con el Lujanense de la Región Pampeana (Cruz, 2012).

Lagostomus maximus ha sido registrada en sedimentos del Pleistoceno tardío (Lujanense) de diferentes localidades de la provincia de Buenos Aires: Bajo San José (Formación Agua Clara; Deschamps y Borromei, 1992), río Reconquista (Lezcano et al., 1992), sitio arqueológico Arroyo Seco 2 (Gomez et al., 1999), río Quequén Salado (ver Capítulo 4), Centinela del Mar (ver Capítulo 4), y Punta Hermengo (Tonni y Fidalgo, 1982). Esta especie fue registrada también en el Lujanense de la provincia de Santa Fe (Ameghino, 1889).

Fuera de Argentina, *Lagostomus maximus* fue reconocida en la Formación Ñuapua, Lujanense de Bolivia (Marshall y Sempere, 1991) y en la Formación Dolores, Pleistoceno tardío de Uruguay (Ubilla y Rinderknecht, 2014).

En sedimentos del Pleistoceno tardío del sur de Brasil se han hallado restos que fueron referidos a *Lagostomus cf. maximus* (Kerber et al., 2011).

En sedimentos “lujanenses” de las provincias de Buenos Aires, Santa Fe y Córdoba se registró a *Lagostomus debilis* (Ameghino, 1889), aunque no hay material con procedencia estratigráfica precisa de esta especie para el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Piso/edad Platense (Holoceno)

Basada en la “Zona de *Lagostomus maximus*” (figura 6.2), su estratotipo puede ser definido en la cuenca del río Quequén Grande (localidad de Paso Otero, cerca de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires; Cione y Tonni, 1995c). Su base coincide con la del Miembro Río Salado de la Formación Luján (provincia de Buenos Aires). Abarca

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

desde los 7000 años antes del presente hasta el Siglo XVI aproximadamente (Cione et al., 2009).

Se ha propuesto que la “Zona de *Ozotoceros bezoarticus*” (figura 6.2), con área tipo en Arroyo Napostá Grande (provincia de Buenos Aires) y estratotipo en la Sección Superior de la Secuencia Agua Blanca, podría correlacionarse en parte con la Edad Platense (Deschamps, 2005).

Lagostomus maximus es muy abundante en Argentina en sedimentos de edad Platense en la Región Pampeana (e.g. Cione y Tonni, 1999), con numerosos registros en las provincias de Buenos Aires, Santa Fe y Córdoba (Ameghino, 1889). El registro fósil de *L. maximus* incluye hallazgos en sitios arqueológicos de la provincia de Buenos Aires (e.g. Quintana y Mazzanti, 2011).

En el Departamento de Cuzco, Perú, se halló un cráneo no fosilizado muy similar al de la especie viviente que fue asignado a una nueva especie (*Lagostomus crassus* Thomas, 1910) que se habría extinguido en tiempos recientes. Sin embargo, es probable que este cráneo corresponda a un ejemplar de *L. maximus* llevado por el hombre a Perú, fuera del área de distribución actual de esta especie (ver Jackson et al., 1996).

En el sitio arqueológico Tebenquiche Chico (provincia de Catamarca), correspondiente a un asentamiento indígena ocupado entre los siglos IV y XII y reocupado en tiempos más recientes (S. XVII), se hallaron restos de *Chinchilla chinchilla* y *Lagidium* sp (Ortiz et al., 2012).

6.1.2. La aplicación de los chinchillidos como herramienta bioestratigráfica

Basado en el registro temporal (o biocron) establecido para cada una de las especies analizadas, y teniendo en cuenta la edad de las unidades portadoras de los restos conocidos de cada una de ellas (ver más arriba y Capítulo 4), se analizó el posible valor estratigráfico de los chinchillidos fósiles. En una primera aproximación a la estimación del valor de los chinchillidos como herramienta bioestratigráfica puede observarse que la distribución temporal de los géneros de esta familia se divide en tres momentos o episodios (figura 6.3).

En el primer episodio, que abarca desde el Tinguiririquense (Oligoceno temprano) en Chile y desde el Deseadense (Oligoceno tardío) en Bolivia y Argentina, hasta el Colhuehuapense (Mioceno temprano), se registran las especies de “*Eoviscaccia*”.

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

En el segundo episodio, que abarca desde el “Pinturense” (Mioceno temprano temprano, pre-Santacrucense; ver Kramarz, 2002) hasta el Colloncurense (Mioceno medio) en Argentina, se registran las especies de *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*”. También se reconoce el primer registro de la subfamilia Chinchillinae en Chile (Flynn et al., 2002). En el Mioceno medio de Bolivia hay registros de *Prolagostomus*. Nuevos hallazgos con procedencia estratigráfica precisa podrían indicar si este segundo episodio se extendió hasta el Mayoense.

Durante el tercer episodio, que abarca desde el Chasiquense (Mioceno tardío) hasta la actualidad, se registran numerosas especies del género viviente *Lagostomus* (e.g. Pascual, 1966; ver más arriba y Capítulo 4), y los géneros de chinchillinos vivientes *Lagidium* y *Chinchilla* (e.g. Ortiz et al., 2012).

Este patrón de recambio taxonómico se observa en otros grupos de roedores caviomorfos, como Caviioidea (Pérez, 2010a) y Octodontoidea (Verzi et al., 2014), y posiblemente se relaciona con los cambios ambientales (ver Vucetich, 1986; Ortiz Jaureguizar, 1998; Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006; Barreda y Palazessi, 2007; Palazessi y Barreda, 2012) acontecidos durante el Neógeno.

Por otra parte, la mayoría de las especies reconocidas para cada género tienen rangos de edad moderadamente acotados (figura 6.4), y su distribución geográfica suele ser restringida, lo que permitiría utilizarlos como herramientas bioestratigráficas conjuntamente con otros vertebrados fósiles, al menos en una escala regional.

Así, las especies de “*Eoviscaccia*” son registradas solo localmente y con rangos temporales acotados. “*Eoviscaccia frassinetti*” es hallada en el Tinguiririquense de Chile, “*E.*” *boliviana* en el Deseadense de Bolivia y “*E.*” *australis*, la especie de más amplio rango geográfico y estratigráfico, es característica del lapso Deseadense-Colhuehuapense en Patagonia, Argentina.

Prolagostomus es uno de los chinchíllidos fósiles más abundantes, incluyendo registros en Argentina, Chile, Bolivia; pero la mayoría de éstos fueron asignados solo a nivel de género. *Prolagostomus* sp. 1 es registrada en el “Pinturense” de Patagonia. *Prolagostomus pusillus* se registra desde el Sanacrucense hasta el Colloncurense de Patagonia, mientras que *Pr. rosendoi* solo en el Colloncurense.

Las especies de “*Pliolagostomus*” muestran una distribución geográfica acotada, registradas desde el Mioceno temprano tardío (Santacrucense) hasta el Mioceno medio

(Colloncurense) en Patagonia. “*Pliolagostomus*” *notatus* se ha hallado en el Santacruicense (Mioceno temprano tardío), y “*Pl.*” *friasensis* en el Colloncurense (Mioceno medio).

El género *Lagostomus* se registra desde el Mioceno tardío (Edad Chasiquense) hasta la actualidad, con la mayor cantidad de los registros en el área Pampeana en Argentina, pero también con registros en otras áreas de Argentina, y en Bolivia, Brasil y Uruguay (véase más arriba). Algunas especies fósiles de *Lagostomus* son características de lapsos de tiempo acotados y se restringen a áreas geográficas poco extendidas.

Lagostomus sp. nov. A se ha registrado en sedimentos de edad Chasiquense (Mioceno tardío) de Cuyo (provincia de San Juan) y la Región Pampeana (provincia de Buenos Aires), constituyendo así una especie característica del Piso/Edad Chasiquense.

Lagostomus pretrichodactyla se ha registrado en varias unidades referidas al Mioceno tardío en las provincias de Catamarca, Mendoza y La Pampa; por lo que podría considerarse una especie característica del Mioceno tardío (Huayqueriense?) del Noroeste, Cuyo y la Región Pampeana.

Lagostomus antiquus y *L. laminosus* fueron reconocidas para el Mioceno tardío (Edad Huayqueriense, “Mesopotamiense”) de la Mesopotamia (provincia de Entre Ríos).

Lagostomus incisus se registró en numerosas unidades del Mioceno tardío-Plioceno tardío (Montehermosense-Chapadmalalense) de la Región Pampeana (provincia de Buenos Aires) y Uruguay. Esta especie podría considerarse un elemento característico del lapso Montehermosense-Chapadmalalense en el área Pampeana.

Lagostomus compressidens fue reconocida para el Chapadmalalense Superior de la Región Pampeana (provincia de Buenos Aires).

Lagostomus euplasius se ha registrado en el Montehermosense, Chapadmalalense Superior y en el Vorohuense? de la provincia de Buenos Aires. El rango estratigráfico de esta especie abarcaría desde el Mioceno tardío al Pleistoceno temprano?.

Lagostomus debilis se registra en el Ensenadense, y probablemente también en el Bonaerense, en las provincias de Buenos Aires, Córdoba y Santa Fe.

Lagostomus cavifrons se registra desde el Ensenadense al Bonaerense en las provincias de Buenos Aires y Santa Fe.

Lagostomus maximus es reconocida desde el Lujanense hasta la actualidad, con una mayor abundancia a partir del Piso/Edad Platense (Holoceno), hallándose la mayoría de los registros en provincia de Buenos Aires, Argentina, pero también en Bolivia, Brasil y Uruguay.

Dentro de los chinchillinos, el género *Lagidium* es registrado desde el Lujanense a la actualidad, y *Chinchilla* desde el Holoceno tardío.

Los rangos estratigráficos de las especies de *Lagostomus* no permiten referir la edad precisa de las unidades portadoras, ya que el biocron de cada especie puede abarcar varios Pisos/Edades. Sin embargo, su estudio en conjunto con la fauna acompañante podría permitir una mejor estimación de la antigüedad de los sedimentos.

6.1.3. Caso de estudio: Las especies de Lagostomus del Mioceno tardío-Holoceno de la provincia de Buenos Aires

A fin de poner a prueba si los chinchillidos fósiles pueden ser utilizados como herramienta bioestratigráfica se realizó un análisis de los registros de lagostominos en siete columnas estratigráficas de las siguientes localidades de la provincia de Buenos Aires: Farola Monte Hermoso, Las Oscuras, Cascada Grande, Paso Otero, Centinela del Mar, Punta Hermengo y área de Chapadmalal (entre Miramar y Mar del Plata). Fueron elegidas localidades del sur de la provincia de Buenos Aires debido a que allí es donde el registro de lagostominos fósiles es más abundante, y la geología y estratigrafía del área están bien estudiadas (ver figura 6.5).

Farola Monte Hermoso. El perfil de Farola Monte Hermoso se basa fundamentalmente en el descrito por Zavala (1993). La unidad más inferior es la Formación Monte Hermoso, de Edad Montehermosense (*sensu* Tomassini, et al., 2013), aunque la sección inferior es asignada a la Edad Montehermosense y la superior a la Edad Chapadmalalense Inferior por Cione y Tonni (1995a). Le sigue la Formación Puerto Belgrano, de posible edad Bonaerense. Sobre ésta se encuentra la Formación Punta Tejada, referida al Holoceno. Finalmente se observan los médanos recientes.

Las Oscuras. El perfil de esta localidad fue estudiado en detalle por Deschamps (2003, 2005). Se identifican cuatro unidades, siendo la unidad 1 la más antigua y la unidad 4 la más moderna. Solo en la unidad 2 se han hallado fósiles; los cuales provienen de dos

niveles (1 y 2). La unidad 2 sería asignable a la Edad Montehermosense (*sensu* Tomassini et al., 2013) en base al contenido faunístico.

Cascada Grande. El perfil de la zona de Irene, en las márgenes del río Quequén Salado, está basado en Fidalgo et al. (1975). La “formación” Irene es la unidad más antigua de la sección, considerada de edad intermedia entre la Formación Monte Hermoso y la Formación Chapadmalal (e.g. Kraglievich, 1934), aunque otros han considerado una edad Chapadmalalense (Goin et al., 1994; Goin y Pardiñas, 1996; Rasia y Candela, 2013a), Montehermosense (e.g. Pascual et al., 1965) o Huayqueriense (e.g. Verzi et al., 2003, 2008) para la “formación Irene”. Sobre esta unidad se hallan sedimentos Lujanenses y Platenses.

Paso Otero. La “Formación Pampeano”, portadora de la Fauna Local Quequén Grande, fue correlacionada con el Chapadmalalense Inferior (Prado et al., 1998), por lo que siguiendo la propuesta de Tomassini et al. (2013) correspondería al Montehermosense. El Miembro Guerrero de la Formación Luján, portador de la Fauna Local Paso Otero, fue correlacionado con la Edad Lujanense (Prado et al., 1987). Sobre éste se encuentra el Miembro Río Salado de la Formación Luján, asignado a la Edad Platense (Cione y Tonni, 2001), y finalmente la Formación La Postrera, correspondiente al Holoceno.

Centinela del Mar. Las barrancas del área de Centinela del Mar han sido estudiadas por numerosos autores (e.g. Parodi y Parodi Bustos, 1952; Kraglievich, 1959; Tonni et al., 1987). El perfil aquí utilizado es el publicado por Cenizo (2011), y las interpretaciones estratigráficas siguen a varios autores (e.g. Fidalgo et al., 1975; Cenizo, 2011; Soibelzon et al., 2009). La unidad más antigua correspondería a la “Formación Pampeano”, en la que se diferencian dos subunidades. La inferior incluye a las facies A-D, para la que se ha propuesto una edad Ensenadense o más antigua, mientras que para la subunidad superior (facies E-J) se ha propuesto una edad Bonaerense. Las facies K-M fueron interpretadas como pertenecientes a la Formación Pascua y referidas al Lujanense. Finalmente, la facie N fue referida a la Formación La Postrera, con una edad Holocena (Platense).

Punta Hermengo. Para la localidad de Punta Hermengo se utilizó el perfil estratigráfico de Soibelzon et al. (2010). La unidad A es la más basal, sobre la cual se apoyan en discordancia la sección II (unidades B-E), asignada a la Edad Ensenadense. Sobre la

sección II se halla en discordancia la sección III, cuyas unidades F y G son asignadas a la Edad Bonaerense, y la unidad H asignada a la Edad Lujanense.

Área de Chapadmalal. Para esta área que abarca desde la ciudad de Miramar hasta Mar del Plata, se utilizó el perfil general propuesto por Kraglievich (1952, 1953, 1959), teniendo en cuenta la interpretación estratigráfica de Zárate (1989). La unidad más antigua es la Formación Chapadmalal, de Edad Chapadmalalense (Chapadmalalense Superior *sensu* Cione y Tonni, 1995a). Suprayace la Formación Barranca de los Lobos de Edad Marplatense (subedad Barrancalobense). Sobre ésta se encuentra la Formación Vorohué de edad Marplatense (subedad Vorohuense). Por encima en la secuencia se observa la Formación San Andrés, de edad Marplatense (subedad Sanandresense). La Formación Miramar, suprayaciendo a la Formación San Andrés, es asignada a la Edad Ensenadense. Por encima de la Formación Miramar, se hallan las formaciones Arroyo Seco, Santa Isabel y Lobería sucesivamente, que son referidas al Lujanense. Sobre la última se hallan depósitos holocenos.

Luego de correlacionar las unidades litológicas de las columnas estratigráficas basándose en la bibliografía disponible, se ubicaron los registros de las distintas especies de *Lagostomus* en cada una de las unidades analizadas.

Los resultados de este análisis indican los siguientes registros y biocrones para las especies de *Lagostomus*.

Restos de *Lagostomus incisus* fueron recuperados de la Formación Monte Hermoso en Farola Monte Hermoso, en niveles asignados al Montehermosense en Las Oscuras, en la “formación” Irene en Cascada Grande, en la “formación pampeano” (fauna local Quequén Grande) en Paso Otero, y en la Formación Chapadmalal en el área de Chapadmalal. De acuerdo a esta información, *Lagostomus incisus* puede considerarse un elemento característico del lapso Montehermosense-Chapadmalalense (Mioceno tardío-Plioceno tardío) para la Región Pampeana.

Lagostomus compressidens se ha registrado únicamente en la Formación Chapadmalal, en el área de Chapadmalal.

Lagostomus euplasius fue registrada en la Formación Monte Hermoso de farola Monte Hermoso, en la “formación” Irene en Cascada Grande, en Formación Chapadmalal y en sedimentos que posiblemente correspondan a la Formación Vorohué en el área de Chapadmalal. Esta especie es característica del lapso Montehermosense-

Chapadmalalense, al igual que *L. incisus*, pero su rango estratigráfico se extiende al menos hasta el Vorohuense.

Lagostomus cavifrons fue reconocida en niveles Ensenadense-Bonaerenses de Centinela del Mar y Punta Hermengo.

Los registros de *Lagostomus maximus* se reconocen en niveles asignados al Lujanense (Formación Luján en el río Quequén Salado, Miembro Guerrero de la Formación Luján en Paso Otero, Formación Pascua en Centinela del Mar, niveles lujanenses en Punta Hermengo, y Formación Arroyo Seco en el área de Chapadmalal).

Desde el Montehermosense hasta el Chapadmalalense (Mioceno tardío a Plioceno tardío), se reconocen *Lagostomus incisus* y *L. euplasius*, pudiendo registrarse también *L. compressidens* (presente solo en una de las siete localidades estudiadas). Durante el Marplatense (Plioceno tardío-Pleistoceno temprano) hay registros de *L. euplasius*, pero la procedencia estratigráfica de esta especie en las unidades litológicas de edad marplatense no es precisa. Desde el Ensenadense (Pleistoceno temprano a medio) hasta el Bonaerense (Pleistoceno medio), se registra *L. cavifrons*. Desde el Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno) hasta la actualidad, se registra *L. maximus* (ver figura 6.6).

6.2. Biogeografía

Si bien los roedores caviomorfos son típicamente sudamericanos, algunas familias se dispersaron hacia América Central y América del Norte durante el Gran Intercambio Biótico Americano. Los Erethizontidae llegan en la actualidad hasta el norte de América del Norte; los Echimyidae, Dasyproctidae y Agoutidae se distribuyen hasta América Central; y ciertas familias (e.g. Heptaxodontidae y Capromyidae) colonizaron las islas del Caribe (e.g. Nowak, 1991).

La familia Chinchillidae se restringe en la actualidad a América del Sur, al igual que las familias Caviidae, Ctenomyidae, Octodontidae y Abrocomidae. La distribución de los chinchillidos vivos se limita al sur del ecuador, y no alcanza el noreste del subcontinente, donde el clima es de tropical a subtropical y el ambiente está dominado por selvas.

Durante el Oligoceno temprano-Mioceno temprano (Tinguiririquense-Colhuehuapense) los Chinchillidae, representados por “*Eoviscaccia*”, se distribuyeron

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

ampliamente en América del Sur, con registros en Chile, Bolivia y Argentina (Patagonia y la Mesopotamia). También hay registros de un Chinchillidae *indet.* (Vucetich y Verzi, 1993) y dos Chinchilloidea *indet.* (Vucetich et al., 2015; Kramarz et al., 2012) de edad Colhuehuapense en Patagonia.

Desde el Mioceno temprano hasta el Mioceno medio (“Pintureense” a Colloncureense) los chinchíllidos, representados por *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*”, son registrados en Chile, Bolivia y Argentina (Patagonia y Cuyo). En el Mioceno temprano de Chile se registró el chinchillino más antiguo conocido.

A partir del Mioceno tardío (Chasiquense) hasta la actualidad, el género *Lagostomus* es registrado en Argentina, en la región Pampeana, Cuyo, el Noroeste, y la Mesopotamia, y en Bolivia, Uruguay y Sur de Brasil; mostrando una distribución semejante a la de la vizcacha viviente *Lagostomus maximus*. Desde el Pleistoceno a la actualidad se registra el género *Lagidium*, y desde el Holoceno tardío el género *Chinchilla*; ambos pertenecientes a Chinchillinae.

6.2.1. Los primeros chinchíllidos

Desde el Oligoceno temprano (Tinguiririquense) hasta el Mioceno temprano (Colhuehuapense) los chinchíllidos estuvieron ampliamente distribuidos en el sur de Sudamérica, con registros de “*Eoviscaccia*” en el centro de Chile, en Bolivia y en Argentina, tanto en el norte y centro de Patagonia como en la Mesopotamia (figura 6,7b).

Durante este lapso de tiempo, la flora en Patagonia estuvo dominada por bosques de clima cálido, con un progresivo enfriamiento climático y un aumento de elementos herbáceo-arbustivos hacia el Mioceno temprano (Barreda y Palazzesi, 2007; Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006; Palazzesi y Barreda, 2012). Las especies de “*Eoviscaccia*”, con dientes no completamente euhipsodontes, habrían estado adaptadas a vivir en estos ambientes boscosos de clima templado-cálido.

6.2.2. Los chinchillinos

El registro fósil de la subfamilia Chinchillinae es muy escaso, como se mencionó anteriormente. El registro más antiguo corresponde a un chinchillino indeterminado del Mioceno temprano del norte de Chile (Flynn et al., 2002).

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

Existe un hiato en el registro fósil de los chinchillinos que abarca desde el Mioceno medio hasta el Plioceno.

El género viviente *Lagidium* es reconocido desde el Pleistoceno de Perú (Marshall y Sempere, 1991; Walton, 1997). En niveles holocenos de Argentina se hallaron restos de *Lagidium* sp. y *Chinchilla chinchilla* (Ortiz et al., 2012) (figura 6.7a).

Los chinchillinos parecen haber estado esencialmente ligados a ambientes montañosos y su dispersión habría ocurrido a lo largo de la Cordillera de los Andes (ver figura 6.7a), hacia latitudes bajas de América del Sur, tal como es revelado por la presencia en Ecuador de una especie viviente recientemente descrita de *Lagidium* (*Lagidium ahuaense*; Ledesma et al., 2009) y hacia el sur, es indicado por la distribución más austral de algunas poblaciones de *Lagidium* (i.e. *Lagidium wolffsohni*).

La escases en el registro fósil de los chinchillinos dificulta la elaboración de hipótesis biogeográficas y/o evolutivas, por lo cual se espera que en el futuro nuevos hallazgos permitan una mejor comprensión de esta subfamilia.

6.2.3. Los lagostominos

Desde el Mioceno temprano (“Pintureense”) hasta el Mioceno medio (Colloncureense) las especies de *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*” son registradas principalmente en Patagonia (Argentina) pero también existen registros de *Prolagostomus* en Cuyo (Argentina), Bolivia, y centro de Chile (ver más arriba). La distribución de estas especies (particularmente las pertenecientes a *Prolagostomus*) parece estar vinculada a la zona cordillerana y a la Patagonia extra-andina (figura 6.7c), similar a la distribución del chinchillino viviente *Lagidium* (figura 6.7a).

Durante el Mioceno temprano dominaban los bosques templado-cálidos con un componente subordinado de elementos herbáceo-arbustivos (Barreda y Palazzesi, 2007; Palazzesi y Barreda, 2012). Es en el Mioceno medio cuando comienza a evidenciarse una mayor aridización de la Patagonia (Ortiz Jaureguizar, 1998), con un clima relativamente más frío y seco en la Patagonia extra andina que en el Mioceno temprano, y con una creciente proporción de elementos arbustivos y herbáceos subordinados a los bosques (Barreda y Palazzesi, 2007). *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*” presentan dientes euhipsodontes pero no hay registro de pastizales para el Mioceno temprano a medio en Patagonia, por lo que la euhipsodontia debió surgir como una respuesta a

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

mayor cantidad de partículas abrasivas ingeridas junto con el alimento, posiblemente ceniza volcánica (ver Capítulo 7).

A partir del Mioceno tardío (Chasiquense) se registra el género viviente *Lagostomus*, representado por formas similares a la especie actual, *Lagostomus maximus*, pero de tamaño considerablemente menor. La aparición del género *Lagostomus* coincide con el desarrollo de las planicies australes (Ortiz Jaureguizar, 1998; Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006), dado por un aumento en la aridización y un mayor desarrollo de ambientes abiertos durante el Mioceno tardío (e.g. Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990) (ver además Capítulo 7).

Durante el Chasiquense (Mioceno tardío) *Lagostomus* se distribuía en el sur de la Región Pampeana y en Cuyo, coincidiendo con la distribución más austral del género en la actualidad.

En el Huayqueriense (Mioceno tardío) la distribución de *Lagostomus* era mucho más amplia que en la actualidad, alcanzando el oeste de Bolivia, sur de Uruguay y Chubut (ver figura 6.7d).

Para el Plioceno (Montehermosense-Chapadmalalense) *Lagostomus* seguía teniendo una distribución más amplia que en la actualidad, tal como lo evidencian los registros en el oeste de Bolivia y en Uruguay (figura 6.7d).

Durante el Pleistoceno-Holoceno *Lagostomus* expandió su distribución hacia el este, ocupando Uruguay y alcanzando el sur de Brasil (figura 6.7d).

Posteriormente al Huayqueriense la distribución de *Lagostomus* se retrajo hacia el norte de Patagonia. Luego del Montehermosense el límite más septentrional de su distribución se restringió al sur de Bolivia. Finalmente, *Lagostomus* se extinguió en Uruguay y el sur de Brasil en tiempos relativamente recientes.

Durante los últimos 11000 años hay evidencias de aprovechamiento de la vizcacha por parte de poblaciones indígenas, al menos en la provincia de Buenos Aires. Hacia fines del Holoceno tardío (1000 años ap) el consumo de vizcachas aumentó considerablemente, probablemente ligado a un aumento en la abundancia de *L. maximus*. En tiempos post-conquista las vizcachas pasan a ser un recurso menor nuevamente (Quintana y Mazzanti, 2011).

La presencia de una especie de *Lagostomus* recientemente extinta en Perú fue propuesta por Thomas (1910), pero es probable que en realidad se trate de un ejemplar

L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

de *L. maximus* llevado a esta área por el hombre en tiempos recientes (ver Jackson et al., 1996), por lo que aquí no se considera un registro válido.

Capítulo VII – Consideraciones paleobiológicas

“Que eran unas hilanderas, las vizcachas, y di una familia muy numerosa. Que sacaban fiau y no pagaban nunca. Que tanto debían que ya al fin no podían salir de día. Y tenían que salir de noche no más. Y que la lechuza era autoridá y que las cuidaba en la puerta de la casa. Por eso las vizcachas salen de noche no más y la lechuza `tá siempre en la puerta de las vizcacheras.”

cuento tradicional de la provincia de San Luis

Capítulo VII - Consideraciones paleobiológicas

7.1. Introducción

Los estudios paleobiológicos en roedores caviomorfos no han sido tan intensos como aquellos referidos a aspectos taxonómicos y evolutivos. Sin embargo, ciertos estudios morfofuncionales-adaptativos de caviomorfos fósiles y vivientes (e.g. Álvarez et al., 2011, 2015; Candela y Picasso, 2008; Candela y Vizcaíno, 2007; Candela et al., 2012; De Santis y Moreira, 2000; Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Elissamburu y De Santis, 2011; Morgan, 2015; Morgan y Verzi, 2006, 2011; Morgan y Álvarez, 2013; Samuels y Van Valkenburgh, 2008) ofrecen un adecuado punto de partida para inferir algunos rasgos de la historia de vida de los chinchillidos fósiles de la Argentina.

En este capítulo se brinda información, en primer lugar, acerca de diferentes aspectos de la ecología de los chinchillidos vivientes (hábitos dietarios, comportamiento locomotor, y uso de sustrato, así como otros rasgos etológicos), se estiman las masas corporales de las especies de chinchillidos fósiles, un rasgo de importante valor ecológico, y hasta ahora no evaluado en chinchillidos fósiles, se compara cuali- y cuantitativamente el esqueleto apendicular de algunas especies de chinchillidos fósiles con el de caviomorfos vivientes, se evalúan los caracteres dentarios en relación a su probable vinculación con sus hábitos alimenticios y, sobre esta base, se infieren algunos aspectos de la paleobiología de las especies analizadas.

7.2. Ecología de los chinchillidos vivientes

Como se mencionó preliminarmente en el Capítulo 1, entre los chinchillidos vivientes se reconocen dos subfamilias con características ecológicas bien distintivas. La subfamilia Chinchillinae incluye a seis especies pertenecientes a los géneros *Chinchilla* y *Lagidium* (chinchillas y chinchillones o vizcachas de montaña; figura 7.1a y b), las cuales habitan en regiones montañosas, y son principalmente de hábitos diurnos y saltadores; la subfamilia Lagostominae incluye una única especie (*Lagostomus maximus*; figura 7.1c), que habita en tierras bajas y presenta hábitos nocturnos y cavadores.

El peso corporal de *Chinchilla laniger* es de 412 g (\pm 9 g) en los machos y alrededor de 422 g (\pm 7 g) en las hembras. Su cabeza es ancha, con orejas grandes y redondeadas. Las patas delanteras, con cinco dedos, son mucho más pequeñas que las traseras, las cuales tienen tres dedos bien desarrollados y uno rudimentario (Spotorno et al., 2004a). Esta especie es de hábitos coloniales, constituyendo grupos que suelen alcanzar los 100 individuos. Muestra hábitos saltadores, impulsándose con sus miembros posteriores, y se refugian en grietas y cuevas en las rocas o entre plantas espinosas. Habitan en zonas áridas y escarpadas en áreas montañosas con elevaciones entre 400 y 1650 m donde la precipitación anual varía de 15,8 a 513,4 mm. Se alimentan principalmente de plantas herbáceas y gramíneas, pero suelen consumir también plantas suculentas (Spotorno et al., 2004).

Chinchilla chinchilla tiene un peso similar al de *C. laniger*. Su distribución geográfica es más extendida que la de *C. laniger*, habitando entre matorrales y arbustos en los Andes del sur de Perú, norte de Chile y noroeste de Argentina. Las características generales de *C. chinchilla* y *C. laniger* son muy similares (Redford y Eisenberg, 1992).

En las especies de *Lagidium* el peso oscila entre 0,9 y 2 kg (Rowlands, 1974), siendo 1,3 kg el promedio para *L. peruanum* (Grzimek, 2004), y 1,54 kg el peso promedio de *L. viscacia* (Redford y Eisenberg, 1992). La cola es tan larga como el cuerpo y poseen cuatro dedos tanto en las patas delanteras como traseras (Rowlands, 1974). Son de hábitos diurnos y coloniales, con unidades familiares de 2 a 5 individuos reunidas en colonias de hasta 75 individuos. Habitan en áreas secas y rocosas con escasa vegetación donde se refugian en grietas y cuevas, y se alimentan de gramíneas, líquenes y musgos.

El peso de la vizcacha, *Lagostomus maximus*, es de 2 a 4,5 kg en hembras y de 5 a 8 kg en machos. La cola es corta y se utiliza para equilibrar el cuerpo cuando el animal está erguido sobre las patas traseras. Poseen cuatro dedos en las patas delanteras, las cuales son cortas, y tres en las largas patas traseras. Son animales nocturnos y gregarios, con grupos compuestos por 1 a 3 machos adultos, 2 a 15 hembras adultas y un número variable de juveniles (Branch, 1993), que habitan en complejos sistemas de cuevas denominados vizcacheras. Cavan principalmente con los miembros anteriores (“*scratch digging*”), empujando el material removido con los miembros posteriores o,

más comúnmente, con el hocico (Weir, 1974). Los ojos y orejas de las vizcachas son más grandes de lo que se esperaría para un animal cavador (Weir, 1974). Los hábitats a los que se encuentran asociadas las vizcachas en Argentina difieren ampliamente, principalmente en términos de la precipitación anual. Así, las vizcachas habitan en áreas con precipitaciones que oscilan entre más de 1000 mm como en la región Mesopotámica, así como en el centro-este de Argentina, en donde se registran precipitaciones promedio de menos de 300 mm anuales (Jackson et al., 1996). Por otra parte, a pesar de habitar una gran variedad de ambientes (pastizales húmedos subtropicales, matorrales espinosos secos, pastizales semiáridos y matorrales desérticos), siempre están cercanamente asociadas a zonas de vegetación baja, naturales o de algún modo perturbada por su propio comportamiento, ya que, por medio de sus hábitos altamente cavadores y a través del forrajeo, alteran la composición y estructura de la vegetación en las cercanías de las vizcacheras (Llanos y Crespo, 1952; Branch et al., 1994; Branch et al., 1999; Arias et al., 2005; Villarreal et al., 2008), y modifican también la calidad del suelo a través de su orina ácida (Weir, 1974). Se alimentan de una amplia variedad de gramíneas, plantas herbáceas y arbustos, pero se ha observado una marcada selectividad, con una alta proporción de determinadas especies de gramíneas (Poaceae, =Gramineae) en la dieta (Branch et al., 1994; Puig et al., 1998; Pereira et al., 2003).

7.3. Estimación de masa corporal en chinchillidos fósiles

El tamaño corporal es un rasgo fundamental de la vida de un organismo, ejerciendo una influencia clave sobre su ecología, fisiología y estilos de vida (e.g. Damuth y MacFadden, 1990).

En esta sección se estimó la masa corporal de las especies extintas de chinchillidos (véase más abajo) y éstas se compararon con los pesos observados en los chinchillidos vivientes. Sobre esta base, se evaluaron los principales cambios en las masas corporales de las especies fósiles a través del tiempo, y se analizó la posible relación de estos cambios con los eventos climáticos y ambientales ocurridos durante el Cenozoico en América del Sur.

Se utilizó la ecuación de Legendre (1986), desarrollada para calcular la masa corporal a partir del área del primer molar superior (M1) e inferior (m1) (ver Capítulo 2).

Se prefirió la ecuación utilizada por Legendre (1986) sobre otras metodologías que emplearon regresiones y medidas lineales de molares (e.g. Croft, 2000; Candela et al., 2012) ya que éstas utilizan la longitud (=diámetro anteroposterior) de los molares para la estimación de masa, y dada la morfología de los molares de los lagostominos, con una marcada compresión anteroposterior, una masa estimada a partir del diámetro anteroposterior de los molares estaría subestimada.

Al aplicarse la fórmula de Legendre (1986) para calcular la masa corporal de una muestra de *L. maximus* actual a partir del M1 y del m1, se observó que la masa corporal calculada a partir del m1 (promedio: 7,25 kg; máximo: 14,9 kg) excede el peso máximo registrado para esta especie (8,8 kg; Llanos y Crespo, 1952), mientras que la masa corporal calculada a partir del M1 (promedio: 4,5 kg; máximo: 8,8 kg) concuerda con los pesos conocidos para *L. maximus* (ver Tabla 7.1). Por lo tanto, se utilizó el área del M1 para calcular la masa corporal de las especies fósiles ya que se adecúa mejor como *proxie* del tamaño. En los casos en que no fue posible utilizar el área del M1 se utilizó el M2, ya que tiene la misma morfología, tamaño y proporciones.

Los resultados de las estimaciones de las masas corporales para los chinchillidos fósiles estudiados se muestran en las tablas 7.2 y 7.3.

Chinchillidos del Oligoceno temprano - Mioceno temprano

La masa corporal promedio estimada en “*Eoviscaccia*” *australis* (Deseadense-Colhuehuapense de Patagonia) es de 254 g, pudiendo alcanzar los 317 g (tablas 7.2 y 7.3); siendo así el más pequeño de los chinchillidos fósiles estudiados, y más pequeño que las especies vivientes de chinchillinos, asemejándose a algunos octodóntidos (e.g. *Octodon degus* de 170-300 g, *Octodontomys gliroides* de 100-200 g) y abrocómidos (*Abrocoma cinerea* de 200-300 g) vivientes (ver Woods y Boraker, 1975; Grzimek, 2004).

Lagostominos del Mioceno temprano - Mioceno medio

Los lagostominos registrados durante el Mioceno temprano a medio (“Pinturense”-Colloncurense), principalmente en Patagonia (*Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*”), fueron de tamaño pequeño, equivalente al de la chinchilla viviente (*Chinchilla laniger*), alcanzando el tamaño de las especies más pequeñas de *Lagidium*. Durante el Santacrucense, *Prolagostomus pusillus* tenía una masa corporal promedio de 699 g, alcanzando los 1116 g, mientras que “*Pliolagostomus*” *notatus* habría alcanzado una masa promedio de 279 g, con un máximo de 361 g (tablas 7.2 y 7.3). Durante el Colloncurense, *Prolagostomus rosendoi* habría tenido una masa corporal cercana a los 782 g y “*Pliolagostomus*” *friasensis*, con una de masa corporal promedio estimada de 972 g, habría alcanzado los 1138 g (tablas 7.2 y 7.3).

Lagostominos del Mioceno tardío a la Actualidad

La masa corporal promedio estimada es de 849 g para *Lagostomus* sp. nov. A (Chasiquense; provincia de Buenos Aires), alcanzando un máximo de 1 kg.

Lagostomus pretrichodactyla (Huayqueriense; provincia de Catamarca) tenía, de acuerdo a este estudio, una masa promedio de 1,732 kg, y un máximo de 2,224 kg.

Para *Lagostomus euplasius* (Montehermosense-Chapadmalalense; provincia de Buenos Aires) se estimó una masa promedio de 1,689 kg y un máximo de 2,284 kg.

Lagostomus compressidens (Chapadmalalense; provincia de Buenos Aires) tenía una masa promedio de 3,706 kg, pudiendo haber alcanzado un máximo de 4,222 kg.

La masa promedio estimada para *Lagostomus incisus* (Montehermosense-Chapadmalalense, provincia de Buenos Aires) es de 3,394 kg, con un máximo de 5,435 kg.

Lagostomus debilis (Ensenadense-Bonaerense; provincia de Buenos Aires) habría tenido una masa promedio de 2,384 kg y un máximo de 2,714 kg.

Para *Lagostomus cavifrons* (Ensenadense-Bonaerense; provincia de Buenos Aires) se estimó una masa promedio de 4,238 kg y una masa corporal máxima de 8,808 kg, equivalente a la de la vizcacha viviente.

Consideraciones sobre los principales cambios de tamaño corporal en chinchillidos

Estos resultados indican que entre los chinchillidos se advierte un aumento progresivo de tamaño corporal desde el Oligoceno tardío hasta la actualidad (figura 7.2). Durante el Oligoceno tardío - Mioceno temprano se reconocen especies muy pequeñas (incluso más pequeñas que los chinchillinos vivientes), como “*Eoviscaccia*” *australis*. Luego, durante el Mioceno temprano a medio, se registran especies pequeñas (de tamaño similar al de los chinchillinos vivientes), pertenecientes a los géneros *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*”. Si bien se evidencia un incremento de tamaño a través del tiempo entre las especies analizadas, no existe un cambio brusco que pueda asociarse claramente con alguno de los principales cambios ambientales o climáticos acontecidos durante este extenso lapso de tiempo, aunque factores climático-ambientales para explicar el pequeño aumento de tamaño no deberían ser excluidos. Una investigación más detallada sería necesaria para precisar una posible vinculación entre estos factores y el progresivo y pequeño aumento de tamaño corporal en los chinchillidos del Oligoceno-Mioceno medio.

Durante la historia más moderna del grupo, desde el Mioceno tardío a la actualidad, las especies de *Lagostomus* evidencian un tamaño cada vez mayor, entre las que se identifican especies de tamaños similares a los de *Lagidium*, durante el Chasiyuense (Mioceno tardío), hasta especies de mayores tamaños, levemente más pequeñas que la vizcacha viviente *L. maximus*, durante el Plioceno-Pleistoceno.

Entre el Mioceno tardío (e.g. *Lagostomus* sp. nov. A con una masa corporal promedio de 849 g) y el Plioceno temprano (e.g. *Lagostomus incisus* con una masa promedio de 3,394 kg) es cuando se observa el mayor aumento de tamaño entre las especies de *Lagostomus* (figura 7.3), coincidiendo con el desarrollo (durante el Mioceno tardío) y apogeo (durante el Plioceno) de la Edad de las Planicies Australes (e.g. Ortiz Jaureguizar, 1998; Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006), caracterizada por un gran desarrollo de pastizales en el área pampeana, deterioro climático, y aumento de la estacionalidad (e.g. Cione y Tonni, 2001).

Hacia el Pleistoceno medio *Lagostomus cavifrons* alcanzó un tamaño equivalente al de la especie viviente, *L. maximus*. Aunque otras especies, como *Lagostomus debilis*, eran de menor tamaño (con un promedio de 2,384 kg). Durante el Cuaternario hubo una

mayor amplitud y frecuencia en los cambios climáticos que durante el Terciario (e.g. Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006) pero no es evidente de qué manera afectaron estos cambios climáticos al tamaño de los chinchíllidos terciarios.

Desde el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano hasta la actualidad se observa un progresivo aumento de tamaño en la especie viviente *Lagostomus maximus* (figura 7.3). Es interesante destacar que en la actualidad, el tamaño promedio en poblaciones que habitan áreas con diferentes características ambientales varía notablemente, con tamaños mayores en poblaciones del norte de la Argentina (de clima cálido y húmedo) que en las del centro de la Argentina (de clima templado y seco) (ver Jackson, 1990a; Jackson et al., 1996). Tomando esta información en cuenta, es probable que el aumento de tamaño evidenciado en *L. maximus* desde el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (ver más arriba) hasta la actualidad se asocie, al menos en parte, a cambios de las condiciones de temperatura y humedad registradas durante este período, las cuales se hicieron más favorables desde el inicio del Holoceno.

Este estudio corrobora observaciones previas que indicaban un aumento progresivo de tamaño durante la evolución de los lagostominos (e.g. Ameghino, 1889; Vucetich, 1984).

Seguramente, además de los factores ambientales, otros factores como los funcionales, biomecánicos, ecofisiológicos y filogenéticos interactuantes condicionaron el tamaño corporal de cada especie de chinchíllido. Los resultados preliminares aquí alcanzados pueden ser valiosos para futuros estudios tendientes a comprender cómo las complejas interacciones entre función, ambiente y filogenia influenciaron en el tamaño corporal a lo largo de la historia de la familia, es decir, cómo estos aspectos actuaron a través del tiempo evolutivo. Además, resta evaluar por ejemplo si el aumento de tamaño operó sobre otros rasgos morfológicos, estrategias de vida y comportamiento dietario y locomotor en los chinchíllidos del Mioceno tardío-Holoceno, y eventualmente en qué medida.

7.4. Hábitos de locomoción y uso del sustrato

El esqueleto poscraniano de los chinchíllidos fósiles no ha sido estudiado desde un punto de vista morfofuncional-paleoecológico. Como en otros grupos de

caviomorfos fósiles (e.g. Candela y Picasso, 2008; Candela et al., 2012), en el caso de los chinchillidos el análisis del poscráneo puede ser una fuente de información valiosa para inferir los hábitos de vida de las especies fósiles del grupo, así como su relación con las condiciones ambientales predominantes durante su evolución.

En esta sección se estudian cuali- y cuantitativamente algunos elementos del poscráneo de chinchillidos fósiles, particularmente los huesos largos de los miembros anteriores (húmero, radio y ulna) y posteriores (fémur, tibia y fibula). Los elementos más frecuentemente preservados en el registro fósil son el húmero en el miembro anterior, y el fémur y la tibia en el miembro posterior. El radio y la ulna suelen hallarse preservados, pero rara vez completos. La fibula, al ser un elemento muy delicado, no se preserva en especímenes fósiles, excepto por sus epífisis.

Para el análisis cualitativo se estudiaron las áreas de origen e inserción de los principales músculos involucrados en la locomoción y se evaluaron aquellos rasgos morfológicos con significancia funcional de acuerdo a estudios previos (e.g. Candela y Picasso, 2008; Candela et al., 2012; García Esponda y Candela, 2010). Para el análisis cuantitativo se tomaron medidas de los elementos óseos y se calcularon índices (véase más abajo), previamente analizados en roedores y particularmente en caviomorfos (e.g. Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Elissamburu y De Santis, 2011; Morgan y Verzi, 2006; Samuels y Van Valkenburgh, 2008; Lagaria y Youlatos, 2006), que permitieran su comparación con otros grupos de roedores caviomorfos.

A través del estudio de las proporciones de los huesos largos de los miembros anteriores y posteriores de las especies fósiles de chinchillidos se infirió su comportamiento locomotor, comparándolas con caviomorfos vivientes que presentan diferentes hábitos locomotores y preferencias de sustrato.

Se utilizaron diez (10) medidas (figura 7.4, ver más abajo) usadas a su vez para calcular siete (7) índices (ver más abajo). Estos últimos fueron tomados de Elissamburu y Vizcaíno (2004). Se analizó cada elemento óseo por separado, debido a que en el material fósil estudiado los miembros anteriores y posteriores rara vez se encuentran asociados, y a que algunos elementos, como el radio, la ulna y la fibula, casi nunca están representados.

Medidas utilizadas

- LH: largo funcional del humero
- LDH: largo deltoideo del humero
- DTH: diámetro transverso del humero
- DEH: diámetro de los epicóndilos
- LF: largo funcional del fémur
- EDTM: extensión distal del trocánter mayor
- DTF: diámetro transverso del fémur
- LT: largo funcional de la tibia
- LPT: largo proximal de la tibia
- DTT: diámetro transverso de la tibia

Índices utilizados

- IE: índice epicondilar (DEH/LH)
- IRH: índice de robustez humeral (DTH/LH)
- IMH: índice de momento del hombro (LDH/LH)
- IG: índice glúteo (EDTM/LF)
- IRF: índice de robustez del fémur (DTF/LF)
- IET: índice de la espina tibial (LPT/LT)
- IRT: índice de robustez de la tibia (DTT/LT)

7.4.1. Estudio Cualitativo del esqueleto apendicular

Como la mayoría de los roedores semifosoriales o de hábitos cavadores, la vizcachita viviente se caracteriza por cavar con los miembros anteriores (Weir, 1974), un comportamiento conocido como “*scratch digging*” (ver Vassallo, 1998; Lessa et al., 2008; Morgan y Álvarez, 2013 entre otros)

En los miembros anteriores de los “*scratch diggers*”, los músculos retractores del húmero son poderosos y bien desarrollados (e.g. *teres major* y *latissimus dorsi*), con orígenes extensos e inserciones relativamente distales en un húmero particularmente robusto (e.g. Lagaria y Youlatos, 2006; Morgan y Álvarez, 2013); los músculos protractores (*deltoides*) y aductores del brazo (*pectoralis*) se insertan en una cresta

deltopectoral del húmero muy desarrollada (Samuels y Van Valkenburgh, 2008). Ambos rasgos se observan tanto en *Lagostomus maximus* como en especies fósiles de *Lagostomus* (i.e. *L. incisus*, *L. euplasius* y *L. cavifrons*).

Los flexores de la mano (e.g. *flexor carpi radialis* y *flexor digitorum profundus*), y del antebrazo (*pronator teres*) son muy fuertes en los roedores cavadores, originándose en el prominente epicóndilo medial humeral (e.g. Morgan y Álvarez, 2013). El grado de desarrollo del epicóndilo medial ha sido considerado como un buen indiciador de fosorialidad (Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Morgan y Verzi, 2006). Este rasgo está presente en *L. maximus* y en las especies fósiles *L. incisus*, *L. euplasius* y *L. cavifrons*.

Los flexores (*flexor carpi ulnaris*) y extensores del antebrazo (*dorsoespinotroclearis*, *anconeus* y *triceps brachii*) son particularmente desarrollados en los roedores cavadores, asociados a un proceso olecraneano de la ulna relativamente largo, lo cual se relaciona con una mayor fuerza del brazo para romper el suelo con las garras (e.g. Vassallo, 1998; Lagaria y Youlatos, 2006; Samuels y Van Valkenburgh, 2008). El proceso olecraneano de la ulna está bien desarrollado en *Lagostomus maximus*, pero la ulna no está bien preservada en las especies fósiles.

Los roedores “*scratch diggers*” presentan un gran desarrollo de las falanges ungueales de los miembros anteriores y garras de rápido crecimiento (Samuels y Van Valkenburgh, 2008), que son utilizadas para cavar. En *Lagostomus maximus*, así como en las especies fósiles *L. euplasius*, *L. incisus* y *L. cavifrons*, las garras están bien desarrolladas y la morfología de las falanges ungueales es concordante con un modo de vida semifosorial (ver Macleod y Rose, 1993).

En los roedores semifosoriales hay un importante desarrollo de los glúteos (*gluteus medius* y *gluteus profundus*) en comparación con otros roedores terrestres, evidenciando la importancia de los miembros posteriores para resistir el retroceso del cuerpo durante el cavado (Samuels y Van Valkenburgh, 2008). En *Lagostomus maximus* se observa un buen desarrollo del trocánter mayor del fémur (área de inserción de *gluteus medius* y *gluteus profundus*; e.g. García Esponda y Candela, 2010; Ercoli et al., 2012). En *Lagostomus euplasius* el desarrollo del trocánter mayor no es tan marcado como en la especie viviente, pero se necesitan estudios más profundos para indicar de

qué manera un trocánter mayor del fémur menos desarrollado que en *L. maximus* habría afectado en la locomoción de *L. euplasius*.

7.4.2. Análisis de los índices

Los valores de los índices obtenidos en este estudio para los lagostominos fósiles fueron comparados con los datos (índices o medidas de huesos largos) publicados previamente en caviomorfos vivientes (Elissamburu y Vizcaino, 2004; Candela y Picasso, 2008; Elissamburu y De Santis, 2011) y en otros grupos de roedores (e.g. Lagaria y Youlatos, 2006; Samuels y Van Valkenburgh, 2008).

Los hábitos locomotores de los roedores caviomorfos vivientes utilizados en la comparación cuantitativa figuran en la tabla 7.5. Las categorías locomotrices y usos de sustrato utilizadas fueron adaptadas de Elissamburu y Vizcaíno (2004) y Samuels y Van Valkenburgh (2008). Nótese que existe una importante controversia respecto a la utilización de categorías de modos de locomoción, uso de sustrato y preferencia del sustrato (ver Toledo et al., 2012). No obstante y a los fines de facilitar la comparación con trabajos previos se siguen aquí las categorías adaptadas de estos autores intentando incluir, en la medida de lo posible, en cada una de ellas el uso de sustrato y el comportamiento locomotor, las cuales y se definen de la siguiente manera: *cavadores* (son terrestres y construyen sistemas complejos de madrigueras), *cavadores ocasionales* (terrestres o semiacuáticos, capaces de cavar para ampliar o modificar cuevas), *nadadores* (semiacuáticos, nadan regularmente, ya sea para desplazarse o huir de depredadores), *cursoriales* (terrestres con una marcada especialización para correr y caminar), *generalizados* (terrestres no especializados), *trepadores* (arborícolas o semiarborícolas, son capaces de trepar con facilidad), *saltadores* (terrestres, capaces de saltar con ambos miembros posteriores al mismo tiempo, generalmente bípedos). En el caso de los taxones que abarcan varias categorías, como *Hydrochoerus hydrochaeris* (cursorial/nadador), *Myocastor coypus* (nadador/cavador ocasional), *Dinomys branickii* (cavador ocasional/trepador) y *Agouti* spp. (cursorial/cavador ocasional/nadador), éstos fueron incluidos en la categoría locomoción mixta (ver figuras 7.5, 7.6 y 7.7).

Miembro anterior:

IMH. El índice de momento del hombro (IMH) es un indicador de la ventaja mecánica del *deltoides* y el *pectoralis major* actuando en la articulación del hombro (Elissamburu y Vizcaíno, 2004).

El IMH es menor o igual a 50 en *Cavia aperea* (generalizado), *Dolichotis patagonum* y *Dasyprocta* sp. (cursoriales), *Chinchilla* sp. y *Lagidium viscacia* (saltadores), *Microcavia* sp., *Galea musteloides*, *Myocastor coypus* (cavadores ocasionales), y en *Dinomys* (cavador ocasional/trepador).

En *Coendou* (trepador), *Erethizon dorsatum* (trepador), *Ctenomys* y *Lagostomus maximus* (cavadores), en *Hydrochoerus hydrochaeris* (cursorial/nadador) y en *Agouti* (cursorial/cavador ocasional/nadador), el IMH es mayor o igual a 48.

En la especie fósil *Lagostomus euplasius*, el valor del IMH está dentro del rango de la especie viviente *Lagostomus maximus*.

Dentro de roedores no-caviomorfos, los fosoriales y semifosoriales tienen valores de IMH similares a los caviomorfos cavadores (Lagaria y Youlatos, 2006; Samuels y Van Valkenburgh, 2008).

IRH. El índice de robustez del húmero (IRH) varía considerablemente entre especies de un mismo género (por ejemplo en *Ctenomys* varía entre 8 y 12; Morgan y Verzi, 2006), y es muy similar en especies dispares ecológicamente (*Cavia aperea* con un valor de 8,31 e *Hydrochoerus hydrochaeris* con un valor de 8,57; Elissamburu y Vizcaíno, 2008), por lo que no sería un buen indicador de hábito locomotor por sí solo.

IE. El índice epicondilar (IE) es un indicador del ancho relativo disponible para el origen de los flexores, pronadores y supinadores del antebrazo (e.g. *flexorus digitorum profundus*), y se considera un buen indicador de capacidad de cavar y fosorialidad (Elissamburu y Vizcaíno, 2004).

Es menor a 23 en caviomorfos de locomoción generalizada (*Cavia aperea*), cursoriales (*Dolichotis patagonum*, *Dasyprocta* sp.), cavadores ocasionales (*Microcavia* sp. y *Galea musteloides*) y saltadores (*Chinchilla* sp. y *Lagidium viscacia*).

En los caviomorfos trepadores (*Coendou* spp. y *Erethizon dorsatum*), cursoriales/nadadores (*Hydrochoerus hydrochaeris*, *Agouti*), cavadores (*Ctenomys* sp.,

Lagostomus maximus), nadadores/cavadores ocasionales (*Myocastor coypus*, *Dinomys*) el valor mínimo de IE es 23.

De los lagostominos fósiles estudiados, *Lagostomus maximus* del Holoceno presenta un valor similar al de ejemplares actuales de *L. maximus*, mientras que *L. euplasius* presenta un valor cercano a 23, intermedio entre los generalizados/cavadores ocasionales y los cavadores propiamente dichos, como *Ctenomys* y *L. maximus*.

El IE en roedores no-caviomorfos es mayor a 24 en fosoriales y semifosoriales (Lagaria y Youlatos, 2006; Samules y Van Valkenburgh, 2008).

De esta manera, los mejores índices para discriminar los modos de locomoción/ usos de sustrato en caviomorfos en base al húmero resultaron ser el IMH y el IE. En un gráfico bivariado del IMH y IE (figura 7.5) incluyendo caviomorfos vivientes y lagostominos fósiles, se diferencian dos grupos: en el primero, con valores bajos de ambos índices, se hallan los caviomorfos de locomoción generalizada (algunos de éstos también de hábitos cavadores ocasionales), los cursoriales y saltadores; en el segundo grupo, con valores altos de ambos índices, se hallan los caviomorfos cavadores, trepadores, nadadores y algunos cavadores ocasionales. Dentro del segundo grupo (cavadores, trepadores y nadadores), los nadadores presentan los valores más bajos de ambos índices, los cavadores presentan en general valores más altos de IE, y los trepadores presentan valores altos de IMH y medios de IE. Entre ambos grupos se encuentra *Octodon* (de hábitos cavadores pero poco especializado; Woods y Boraker, 1975) y un individuo de *Myocastor* (nadador, cavador ocasional).

Lagostomus euplasius se encuentra incluido en el grupo de los cavadores/trepadores/nadadores pero está levemente alejado de *L. maximus*, por lo que probablemente su habilidad para cavar haya sido menor que en la especie viviente, pero mayor que en *Octodon*.

Miembro posterior:

IG. El índice glúteo (IG) es un indicador de la velocidad de extensión del fémur (Elissamburu y Vizcaíno, 2004).

El IG resultó en valores entre 6 y 10 en caviomorfos saltadores (*Chinchilla* y *Lagidium viscacia*); entre 8 y 17 en cursoriales (*Dolichotis patagonum*, *Dasyprocta* y *Hydrochoerus hydrochaeris*), cavadores ocasionales (*Myocastor coypus*, *Galea musteloides* y *Microcavia*) y generalizados (*Cavia aperea*). En trepadores (*Erethizon* y *Coendou*) el IG es cercano a 14. En cavadores (*Lagostomus maximus*) está entre 14 y 22.

En *Lagostomus euplasius* en valor de IG está dentro del rango del de *L. maximus*, pero en *L. incisus* es levemente menor.

En roedores no caviomorfos de hábitos cavadores, el IG es cercano a 14, como en *L. maximus*, aunque en algunos taxones puede ser mucho menor, similar al de caviomorfos saltadores (Samuels y Van Valkenburg, 2008).

IRF. El índice de robustez del fémur (IRF) es cercano a 9-10 en caviomorfos saltadores (*Chinchilla* y *Lagidium viscacia*). En caviomorfos cursoriales (*Dasyprocta* y *Dolichotis*) está entre 9 y 12. En caviomorfos generalizados (*Cavia*, *Galea* y *Microcavia*) el IRF está entre 8 y 16. En caviomorfos de hábitos locomotores mixtos (*Myocastor*, *Hydrochoerus* y *Dinomys*) el IRF está entre 10 y 12,5. En los caviomorfos trepadores está entre 9 y 10. En los caviomorfos cavadores (*Lagostomus maximus*) el IRF está entre 10 y 12.

En el lagostomino fósil *Lagostomus incisus* el IRF es cercano a 11.

En roedores no-caviomorfos de hábitos cavadores el IRF puede ser igual al de *L. maximus* o cercano a 9 (Samuels y Van Valkenburg, 2008).

En un gráfico bivariado de IG e IRF (figura 7.6) no se discriminan grupos definidos, pero se observa un aumento progresivo de los valores del IG, a través de saltadores, cursoriales, generalizados/cavadores ocasionales/nadadores, trepadores y cavadores.

IET. El índice de la espina tibial (IET) es un indicador de la fuerza de la pierna (Elissamburu y Vizcaíno, 2004).

Varía entre 26 y 45 en saltadores (*Chinchilla* y *Lagidium viscacia*) y cursoriales (*Dolichotis patagonum* y *Dasyprocta*). En caviomorfos generalizados (*Cavia aperea*),

cavadores ocasionales (*Myocastor coypus*, *Galea musteloides*, *Microcavia* sp.) y cavadores (*Lagostomus maximus*) el IET es mayor a 33, llegando a 48. En los arborícolas y semiarborícolas (*Coendou* y *Erethizon dorsatum*) el IET está entre 50 y 65.

Dentro de los lagostominos fósiles estudiados, en *L. euplasius* los valores de este índice está entre 35 y 38, siendo similar a los obtenidos en la vizcacha viviente, mientras que en *L. incisus* es mayor, encontrándose entre 38 y 42.

En los roedores no-caviomorfos, el IET en formas fosoriales es mayor que el de *L. maximus* y cercano a *L. maximus* en taxones semifosoriales.

IRT. Con un índice de robustez tibial (IRT) entre 4,5 y 7,5 se encuentran los saltadores (*Chinchilla* y *Lagidium*), los cavadores ocasionales (*Myocastor coypus*, *Microcavia* sp. y *Galea musteloides*), el generalizado *Cavia aperea*, y los cursoriales (*Dolichotis patagonum* y *Dasyprocta* sp.). En los cavadores (*L. maximus*), arborícolas (*Coendou* spp.) y semiarborícolas (*Erethizon dorsatum*) el IRT está entre 6 y 9. Con un IRT entre 8,5 y 9,5 se encuentra *Hydrochoerus hydrochaeris* (cursorial/nadador).

Lagostomus euplasius presenta valores similares a los de *L. maximus*. *L. incisus* muestra un valor del IRT levemente mayor al de la especie viviente.

En un gráfico bivariado de IET e IRT (figura 7.7) se observan los taxones arborícolas y semiarborícolas con valores altos de IET y medios de IRT, formando un grupo bien diferenciado. En otro grupo, compuesto por el resto de los taxones (con valores bajos de IET), pueden diferenciarse los saltadores y cursoriales con valores bajos de IRT, los cavadores, cavadores ocasionales y generalistas con valores medios de IRT, y el cursorial/nadador *Hydrochoerus hydrochaeris* con un valor alto de IRT.

Lagostomus incisus muestra valores de IET mayores a los de *L. maximus*, formando un grupo diferenciado de la especie viviente. *Lagostomus euplasius* presenta un valor de IRT mayor a *L. maximus* y *L. incisus*. Si bien estas dos especies fósiles muestran diferencias respecto de *L. maximus*, la variación es muy pequeña y podría interpretarse un modo de locomoción similar al de la especie viviente. Ambas especies fósiles tienen miembros posteriores fuertes, rasgo característico de los roedores

cavadores, pero también presente en roedores de locomoción más generalizada o nadadores.

Hábitos locomotores y uso y preferencia del sustrato en *Lagostomus*

Las especies fósiles de *Lagostomus* con elementos preservados del esqueleto poscraneano presentan una anatomía similar a la de la especie viviente *Lagostomus maximus*. Por lo tanto se infiere un comportamiento locomotor y un uso y preferencia del sustrato similares al de *Lagostomus maximus*, al menos para *L. incisus*, *L. euplasius* y *L. cavifrons*. Habrían sido terrestres, con hábitos cavadores de tipo “*scratch digger*”, alimentándose y desplazándose sobre el terreno.

7.5. Morfología dentaria y hábito dietario

Estudios en roedores vivientes han establecido una relación directa entre la morfología de los molariformes y la especialización en los tipos de dieta (e.g. Schmidt-Kittler, 2002). Factores como tipo de crecimiento dentario, orientación de las láminas y proporción dentina/esmalte en la superficie oclusal son cruciales para entender los hábitos dietarios de roedores vivientes y fósiles.

El grado de hipsodoncia ha sido considerado tradicionalmente como indicador de ambientes abiertos o pastizales (e.g. Stebbins, 1981; MacFadden, 2000), asumiendo que la hipsodoncia es una respuesta adaptativa a la ingesta predominantemente de pastos. Sin embargo, estudios recientes han demostrado que la aparición de hipsodoncia no estuvo necesariamente asociada al desarrollo de pastizales en ambientes abiertos, sino a otros factores, como la presencia de partículas abrasivas o de ceniza volcánica ingeridas junto con el alimento (e.g. Janis, 1988; Damuth y Janis, 2011; Jardine et al., 2012; Candela et al., 2013; Reguero et al., 2015; Stromberg et al., 2013).

“*Eoviscaccia*” *australis* (figura 7.8a y b) posee dientes protohipsodontes que con un desgaste avanzado muestran una desaparición del hipoflexo e hipofléxido (Kramarz, 2001a), lo que evidencia que no ha desarrollado euhipsodoncia. Los lóbulos o prismas no son totalmente laminares sino que presentan una curvatura marcada. La banda de esmalte es más espesa que en los demás chinchillidos. Esta asociación de caracteres

parece indicar una menor especialización en el procesamiento del alimento que en la especie viviente *L. maximus*.

Los géneros del Mioceno temprano y medio, *Prolagostomus* (figura 7.8c y d) y “*Pliolagostomus*” (figura 7.8e y f), poseen molariformes euhipsodontes. La banda de esmalte es más gruesa en relación al resto del diente comparado con los de *Lagosotmus maximus*. Las crestas de esmalte en *Prolagostomus*, si bien muestran una marcada orientación, no son tan rectas como en *Lagosotmus*; esto inidcaría una menor especialización hacia una dieta basada en hojas y gramíneas que la evidenciada en *L. maximus* (ver Schmidt-Kittler, 2002). Los molariformes de “*Pliolagostomus*” son muy semejantes a los de *Lagosotmus* pero con el esmalte y el cemento más gruesos que en la especie viviente; lo que también sugiere una menor especialización en la dieta que en la especie viviente.

El ambiente en el que habitaron *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*”, ambos géneros euhipsodontes, estaba dominado por bosques con muy poca representación de gramíneas (pero ausencia de pastizales; e.g. Barreda y Palazzesi, 2007; Brea et al., 2012; Palazzesi y Barreda, 2012), constituyendo otro ejemplo de mamíferos, particularmente de roedores caviomorfos, con dientes de crecimiento continuo presentes en ambientes forestados (Candela et al., 2013). De hecho, se han reconocido casos de roedores y notoungulados con dientes euhipsodontes que habitaron ambientes boscosos en Argentina (e.g. Candela et al., 2013; Reguero et al., 2013).

La especie viviente *Lagosotmus maximus* (figura 7.8i y j) presenta molariformes euhipsodontes. La banda de esmalte de los molariformes es muy delgada, lo que implica una alta velocidad de desgaste dentario y grado deafilamiento de las crestas de esmalte (Schmidt-Kittler, 2002). Las crestas de esmalte son rectas y paralelas entre sí, mostrando una marcada orientación (*sensu* Schmidt-Kittler, 2002), evidenciando una especialización dentaria para el corte de fibras y tejidos (Schmidt-Kittler, 2002). Las crestas de esmalte de los dientes superiores forman un ángulo de aproximadamente 20° con las crestas de esmalte de los dientes inferiores, indicando una alta especialización para el corte por cizallamiento (e.g. Rensberger, 1973; Schmidt-Kittler, 2002). Esta combinación de rasgos dentarios indica una marcada especialización en el hábito

dietario de *Lagostomus maximus*, que es típica de roedores con una dieta a base de hojas y gramíneas (ver Schmidt-Kittler, 2002).

Las especies fósiles *Lagostomus* sp. nov. A, *L. antiquus*, *L. pretrichodactyla*, *L. euplasius*, *L. compressidens*, *L. debilis* y *L. cavifrons* (ver figura 7.8g, h, k y l) muestran la misma combinación de caracteres dentarios que la especie viviente *L. maximus*, por lo que se infiere una especialización equivalente, con una dieta a base de hojas y gramíneas.

La especie fósil *Lagostomus incisus* (figura 7.8k y l) presenta molariformes más comprimidos anteroposteriormente, y crestas de esmalte más delgadas que en la especie viviente, con un ángulo entre las crestas de los dientes superiores e inferiores menor a 20°. Esta sumatoria de rasgos indica una mayor presión de selección asociada a un mayor desgaste que la evidenciada en la especie viviente, ya que una menor relación esmalte/dentina implica un mayor desgaste (ver Schmidt-Kittler, 2002). Por lo tanto, la dieta de *L. incisus* probablemente incluyó mayor proporción de partículas abrasivas (ya sea sílice proveniente de hojas de gramíneas o partículas de sedimento) que en *L. maximus*.

7.6. Conclusiones

El estudio llevado a cabo en este capítulo permite realizar las siguientes consideraciones acerca de la paleobiología de los chinchillidos fósiles.

“Eoviscaccia” australis era un roedor de pequeño tamaño (entre 191 y 317 gramos). Habitó en Patagonia desde el Oligoceno tardío hasta el Mioceno temprano, en ambientes con bosques desarrollados bajo clima cálido, con un progresivo enfriamiento climático hacia el Mioceno temprano, donde los elementos arbustivos y herbáceos se hacían cada vez más importantes (Barreda y Palazzesi, 2007), aunque no asociados a pastizales o ambientes predominantemente abiertos (ver Palazzesi y Barreda, 2012).

Desde el Mioceno temprano hasta el Mioceno medio *Prolagostomus* y *“Pliolagostomus”* habitaron principalmente en Patagonia, también con registros en Cuyo, Chile y Bolivia. Durante el Mioceno temprano en la Patagonia dominaban

bosques templados aunque con un más importante componente de elementos herbáceo-arbustivos (e.g. Barreda y Palazzesi, 2007). Los estudios de plantas fósiles en la Formación Santa Cruz indican la presencia de bosques pero también de gramíneas, conformando un mosaico de bosques abiertos templado-cálidos húmedos a semi-áridos (Brea et al., 2012), con presencia de lagos e inundaciones estacionales (Kay et al., 2012). En el Mioceno medio comienza a evidenciarse una mayor aridización de la Patagonia (Ortiz Jaureguizar, 1998), con un clima más frío y seco que en el Mioceno temprano en la Patagonia extra andina y predominio de elementos arbustivos y herbáceos, pero sin desarrollo de pastizales (Palazzesi y Barreda, 2012), y con bosques que pudieron persistir como bosques en galería (Barreda y Palazzesi, 2007). Por otra parte, estudios paleoclimáticos indican un “óptimo climático” para el Mioceno medio (e.g. Zachos et al., 2011; Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

Prolagostomus tenía un peso promedio de 700 gramos, llegando a pesar 1 kilogramo, mostrando poca variación de tamaño entre las especies del Mioceno temprano y el Mioceno medio. No habrían adquirido la especialización alimenticia observada en *Lagostomus maximus*, asociada a la ingesta predominante de gramíneas. Las especies de *Prolagostomus* podrían haber tenido una dieta mixta, representando “mixed feeders”, en coincidencia con la disponibilidad de recursos alimenticios provista por la existencia de bosques y gramíneas del Mioceno temprano-medio.

“*Pliolagostomus*” *notatus*, del Mioceno temprano, pesaba entre 200 y 300 gramos. “*Pliolagostomus*” *friasensis*, del Mioceno medio, podía alcanzar un kilogramo de peso. Ambas especies muestran una morfología molariforme posiblemente asociada a una mayor especialización alimenticia que *Prolagostomus*, aunque el esmalte es más grueso que en *Lagostomus*, sugiriendo una alimentación menos especializada que en la especie viviente.

Lagostomus incluye especies con un relativamente amplio rango de tamaño corporal, comparado con los restantes géneros de chinchillidos, desde pequeños roedores de 700 gramos a 1 kg de peso, hasta la vizcacha viviente que alcanza los 9 kg. Dado que la morfología de los miembros de las especies fósiles de *Lagostomus* es muy similar a la de *L. maximus*, se interpreta que sus hábitos locomotores y uso de sustrato

eran equivalentes a los de la especie viviente. Habrían habitado en sistemas de cuevas que construían cavando con sus miembros anteriores. Teniendo en cuenta que la morfología dentaria de las especies fósiles es similar a la de *L. maximus*, es posible inferir que habrían tenido hábitos dietarios similares a ésta, alimentándose sobre el suelo, principalmente de gramíneas y otras plantas herbáceas,

La aparición del género *Lagostomus* durante el Mioceno tardío coincide con la aparición de lo que fue tradicionalmente conocido como las planicies australes (Ortiz Jaureguizar, 1998; Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006), dado por un aumento en la aridización, estacionalidad, deterioro climático y un mayor desarrollo de ambientes abiertos durante este momento del tiempo geológico (e.g. Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

La integración de la información analizada en las especies fósiles de *Lagostomus* indica que:

Todas las especies fósiles de *Lagostomus* habrían tenido una dieta a base de pastos y hierbas ya que comparten similares características dentarias con la especie viviente *Lagostomus maximus*.

Lagostomus sp. nov. A era una vizcacha de pequeño tamaño, entre 700 y 1000 gramos de peso.

Lagostomus pretrichodactyla era una especie pequeña, con un peso promedio de 1,732 kg que podía alcanzar los 2,224 kg.

Lagostomus incisus era de tamaño mediano, con un peso promedio de 3,640 kg y un peso máximo de 5,435 kg. Estaba adaptado para cavar, al igual que la vizcacha viviente; poseía miembros anteriores fuertes, y miembros posteriores robustos, típicos de caviomorfos cavadores, pero también presentes estos últimos en caviomorfos de hábito locomotor más generalizado como *Cavia*. Su dieta habría incluido una mayor proporción de partículas abrasivas (partículas ingeridas con el alimento o sílice proveniente de las gramíneas) que la de la especie viviente.

Lagostomus euplasius era de tamaño pequeño a mediano, con un peso promedio de 1,69 Kg y un peso máximo de 2,264 Kg. Probablemente era menos cavadora que la especie viviente (véase más arriba puntos 7.4.1 y 7.4.2) ya que presentaba menores rasgos en el poscráneo que evidencien un hábito cavador.

Lagostomus compressidens era una vizcacha de tamaño mediano, con un peso promedio de 3,706 kg y un peso máximo de 4,222 kg.

Lagostomus debilis tenía un tamaño pequeño, entre 2 kg y 2,4kg.

Lagostomus cavifrons era de tamaño grande, con un peso promedio de 4,2 kg y un peso máximo de 8,8 kg. Esta especie presenta las mismas adaptaciones del poscráneo para un hábito cavador observadas en *Lagostomus maximus*.

Las vizcachas del género *Lagostomus* como indicadores paleoambientales

Como se mencionó anteriormente, dentro del área de distribución de la vizcacha viviente existe una gran variación tanto en la temperatura como en la precipitación media anual. No obstante, las vizcachas no habitan zonas donde la temperatura media anual es menor a 12°C, ni donde la precipitación media anual excede los 1800 mm o es menor a 300 mm. Asumiendo que las especies fósiles, al menos aquellas del género *Lagostomus* similares en tamaño y hábitos, tenían características ecofisiológicas similares que la especie viviente, el registro de *Lagostomus* (= *Lagostomopsis*) en la Formación Puerto Madryn, Huayqueriense (Mioceno tardío) de Península Valdés, una región que se encuentra fuera del área de distribución de la vizcacha viviente, estaría indicando condiciones más cálidas que las que actualmente predominan en esta área del norte de Patagonia. Esta inferencia paleoclimática es soportada por la presencia en yacimientos del Mioceno tardío de Península Valdés de otros taxones como los peces teleósteos Loricariidae (ver Dozo et al., 2010; Cione et al., 2005). El resto de los registros fósiles de *Lagostomus* en Argentina se encuentran dentro del área de distribución de la especie viviente *L. maximus*.

Por otra parte, se infiere que al igual que la especie viviente, las especies fósiles de *Lagostomus*, de hábitos cavadores, también habrían realizado forrajeo selectivo, alterando la composición y estructura de la vegetación en torno o en las cercanías de las vizcachera. Así, la presencia de especies extintas del género *Lagostomus* se asociaría con la presencia de áreas relativamente abiertas, aun cuando el ambiente estuviese dominado por árboles o arbustos.

Capítulo VIII – Conclusiones

“It is just an illusion here on Earth that one moment follows another one, like beads on a string, and that once a moment is gone, it is gone forever.”

“All moments, past, present and future, always have existed, always will exist.”

Kurt Vonnegut – Matadero Cinco

Capítulo VIII – Conclusiones

- El dimorfismo sexual observado en la especie viviente *Lagostomus maximus* no se limita a variaciones de la coloración del pelaje o tamaño corporal, como fue previamente descrito, sino que abarca también a la morfología craneana.
- La variación morfológica observada entre hembras y machos actuales de *Lagostomus maximus* puede reconocerse también en individuos fósiles de *Lagostomus*, y se infiere que el dimorfismo sexual en el género habría estado presente al menos desde el Plioceno.
- Existe dimorfismo sexual en la vizcacha viviente, *Lagostomus maximus*, en términos alométricos.
- El estudio taxonómico de los Chinchillidae fósiles de la Argentina permitió reconocer la validez de veintidós taxones previamente descritos (gen. et sp. indet. 1, “*Eoviscaccia*” *australis*, “*Eoviscaccia*” sp., *Prolagostomus* sp. 1, *Prolagostomus pusillus*, *Pr. obliquidens*, *Pr. rosendoi*, “*Pliolagostomus*” *notatus*, “*Pl.*” *friasensis*, *Lagostomus pretrichodactyla*, *L. antiquus*, *L. laminosus*, *L. incisus*, *L. euplasius*, *L. compressidens*, *L. debilis*, *L. cavifrons*, *L. egenus* y *L. maximus*, *Lagidium* sp. y *Chinchilla chinchilla*), así como una especie nueva (*Lagostomus* sp. nov. A).
- El análisis filogenético indica que “*Eoviscaccia*” es un taxón parafilético basal al resto de los Chinchillidae, constituyendo el *stem* Chinchillidae. Las subfamilias Chinchillinae+Lagostominae forman un clado aquí reconocido como el *crown* Chinchillidae. Dentro de éste se reconocen dos grupos principales, las subfamilias Chinchillinae y Lagostominae. Entre los Lagostominae, *Prolagostomus* y *Lagostomus* son taxones monofiléticos, pero las especies de “*Pliolagostomus*” no conforman un clado. “*Lagostomopsis*” no es válido como género ni como subgénero de *Lagostomus*.
- El análisis del árbol filogenético obtenido, calibrado estratigráficamente, indica tres eventos principales de diversificación. El primer evento habría comenzado al menos en el Oligoceno temprano, como es evidenciado por la diversificación de las especies de “*Eoviscaccia*”. El segundo evento se habría producido durante el Mioceno temprano,

con la aparición de las subfamilias Chinchilliane y Lagostominae, y con la diversificación de varios taxones dentro de este último clado. El tercer evento se reconoce en el Mioceno tardío, evidenciado por la aparición y diversificación del género *Lagostomus*.

- El análisis de los registros temporales de los géneros fósiles de chinchíllidos permitió reconocer al menos tres episodios de diversificación: desde el Oligoceno temprano hasta el Mioceno temprano (Tinguiririquense-Colhuehuapense) se registra “*Eoviscaccia*”, desde el Mioceno temprano hasta el Mioceno medio (“Pintureense”-Colloncureense) se registran *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*”, desde el Mioceno tardío hasta la Actualidad (Chasiquense-Actualidad) se registra *Lagostomus*. Estos tres episodios están estrechamente relacionados los eventos de diversificación mencionados en el punto anterior.
- El análisis de los biocrones de las especies de *Lagostomus* registradas desde el Montehermosense a la actualidad en la provincia de Buenos Aires permitió establecer al menos tres lapsos en el registro del género, reconocidos por especies características: desde el Montehermosense hasta el Chapadmalalense se registran *Lagostomus incisus* y *L. euplasius*, desde el Ensenadense hasta el Bonaerense se registra *L. cavifrons*, y desde el Lujanense hasta la Actualidad *Lagostomus maximus*.
- El estudio de los registros temporales de las especies fósiles de chinchíllidos, en conjunto con el análisis de la fauna acompañante, puede aportar información bioestratigráfica valiosa.
- El género “*Eoviscaccia*” estuvo muy ampliamente distribuido en el Oligoceno temprano-Mioceno temprano. Los géneros *Prolagostomus* y “*Pliolagostomus*” durante el Mioceno temprano-Mioceno tardío se hallaron ligados a la zona cordillerana y la Patagonia extra-andina. *Lagostomus* tuvo una distribución más amplia que en la actualidad en el Mioceno tardío-Plioceno.
- Se observa un progresivo aumento de la masa corporal en los chinchíllidos, desde el Oligoceno tardío hasta la actualidad. Entre el Mioceno tardío y el Plioceno temprano el

aumento de tamaño fue más abrupto, coincidiendo con el desarrollo de pastizales en el área pampeana.

- El estudio del poscráneo de especies fósiles de *Lagostomus* indica que éstas habrían tenido un modo de vida similar al de la especie viviente *Lagostomus maximus*, construyendo sistemas de galerías, cavando con los miembros anteriores.
- El análisis de la morfología dentaria de los Chinchillidae indica que la euhipsodoncia y la simplificación dentaria a solo dos láminas con esmalte reducido no coinciden con el desarrollo de pastizales. Estos rasgos surgieron previamente, probablemente como respuesta a un aumento de partículas abrasivas ingeridas junto con el alimento, como sedimentos o ceniza volcánica.

Bibliografía

- Abdala, F., Flores, D. A. y Giannini, N. P. 2001. Postweaning ontogeny of the skull of *Didelphis albiventris*. *Journal of Mammalogy* 87: 190-200.
- Albino, A. M. y Quintana, C. 1992. Los Colubridae (Reptilia: Serpentes) del Chapadmalalense y Uquiense (Plioceno tardío-Pleistoceno temprano?) de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 29 (2): 125-133.
- Álvarez, D. y Tauber, A. 2003. Nuevos registros de mamíferos en la Formación Brochero (Mioceno Tardío-Plioceno) del valle de Nono, Córdoba, República Argentina. *Ameghiniana* 40 (4): 50R Suplemento.
- Álvarez, A., Perez, S. I. y Verzi, D. H. 2011. Ecological and phylogenetic influence on mandible shape variation of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Biological Journal of the Linnean Society* 102: 828-837.
- Álvarez, A., Vieytes, E. C., Becerra, F., Olivares, A. I., Echeverría, A. I., Verzi D. H. y Vassallo A. I. 2015. Diversity of craniomandibular morphology in caviomorph rodents. An overview of macroevolutionary and functional patterns. Cap. 6. *Biology of Caviomorph Rodents: diversity and evolution* (A. I. Vasallo y D. Antenucci, Eds.). Volúmen 1, SAREM Series A, Mammalogical Research (Investigaciones Mastozoológicas). Pp. 199-228.
- 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. 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 (1-2): 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*. E. Coni, Buenos Aires. pp. 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. Mamíferos y aves fósiles argentinos. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 240-259.
- Ameghino, F. 1891b. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 129-167.
- Ameghino, F. 1894. Enumeration synoptique des espèces de Mammifères fossiles des formations Eocenes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 13: 259-452.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires de Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 8: 1-568.
- Ameghino, F. 1908. Las Formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapadmalal. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 10: 342-428.
- Ameghino, F. 1909. Le *Diprothomo platensis*. Un précurseur de l'homme du Pleistocène inférieur de Buenos Aires. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 107-207.
- Arias, S. M., Quintana, R. D. y Cagnoni, M. 2005. Vizcacha's Influence on Vegetation and Soil in a Wetland of Argentina. *Rangeland Ecology & Management* 58 (1): 51-57.
- Badyaev, A. V. 2002. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology & Evolution* 17 (8): 369-378.
- Barreda, V. y Palazzesi, L. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-Early Neogene: Origin of arid-adapted floras. *The Botanical Review* 73 (1): 31-50.
- Bennett, E. T. 1829. The chinchilla. *Gardens and Menagerie of the Zoological Society of London* 1: 1-12.
- Bertrand, O. C., Flynn, J. J., Croft, D. A. y Wyss, A. R. 2012. Two New Taxa (Caviomorpha, Rodentia) from the Early Oligocene Tinguiririca Fauna (Chile). *American Museum Novitates* 3750: 1-36.
- Biknevicius, A. R., McFarlane, D. A. y MacPhee R. D. E. 1993. Body size in *Amblyrhiza inundata* (Rodentia: Caviomorpha), an extinct megafaunal rodent from the Anguilla Bank, West Indies: estimates and implications. *American Museum Novitates* 3079: 1-25.
- 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.

- Bonaparte, J. F. 1960. La sucesión estratigráfica de Monte Hermoso (Provincia de Buenos Aires). *Acta Geológica Lilloana* 3: 273-287.
- Bond, M.; López, G.; Reguero, M. A.; ScillatoYané, G. J. Vucetich, M. G. 1998. Los mamíferos de la Formación Fray Bentos (Edad Mamífero Deseadense, Oligoceno superior?) de las provincias de Corrientes y Entre Ríos. En *Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 5: 41-50.
- Bondesio, P. y Bocquentin Villanueva, J. 1988. Novedosos restos de Neopiblemidae (Rodentia, Hystricognathi) del Mioceno tardío de Venezuela. Inferencias paleoambientales. *Ameghiniana* 25 (1): 31-37.
- Bondesio, 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.
- Bondesio, P., Laza, J. H., Scillato Yané, G. J., Tonni, E. P. y Vucetich, M. G. 1980. Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Fm. Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la Prov. de Buenos Aires. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* III: 85-99.
- Branch, L. C. 1993a. Social organization and mating system of the plains viscacha (*Lagostomus maximus*). *Journal of Zoology* 229: 479-491.
- Branch, L. C. 1993b. Seasonal patterns of activity and body mass in the plains vizcacha, *Lagostomus maximus* (family Chinchillidae). *Canadian Journal of Zoology* 71: 1041-1045.
- Branch, L. C., Villarreal, D. y Fowler, G. S. 1993. Recruitment, dispersal and group fusion in a declining population of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*; Chinchillidae). *Journal of Mammalogy* 74 (1): 9-20.
- Branch, L. C., Villarreal, D., Sbriller, A. P. y Sosa, R. A. 1994. Diet selection of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*, family Chinchillidae) in relation to resource abundance in semi-arid scrub. *Canadian Journal of Zoology* 72: 2210-2216.

- Branch, L. C., Hierro, J. L. y Villarreal, D. 1999. Patterns of plant species diversity following local extinction of the plains vizcacha in semi-arid scrub. *Journal of Arid Environments* 41: 173-182.
- Brandoni, D. 2013. Los mamíferos continentales del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina. Diversidad, edad y paleobiogeografía. En: *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. D. Brandoni y J. I. Noriega, Editores. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14: 179-191.
- Brandoni, D., Schmidt, G.I., Candela, A.M., Noriega, J.I., Brunetto, E. y Fiorelli, L.E. 2012. Mammals from the Salicas Formation (Late Miocene), La Rioja Province, Northwestern Argentina: Palobiogeography, Age, and Paleoenvironment. *Ameghiniana* 49 (3): 375-387.
- Brea, M., Zucol, A. F. e Iglesias, A. 2012. Fossil plant studies from late Early Miocene of the Santa Cruz Formation: paleoecology and paleoclimatology at the passive margin of Patagonia, Argentina. En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Vizcaíno, S. F., Kay, R. F y Bargo, M. S. (eds.) Cambridge University Press. Cap. 7, Pp. 104-128.
- Brookes, J. 1828. A new genus of the order Rodentia. *Transactions of the Linnean Society*, 16: 96-105.
- Burmeister, G. 1866. Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 1: 121-232.
- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. II. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, Ciencias Zoológicas 4: 309-732.
- Cabrera, A. y Yepes, J. 1960. *Mamíferos sudamericanos*. Buenos Aires, Ediar, Vol. 2, 160 pp.
- Campos, C. M.; Tognelli, M. F. y Ojeda, R. A. *Dolichotis patagonum*. *Mammalian Species* 652: 1-5.
- Candela, A. M. 1999. The evolution of the molar pattern of the Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) and the validity of *Parasteiromys* Ameghino, 1904. *Palaeovertebrata* 28 (1): 53-73.
- Candela, A. M. 2000. Los Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) fósiles de Argentina. Sistemática e historia evolutiva y biogeográfica. Tesis, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata (sin publicar).

- Candela, A. M. 2002. Lower deciduous tooth homologies in Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi): Evolutionary significance. *Acta Paleontologica Polonica* 47 (4): 717-723.
- Candela, A. M. 2004. A New Giant Porcupine (Rodentia, Erethizontidae) from the Late Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (3): 732-741.
- Candela, A. M. 2005. Los roedores del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío, Formación Ituzaingó) de la provincia de Entre Ríos (Argentina). En: *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino II*, INSUGEO, Miscelánea 14: 37-48.
- Candela, A. M. y Vizcaíno, S. F. 2007. Functional analysis of the postcranial skeleton of *Neoreomys australis* (Rodentia, Caviomorpha, Dasyproctidae) from the Mioceno of Patagonia. *6th International Congress of Vertebrate Morphology*. Paris 16-21 July 2007. Abstract: 19.
- Candela, A. M. y Picasso, M. B. J. 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 (2): 451-480.
- Candela, A. M. y Vucetich, M. G. 2002. *Hypsosteiromys* (Rodentia, Hystricognathi) from the Early Miocene of Patagonia (Argentina), the only Erethizontidae with a tendency to hypsodonty. *Geobios* 35: 153-161.
- Candela, A. M., L. L. Rasia y M. E. Pérez. 2012. Paleobiology of Santacrucian Caviomorph Rodents: a morpho-functional approach. En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Vizcaíno, S. F., Kay, R. F y Bargo, M. S. (eds.) Cambridge University Press. Cap. 15, pp. 287-305.
- Candela, A. M., Cassini, G. H. y Nasif, N. L. 2013. Fractal dimension and cheek teeth crown complexity in the giant rodent *Eumegamys paranensis*. *Lethaia* 46: 369-377.
- Carvalho, G. A. S. y Salles, L. O. 2004. Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). *Zoological Journal of the Linnean Society* 142: 445-477.

- Cenizo, M. M. 2011. Las sucesiones sedimentarias continentales expuestas en Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires, Argentina (Pleistoceno Inferior-Holoceno). *Estudios Geológicos* 67 (1): 21-39.
- Cheverud, J. M., M. M. Dow, and W. Leutenegger. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 39: 1335-1351.
- Chick, J., Croft, D. A. y Anaya, F. 2008. Middle Miocene rodents from Quebrada Honda, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (3, Suppl.): 63A.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995a. Los estratotipos de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32 (4): 369-374.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995b. Chronostratigraphy and “Land-Mammal Ages” in the Cenozoic of southern South America: principles, practices and the “Uquian” problem. *Journal of Paleontology* 69 (1): 135-159.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995c. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la región pampeana. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), Evolución climática y biológica de los últimos 5 millones de años. *Monografías del Museo Nacional de Madrid* 12: 47-74.
- Cione A. L. y Tonni, E. P. 1996. Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of southern South America. Correlation of the Chapadmalalan with Bolivian sections. *Journal of South American Earth Sciences* 9: 221-236.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean area, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 3: 23-51.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. *Bolletino della Societa Paleontologica Italiana* 40 (2): 167-173.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. En: R. E. de Barrio, R. O. Etcheverry, M. F. Caballé y E. Llambías (eds.), Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. *16º Congreso Geológico Argentino, Relatorio*, 11: 183-200.

- Cione, A. L., Tonni, E. P. y Soibelzon, L. 2009. Did Humans Cause the Late Pleistocene-Early Holocene Mammalian Extinctions in South America in a Context of Shrinking Open Areas? En: G. Haynes (ed.), *American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene*, 125-144.
- Cione, A. L., Azpelicueta, M. M., Casciotta, J. y Dozo, M. T. 2005. Tropical freshwater teleosts from Miocene beds of eastern Patagonia, southern Argentina. *Geobios* 38: 29-42.
- 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. Soibelzon, E. P. Tonni, D. Verzi, y 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
- Cione, A. L., Tonni, E. P., Bargo, S., Bond, M., Candela, A. M., Carlini, A. A., Deschamps, C. M., Dozo, M. T., Esteban, G., Goin, F. J., Montalvo, C. I., Nasif, N., Noriega, J. I., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R., Prado, J. L., Reguero, M. A., Scillato-Yané, G. J., Soibelzon, L., Verzi, D. H., Vieytes, E. C., Vizcaíno, S. F. y Vucetich, M. G. 2007. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial* 11: 257-278.
- Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L. y Fan, J.-X. 2013; updated. The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodio 36: 199-204. <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2014-10.pdf>
- Contreras, V. H. y Baraldo, J. A. 2011. Calibration of the Chasicuan-Huayquerian stages boundary (Neogene), San Juan, western Argentina. En: *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*, J. A. Salfity y R. A. Marquillas (eds.). pp. 111-121.
- Coombs, M. C. 1975. Sexual dimorphism in chalicotheres (Mammalia, Perissodactyla). *Systematic Zoology* 24 (1): 55-62.
- Croft, D. A. 2007. The middle Miocene (Laventan) Quebrada Honda Fauna, southern Bolivia, and a description of its notoungulates. *Palaeontology* 50: 277-303
- Croft, D. A. y Anaya, F. 2008. A new early/middle Miocene fauna from southern Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 387-399.
- L. L. Rasia – Los Chinchillidae fósiles de la República Argentina

- Croft, D. A., Flynn, J. J. y Wyss, A. R. 2004. Notoungulata and Litopterna of the early Miocene Chucal Fauna, northern Chile. *Fieldiana: Geology* (NS) 50: 1-52.
- Croft, D. A., Flynn, J. J. y Wyss, A. R. 2008. The Tinguiririca fauna of Chile and the early stages of “modernization” of South American mammal faunas. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro 66 (1): 191-211.
- Croft, D. A., Anaya, F., Auerbach, D., Garzione, C. y Mac Fadden, B. J. 2009. New data on Miocene neotropical provinciality from Cerdas, Bolivia. *Journal of Mammalian Evolution* 16: 175-198.
- Croft, D. A., Chick, J. M. H. y Anaya, F. 2011. New Middle Miocene Caviomorph Rodents from Quebrada Honda, Bolivia. *Journal of Mammalian Evolution* 18: 245-268.
- Cruz, L. E. 2012. Biostratigraphy and geochronology of the late Cenozoic of Córdoba Province (central Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 42: 250-259.
- Cruz, L. E., Fernicola, J. C., Carignano, C. y Bargo, M. S. 2009. Nueva asociación faunística del Pleistoceno del este de la provincial de Córdoba. *Ameghiniana* 46 (4): 17-18R.
- Damuth, J. y Janis, C. M. 2011. On the relationship between hypsodonty and feeding ecology in ungulate mammals, and its utility in palaeoecology. *Biological Reviews* 86: 733-758.
- Damuth, J. y MacFadden, B. J. 1990. Introduction: Body size and its estimation. en: *Body size in Mammalian Paleobiology Estimation and biological implications*. Damuth, J. y MacFadden, B. J., eds., Cambridge University Press, Cambridge, 1-10.
- Daniels, D. W., Tian, Z. y Barton, E. R. 2008. Sexual dimorphism of Murine Masticatory Muscle Function. *Archives of Oral Biology* 53 (2): 187-192.
- De Blieux, D. D., Baumrind, M. R., Simons, E. L., Chatrath, P. S., Meyer, G. E. y Attia, Y. S. 2006. Sexual dimorphism of the internal mandibular chamber in Fayum Pliohyracidae (Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 26 (1): 160-169.
- De Pinna, M. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.

- De Santis L. J. M. y Moreira, G. J. 2000. El aparato masticador del género extinto *Actenomys* Burmeister, 1888 (Rodentia, Ctenomyidae): inferencias sobre su modo de vida. *Estudios Geológicos* 56: 63-72.
- Deschamps, C. M. 2003. Estratigrafía y paleoambientes del Cenozoico en el sur de la Provincia de Buenos Aires. El aporte de los vertebrados. Tesis, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- Deschamps, C. M. 2005. Late Cenozoic mammal biochronostratigraphy in southwestern Buenos Aires province, Argentina. *Ameghiniana* 42: 733-750.
- Deschamps, C. M. y Borromei, A. M. 1992. La fauna de vertebrados pleistocénicos del Bajo San José (provincia de Buenos Aires, Argentina). Aspectos paleoambientales. *Ameghiniana* 29: 177-183.
- Deschamps, C. M., Borromei, A. M. y Zavala, C. A. 1989. Hallazgo de mamíferos fósiles en sedimentos pampeanos, paraje Las Oscuras (provincia de Buenos Aires). *6° Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados* (San Juan), pp. 90-92.
- Deschamps, C. M., Olivares, A. I., Vieytes, E. C. y Vucetich, M. G. 2007. Ontogeny and diversity of the oldest capybaras (Rodentia: Hydrochoeridae; Late Miocene of Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (3): 683-692.
- Deschamps, C. M., Vieytes, E. C., Olivares, A. I. y Vucetich, M. G. 2009. Primer registro de *Cardiatherium chasicoense* (Rodentia, Hydrochoeridae) fuera del área pampeana (Argentina) y su valor bioestratigráfico. *Ameghiniana* 46 (2): 295-305.
- Deschamps, C. M., Vucetich, M. G., Verzi, D. H. y Olivares, A. I. 2012. Biostratigraphy and correlation of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene, Argentina): The evidence from caviomorph rodents. *Journal of South American Earth Sciences* 35: 1-9.
- Desmarest, A. G. 1817. Gerboise premiere espèce: la grande gerboise *Dipus maximus* Blainv. *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle* 13: 117-119.
- Di Paola, E. 1994. Distribución y evolución de los depósitos cenozoicos de la provincia de San Luis entre los 32° 20' y 34° de latitud sur, Argentina. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología* 1: 33-52.
- Díaz, G. B., Ojeda, R. A., Gallardo, M. H. y Giannoni, S. M. 2000. *Tympanoctomys barrerae*. *Mammalian Species* 646: 1-4.

- Dozo, M. T., Monti, A., Bouza, P., Vucetich, M. G., Cione A. L., Tonni, E. P., y Scillato–Yané, G. J. 2002. Geología y Vertebrados Continentales en cercanías de Punta Delgada (Neógeno de Península Valdés, Chubut, Argentina). En: N. Cabalero, C.A. Cingolani, E. Linares, M.G. López de Luchi, H.A. Ostra, y H.O. Panarello (eds.), *XV Congreso Geológico Argentino* CD-ROM, No 118 y *Actas* 1: 536–541.
- Dozo, M. T., Bouza, P., Monti, A., Palazzesi, L., Barreda, V., Massaferró, G. Scasso, R. A., Tambussi, C. P. 2010. Late Miocene continental biota in Northeastern Patagonia (Península Valdés, Chubut, Argentina) *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 100-109.
- Dunn, R. E., Madden, R. H., Kohn, M. J., Schmitz, M. D., Strömberg, C. A. E., Carlini, A. A., Ré, G. H. y Crowley, J. 2013. A new chronology for middle Eocene-early Miocene South American Land Mammal Ages. *Geological Society of America Bulletin* 125 (3-4): 539-555.
- Eisenberg, J. F. 1981. *The mammalian radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior*. The Athlone Press, London, 610 pp.
- Elissamburu, A. y Vizcaíno, S. F. 2004. Limb proportions and adaptation in caviomorph rodents. *Journal of Zoology* 262: 145-159.
- Elissamburu, A. y De Santis, L. 2011. Forelimb proportions and fossorial adaptations in the scratch-digging rodent *Ctenomys* (Caviomorpha). *Journal of Mammalogy* 92 (3): 683-689.
- Emerson, S. B. y Bramble, D. M. 1993. Scaling, allometry, and skull design. En: *The Skull. Volume 3: Functional and Evolutionary Mechanisms*, J. Hanken y B.K. Hall (eds), pp. 384-421. Chicago University Press, Chicago.
- Ercoli, M. D., Echarri, S., Busker, F., Álvarez, A., Morales, M. M. y Turazzini, G. F. 2013. The functional and phylogenetic implications of the myology of the lumbar region, tail, and hind limbs of the lesser grison (*Galictis cuja*). *Journal of Mammalian Evolution* 20: 309-336.
- Esteban, G., Nasif, N. y Georgieff, S. M. 2014. Cronobioestratigrafía del Mioceno tardío – Plioceno temprano, Puerta de Corral Quemado y Villavil, provincia de Catamarca, Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 26 (2): 165-192.

- Farris, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. en: Platnick N. L. y Funk V. A. (eds.). *Advances in cladistics*. Pp. 7-36. Columbia University Press, New York.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125: 1-15.
- Fidalgo, F. y Tonni, E.P. 1982. Observaciones geológicas y paleontológicas en las “Barrancas de Monte Hermoso” (provincia de Buenos Aires). *III Congreso Geológico Argentino, Resúmenes*, Buenos Aires, 16.
- Fidalgo, F., De Francesco, F. y Pascual, R. 1975. Geología superficial de la llanura bonaerense (Argentina). *VI Congreso Geológico Argentino, Relatorio: Geología de la Provincia de Buenos Aires*, 103-138.
- Fidalgo, F., Tonni, E. P., Porro, N. y Laza, J. H. 1987. Geología del área de la Laguna Chasicó (Partido de Villarino, Provincia de Buenos Aires) y aspectos bioestratigráficos relacionados. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 42 (3-4): 407-416.
- Flores, D. A. y Casinos, A. 2011. Cranial ontogeny and sexual dimorphism in two New World monkeys: *Alouatta caraya* (Atelidae) and *Cebus apella* (Cebidae). *Journal of Morphology* 272 (6): 744-757.
- Flores, D. A., Giannini, N. y Abdala, F. 2006. Comparative postnatal ontogeny of the skull in the australidelphian metatherian *Dasyurus albopunctatus* (Marsupialia: Dasyuromorpha: Dasyuridae). *Journal of Morphology* 267: 426-440.
- Flynn, J. J. y Swisher, C. 1995. Cenozoic South American land mammal ages: correlation to global geochronologies. En: W.A. Berggren, D.V. Kent, M-P. Aubry y J. Hardenbol (eds.), *Society for Sedimentary Geology, Geochronology, Time Scales, and Global Stratigraphic Correlation. Special Publication 54*, Tulsa, pp. 317-333.
- Flynn, J. J. y Wyss, A. R., 1998. Recent advances in South American mammalian paleontology. *Trends in Ecology and Evolution* 13:449-454.
- 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 (1): 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.
- Flynn, J. J., Charrier, R., Croft, D. A., Gans, P. B., Herriott, T. M., Wertheim, J. A. y Wyss, A. R. 2008. Chronologic implications of new Miocene mammals from the Cura-Mallín and Trapa Trapa formations, Laguna del Laja area, south central Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 26: 412-423.
- Forasiepi, A. M., Martinelli, A. G., de la Fuente, M. S., Dieguez, S y Bond, M. 2011. Paleontology and stratigraphy of the Aisol Formation (Neogene), San Rafael, Mendoza. En: *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*, J. A. Salfity y R. A. Marquillas (eds.). pp. 135-154.
- Forasiepi, A. M., Prevosti, F. J., Vera, B., Turazzini, G. F., Echarri, S., Garrido, A. C., Verzi, D., Rasia, L. L., Schmidt, G. I., Esteban, G. y Krapovikas, V. 2014. The badlands from Mendoza and the Huayquerian Age: insights into the late Miocene. *4th International Paleontological Congress*. Mendoza, 2014. Volumen de resúmenes: 713.
- Francis, J. C. y Mones, A. 1965. La presencia de vizcachas [*Lagostomus (Lagostomopsis) spicatus* (Amegh.)] en la Formación Kiyú, Dto. de San José, R. O. del Uruguay. *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias*, Montevideo 22: 155-168.
- Francis, J. C. y Mones, A. 1966. Las vizcachas, *Lagostomus (Lagostomopsis) euplasius* (Amegh.), de la formación Maldonado, departamento de Maldonado, República Oriental del Uruguay. *Kraglieviana* 1 (3): 101-110.
- Francis J. C. y Mones, A. 1968. Los roedores fósiles de Uruguay. *Boletín del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados* 1 (2): 35-64.
- Frenguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55-256.
- Frenguelli, J. 1928. Observaciones geológicas en la región costanera sur de la Provincia de Buenos Aires. *Anales de la Facultad de Ciencias de la Educación de Paraná* 2: 1-145.
- García Esponda, C. M. y Candela, A. M. 2010. Anatomy of the hindlimb musculature in the cursorial caviomorph *Dasyprocta azarae* Lichtenstein, 1823 (Rodentia, Dasyproctidae): functional and evolutionary significance. *Mammalia* 74: 407-422.

- Garrido, A., Kramarz, A., Forasiepi, A., Bond, M., Chornogubsky, L. y Martinelli, A. 2009. Mamíferos fósiles y edad de la Formación Carrere (Provincia del Neuquén). *XXIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*. San Rafael, Mendoza.
- Gervais, H. y Ameghino, F. 1880. *Los mamíferos fósiles de América del Sud*. Pp. XI + 1-225. Savy e Igon. Paris-Buenos Aires.
- Giannini, N. P., Abdala, F. y Flores, D. A. 2004. Comparative postnatal ontogeny of the skull in *Dromiciops gliroides* (Marsupialia: Microbiotheriidae). *American Museum Novitates* 3460: 1-17.
- Giannini, N. P., Wible, J. R., Simmons, N.B. 2006. On the cranial osteology of Chiroptera. I. *Pteropus* (Megachiroptera: Pteropodidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 295: 1-134.
- Giannini, N. P., Segura, V., Giannini, M.I. y Flores, D. 2010. A quantitative approach to the cranial ontogeny of the puma. *Mammalian Biology* 75: 547-554.
- Gingerich, P. D. 1981. Variation, sexual dimorphism, and social structure in the Early Eocene horse *Hyracotherium* (Mammalia, Perissodactyla). *Paleobiology* 7 (4): 443-455.
- Goin, F. J. y Pardiñas, U. F. J. 1996. Revisión de las especies del género *Hyperdidelphys* Ameghino, 1904 (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae). Su significación filogenética, estratigráfica y adaptativa en el neógeno del Cono Sur Sudamericano. *Estudios Geológicos* 52: 327-359.
- Goin, F. J., Pardiñas, U. F. J. y Lezcano, M. 1994. Un nuevo resto del cenolestido *Pliolestes* Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia) del Plioceno de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 31: 15-21.
- Goin, F. J.; Montalvo, C. I. y Visconti, G. 2000. Los Marsupiales (Mammalia) del Mioceno Superior de la Formación Cerro Azul (Provincia de La Pampa, Argentina). *Estudios Geológicos* 56: 101-126.
- Goloboff, P., Farris, J. y Nixon, K. 2003. T.N.T.: Tree Analysis using New Technology. Program and documentation available from the authors, and at www.zmuc.dk/public/phylogeny
- Goloboff, P., Farris, J. y Nixon, K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24 (5): 774-786.

- Gómez, G., Prado, J. L. y Alberdi, M. T. 1999. Micromamíferos del sitio Arroyo Seco 2 (provincia de Buenos Aires, Argentina). Sus implicaciones tafonómicas y paleoambientales. *Estudios Geológicos* 55: 273-281.
- Grandal-d'Anglade, A. y López-González, F. 2005. Sexual dimorphism and ontogenetic variation in the skull of the cave bear (*Ursus spelaeus* Rosenmüller) of the European Upper Pleistocene. *Geobios* 38: 325-337.
- Grzimek, B. 2004. *Animal Life Encyclopedia*. Mammals V, Vol 14. Segunda Edición. Thomson-Gale, Detroit. 588 p.
- Hammer, O., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4 (1): 1-9.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Editorial Universidad de Buenos Aires. 353 pp.
- Herbst, R., Anzótegui, L., Esteban, G., Mautino, L., Morton, S. y Nasif, N. 2000. Síntesis paleontológica del Mioceno de los valles Calchaquíes del noroeste argentino En: Aceñolaza, F. y Herbst, R (Eds) El Neógeno de Argentina. *Serie de Correlación Geológica*, 14: 263-287.
- Herring, S. W. 1972. Sutures – a tool in functional cranial analysis. *Acta Anatomica* 83: 222-247.
- Herring, S. W. 1974. A biometric study of suture fusion and skull growth in peccaries. *Anatomy and Embryology* 146: 167-180.
- Hill, J. E. 1935. The cranial foramina in rodents. *Journal of Mammalogy* 16 (2): 121-129.
- Honacki, J., Kinnman, K. y Koepl, J. 1982. *Mammal species of the World*. Allen Press, Inc. and The Assoc. of Systematics Collections, Lawrence, Kansas.
- Huchon, D. y Douzery, E. J. P. 2001. From the Old World to the New World: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20 (2): 238-251.
- Ilin, A. y Raiko, T. 2010. Practical approaches to Principal Component Analysis in the presence of missing values. *Journal of Machine Learning Research* 11: 1957-2000.
- Jackson, J. E. 1986. Determinación de edad en la vizcacha (*Lagostomus maximus*) en base al peso del cristalino. *Vida Silvestre Neotropical* 1 (1):41-44.

- Jackson, J. E. 1990a. Growth rates in vizcacha (*Lagostomus maximus*) in San Luis, Argentina. *Vida Silvestre Neotropical* 2 (2): 52-55.
- Jackson, J. E. 1990b. Construction of reliable lens-weight growth curve for plains vizcacha (*Lagostomus maximus*) of unknown age in Argentina. *Vida Silvestre Neotropical* 2 (2): 56-58.
- Jackson, J. E., Branch, L. C. y Villareal, D. 1996. *Lagostomus maximus*. *Mammalian Species* 543: 1-6.
- Jackson, T. P. y Van Aarde, R. J. 2003. Sex- and species-specific growth patterns in cryptic African rodents, *Mastomys natalensis* and *M. coucha*. *Journal of Mammalogy* 84 (3): 851-860.
- Janis, C. M. 1988. Estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. In Russell, E., Santoro, J.P., Signogneau-Russell, D. (eds): Teeth Revisited: Proceedings VII International Symposium on Dental Morphology. *Memoire du Museum d'Histoire Naturelle Sciences de la Terre* 53, Paris, 367-387.
- Jardine, P. E., Janis, C. M., Sahney, S. y Benton, M. J. 2012. Grit not grass: Concordant patterns of early origin of hypsodonty in Great Plains ungulates and Glires. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 365-366: 1-10.
- Jolicoeur, P. 1963a. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19: 497-499.
- Jolicoeur, P. 1963b. The degree of generality of robustness in *Martes americana*. *Growth* 27: 1-27.
- Jones G. H. 1956 Memoria explicativa y Mapa Geológico de la Región Oriental del Departamento de Canelones. Bol. Inst. Geol. Uruguay, 34: 1-193, láms. I-XLII, 1 mapa, texto figs. Montevideo.
- Kay, R. F., Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. 2012. A review of the paleoenvironment and paleoecology of the Miocene Santa Cruz Formation. En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Vizcaíno, S. F., Kay, R. F y Bargo, M. S. (eds.) Cambridge Univeristy Press. Cap. 17, pp 331-365.
- Kerber, L., Pereira Lopes, R., Vucetich, M. G., Ribeiro, A. M. y Pereira, J. 2011. Chinchillidae and Dolichotinae rodents (Rodentia: Hystricognathi: Caviomorpha)

- from the late Pleistocene of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 14 (3): 229-238.
- Kitching, I. J., Forey, P. L. Humphries C. J. y Williams, D. L. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. 2º Edición, Systematics association publication. Oxford University press, New York.
- Korth W. W. 2000. Review of Miocene (Hemingfordian to Clarendonian) mylagaulid rodents (Mammalia) from Nebraska. *Annals of the Carnegie Museum* 69: 227-280.
- Kraglievich, L. 1926. Sobre el conducto humeral en las vizcachas y paquirucos chapadmalenses con descripción del *Paedotherium imperforatum*. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural*, Buenos Aires, 34: 45 – 51.
- Kraglievich, L. 1932. Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. *Anales del Museo de Historia Natural*, Montevideo, Serie n, entro 3, tomo III: 257-322. Montevideo.
- 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, 1-136.
- Kraglievich, L. 1940. Los roedores extinguidos del grupo Neopiblemidae. en: Torcelli, A. J. (ed.) *Obras de Geología y Paleontología*, 3. Ministerio de Obras Públicas de la Provincia de Buenos Aires, La Plata, pp. 739-764.
- Kraglievich, J. L. 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, provincia de Buenos Aires. Resumen Preliminar. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata* 1: 8-37.
- Kraglievich, J. L. 1959. Nota acerca de la geología costera en la desembocadura del arroyo Malacara (prov. de Buenos Aires). *Revista del Museo Argentina de Ciencias Naturales* 1: 3-9.
- Kramarz, A. G. 1999. Análisis de la diversidad específica del género *Perimys* (Rodentia, Hystricognathi, Chinchilloidea) en base a la variabilidad de una población actual de *Lagostomus maximus*. *Ameghiniana* 36 (4): 14R.
- Kramarz, A. G. 2001a. Registro de *Eoviscaccia* (Rodentia, Chinchillidae) en estratos colhuehuapenses de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 38 (3): 237-242.

- Kramarz, A. G. 2001b. Revision of the family Cephalomyidae (Rodentia, Caviomorpha) and new cephalomyids from the Early Miocene of Patagonia. *Palaeovertebrata* 30 (1-2): 51-88.
- Kramarz, A. G. 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*, nueva serie 4 (2): 167-180.
- Kramarz, A. G. 2005. A primitive cephalomyid hystricognath rodent from the early Miocene of northern Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 50 (2): 249-258.
- Kramarz, A. G. 2006a. Eocardiids (Rodentia, Hystricognathi) from the Pinturas Formation, late Early Miocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26 (3): 770-778.
- Kramarz, A. G. 2006b. *Neoreomys* and *Scleromys* (Rodentia, Hystricognathi) from the Pinturas Formation, late Early Miocene of Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, nueva serie 8 (1): 53-62.
- Kramarz, A. G. y Bellosi, E. S. 2005. Hystricognath rodents from the Pinturas Formation, Early–Middle Miocene of Patagonia, biostratigraphic and paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 18: 199-212.
- Kramarz, A. G. y Vucetich, M. G. 2009. Observaciones preliminares sobre un nuevo roedor chinchilloideo (Hystricognathi) del Mioceno temprano de Neuquén (Argentina). Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires. *Ameghiniana* 46 (4): 83-84R.
- Kramarz, A. G., Garrido, A., Forasiepi, A., Bond, M. y Tambussi, C. 2005. Estratigrafía y vertebrados (Aves y Mammalia) de la Formación Cerro Bandera, Mioceno Temprano de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Revista Geológica de Chile* 32 (2): 273-291.
- Kramarz, A. G., Forasiepi, A. M. y Bond, M. 2011. Vertebrados cenozoicos. En: *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*, J. A. Salfity y R. A. Marquillas (eds.). pp. 557-572.
- Kramarz, A. G., Vucetich, M. G. y Arnal, A. 2013. A new Early Miocene chinchilloid hystricognath rodent; an approach to the understanding of the early chinchillid dental evolution. *Journal of Mammalian Evolution* 20 (3): 249-261.

- Krishtalka, L., Stuckyt, R. K. y Beard, K. C. 1990. The earliest fossil evidence for sexual dimorphism in primates. *Proceedings of the National Academy of Science* 87: 5223-5226.
- Krogman, W. M. 1930. Studies in growth changes in the skull and face of anthropoids: Ectocranial and endocranial suture closure in anthropoids and Old World apes. *American Journal of Physical Anthropology* 46: 315-353.
- Lagaria, A. y Youlatos, D. 2006. Anatomical correlates to scratch digging in the forelimb of european ground squirrels (*Spermophilus citellus*). *Journal of Mammalogy* 87 (3): 563-570
- Lammers, A. R., Dziech, H. A. y German, R. Z. 2001. Ontogeny of sexual dimorphism in *Chinchilla lanigera* (Rodentia: Chinchillidae). *Journal of Mammalogy* 82 (1): 179-189.
- Ledesma, K. J., Werner, F. A., Spotorno, A. E. y Albuja, L. H. 2009. A new species of Mountain Viscacha (Chinchillidae: *Lagidium* Meyen) from the Ecuadorean Andes. *Zootaxa* 2126: 41-57.
- Legendre, S. 1986. Analysis of mammalian communities from the Late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata* 16: 191-212.
- Lessa, E. P., Vassallo, A. I., Verzi, D. H. y Mora, M. S. 2008. Evolution of morphological adaptations for digging in living and extinct ctenomyid and octodontid rodents. *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 267-283.
- Lezcano, M. J., Reboledo, C. y Schreiber, C. E. 1992. Bioestratigrafía de los sedimentos de la cuenca alta del Río Reconquista (Pleistoceno tardío, noreste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana* 29: 387R.
- Lichtenstein, M. H. C. 1830. *Eriomys chinchilla* Licht. Die Chinchilla–Wollmaus. In Darstellung neuer oder wenig bekannter Saugethiere in Abbildungen und Beschreibungen von fünf und sechzig Arten auf funfzig colorirten Steindrucktaffeln nach den originalen des Zoologischen Museums der Universität zu Berlin. Königlichen Akademie der Wissenschaften. Heft 5, pl. 28, + 2 páginas de texto no numeradas. Königlichen Akademie der Wissenschaften, Berlin, Alemania.
- Lin, L-K. y Shiraishi, S. 1992. Skull growth and variation in the formosan wood mouse, *Apodemus semotus*. *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University* 37 (1): 51-69.

- Llanos A. C. y Crespo J. A. 1952. Ecología de la vizcacha (*Lagostomus maximus maximus* Blainv.) en el nordeste de la Provincia de Entre Ríos. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 6: 289-378.
- Lleonart, J., J. Salat y G. Torres. 2000. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology*, 205: 85-93.
- López, G. M., Vucetich, M. G., Carlini, A. A., Bond, M., Pérez, M. E., Ciancio, M. R., Pérez, D. J., Arnal, M. y Olivares, A. I. 2011. New Miocene mammal assemblages from Noegene Manantiales basin, Cordillera frontal, San Juan, Argentina. En: *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*, J. A. Salfity y R. A. Marquillas (eds.). pp. 211-226.
- Lund, P. W. 1841. Tillaeg til de to Sidste Afhandlinger over Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger* 8:273-296.
- MacFadden, B. J. 2000. Origin and evolution of the grazing guild in Cenozoic New World terrestrial mammals. Pp. 223-244, en H.-D. Sues, (ed.) *Evolution of herbivory in terrestrial vertebrates: perspectives from the fossil record*. Cambridge University Press, New York.
- MacLeod, N. y K. D. Rose. 1993. Inferring locomotor behavior in Paleogene mammals via eigenshape analysis. *American Journal of Science* 293A:300-355.
- MacPhee, R. E. D. 2011. Basicranial Morphology and Relationships of Antillean Heptaxodontidae (Rodentia, Ctenohystrica, Caviomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 363: 1-70.
- Maddison, W. P. y Maddison, D. R. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04 <http://mesquiteproject.org>
- 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.
- Marivaux, L., Vianey-Liaud, M., Welcomme, J-L. y Jaeger, J-J. 2001. The role of Asia in the origin and diversification of hystricognathous rodents. *Zoologica Scripta* 31: 225-239.

- Marivaux, L., Vianey-Liaud, M. y Jaeger, J-J. 2004. High-level phylogeny of early Tertiary rodents: dental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 142: 105-134.
- 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. *Fieldiana, Geology (new series)* 9: 1-80.
- Marshall, L. G. y Sempere, T. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. En: *Fósiles y Facies de Bolivia, Volumen I - Vertebrados*. Suarez-Soruco, R. (Ed.). *Revista Técnica de YPF* 12(3-4): 631-652.
- Marshall, L., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata Mémoire Extraordinaire*: 1-93.
- Marshall, L., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O. A., Bombin, M. y Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata Mémoire Extraordinaire*: 1-76.
- Marshall, L. G., Cifelli, R. L., Drake, R. E., Curtis, G. H. 1986a. Vertebrate paleontology, geology, and geochronology of the Tapera de López and Scarritt Pocket, Chubut province, Argentina. *Journal of Paleontology* 60: 920-951.
- Marshall, L. G., Drake, R. R., Curtis, G. H., Butler, R. F., Glanagan, K. M., Naeser, C. W. 1986b. Geochronology of the type Santacrucian (middle Tertiary) land mammal age, Patagonia, Argentina. *Journal of Geology* 94: 449-457.
- McDonald, H. G. 2006. Sexual dimorphism in the skull of Harlan's ground sloth. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 510: 1-9.
- McEvoy, J. S. 1982. Comparative myology of the pectoral and pelvic appendages of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) and the prehensile-tailed porcupine (*Coendou prehensilis*). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 173: 337-421.
- Mead, A. J. 2000. Sexual dimorphism and paleoecology in *Teleoceras*, a North American Miocene rhinoceros. *Paleobiology* 26 (4): 689-706.

- Meyen, F. J. F. 1833. Das Vizcacha der Peruaner. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum* 16: 576-580.
- Milana, J. P., Bercowski, F. y Jordan, T. 2003. Paleoambientes y magnetoestratigrafía del Neógeno de la Sierra de Mogna, y su relación con la Cuenca de Antepaís Andina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 58 (3): 447-473.
- Mones, A. 1980. Sobre una colección de vertebrados fósiles de Monte Hermoso (Plioceno superior), Argentina, Con la descripción de una nueva especie de *Marmosa* (Marsupialia: Didelphidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 8 (1): 159-169.
- Mones, A. 1981. Sinopsis sistemática preliminar de la familia Dinomyidae (Mammalia, Rodentia, Caviomorpha). *Anais II Congreso Latino Americano de Paleontología*, Porto Alegre, Brasil 2: 605-619.
- Mones, A. 1982. An equivocal nomenclature: What means hypsodonty?. *Paläontologische Zeitschrift* 56 (1-2): 107-111.
- Mones, A. 1986. Palaeovertebrata 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. 1989. Nomen Dubium vs. Nomen Vanum. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9 (2): 232-234.
- Molina, G. I. 1782. *Saggio sulla storia naturale del Chili*. Stamperia di S. Tommaso d'Aquino, Bologna, Italy.
- 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, Coprocna: 159-165
- Moreno, F. J. P. 1888. Informe preliminar de los progresos del Museo La Plata durante el primer semestre de 1888, presentado al señor ministro de Obras Públicas de la Provincia de Buenos Aires. *Boletín del Museo de La Plata* 2: 1-35.
- Morgan, C. C. 2015. The postcranial skeleton of caviomorphs: morphological diversity, adaptations and patterns. Cap. 5. *Biology of Caviomorph Rodents: diversity and evolution* (A. I. Vasallo y D. Antenucci, Eds.). Volumen 1, SAREM Series A, Mammalogical Research (Investigaciones Mastozoológicas). Pp. 167-198.

- Morgan, C. C. y Álvarez, A. 2013 The humerus of South American caviomorph rodents: shape, function and size in a phylogenetic context. *Journal of Zoology* 290 (2): 107-116.
- Morgan, C. C. y Verzi, D. H. 2006. Morphological diversity of the humerus of the South American subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). *Journal of Mammalogy* 87 (6): 1252-1260.
- Morgan, C. C. y Verzi, D. H. 2011. Carpal-metacarpal specializations for burrowing in South American octodontoid rodents. *Journal of Anatomy* 219 (2): 167-75.
- Nasif, N., Esteban, G., García J. y Falcón, C. 2003. Nueva localidad con fósiles de vertebrados del Neógeno de la provincia de Tucumán, Noroeste de Argentina. *Ameghiniana* 40 (4): 62R-63R.
- Nasif, N. L. 2009. Phylogenetic position of *Dinomys branickii* Peters (Dinomyidae) in the context of Caviomorpha (Hystricognathi, Rodentia). *Cladistics* 25: 26.
- Nasif, N. L. 2010. *Los Dinomyidae (Rodentia, Caviomorpha) del Mioceno Superior del Noroeste argentino. Su anatomía cráneodentaria*. Tesis Doctoral Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán (inédito), 362 p. San Miguel de Tucumán.
- Nasif, N. L., A. Candela, L. Rasia, M. C. Madozzo Jaén y R. Bonini. 2013. Actualización del conocimiento de los Roedores del Mioceno tardío de la Mesopotamia Argentina: aspectos sistemáticos, evolutivos y paleobiogeográficos. En: *El Neógeno de la Mesopotamia Argentina*. Brandoni, D. y Noriega, J. (eds.) Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14: 147-163.
- Nedbal, M. A., Allard, M. W. y Honeycutt, R. L. 1994. Molecular systematics of hystricognath rodents: evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 3 (3): 206-220.
- 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 (3): 201-237.
- Negri, F. R. y Ferigolo, J. 1999. Anatomia craniana 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 Emílio Goeldi Série Ciências da Terra* Vol. 11: 3-80.

- Nelson, T. W. y Shump, K. A. Jr. 1978. Cranial variation and size allometry in *Agouti paca* from Ecuador. *Journal of Mammalogy* 59 (2): 387-394.
- Niklas, K. J. 1994. *Plant allometry. The scaling of form and process*. Chicago: University of Chicago Press.
- Nowak, R. M. 1991. *Walker's mammals of the world*. Quinta edición; The John Hopkins University Press, 1629 pp.
- O'leary, M. A., Lucas, S. G. y Williamson, T. E. 2000. A new specimen of *Ankalagon* (Mammalia, Mesonychia) and evidence of sexual dimorphism in mesonychians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (2): 387-393.
- Olivares, A. I., Verzi, D. H., Vucetich, M. G. y Montalvo, C. I. 2012. Phylogenetic affinities of the late Miocene echimyid *Pampamys* and the age of *Thrichomys* (Rodentia, Hystricognathi). *Journal of Mammalogy* 93 (1): 76-86.
- Oiso, Y. 1991. A new mammal locality of middle Miocene (Colloncuran) age from Nazareno, southern Bolivia, en: *Fósiles y Facies de Bolivia*. Suárez-Soruco, R. (ed.), *Revista Técnica de YPF*, 12 (34): 653-671.
- Orgeira, M. J. 1990. Palaeomagnetism of late Cenozoic fossiliferous sediments from Barranca de los Lobos (Buenos Aires Province, Argentina). The magnetic age of the South American land-mammal ages. *Physics of the Earth and Planetary Interiors* 64: 121-132.
- Ortiz, P. E., Jayat, J. P., Nasif, N. L., Teta, P. y Haber, A. 2012. Roedores del Holoceno tardío de la Puna de Atacama, sitio arqueológico Tebenquiche Chico, Catamarca, Argentina. *Archaeofauna* 21: 249-266.
- Ortiz Jaureguizar, E. 1998. Paleoecología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la "Edad de las Planicies Australes" (Mioceno Superior-Plioceno Superior). *Estudios Geológicos* 54: 161-169.
- Ortiz Jaureguizar, E. y Cladera, G. A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 498-532.
- Parodi, L. J. y Parodi Bustos, R. 1952. Apuntes para geología de la costa atlántica de la Provincia de Buenos Aires, con descripción de la Formación de Malacara. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 153: 139-156.
- Parra, L. E. y Morales, J. A. 2003. Descripción e interpretación de la columna estratigráfica tipo de la serie vulcano-sedimentaria neógena del Valle del Cajón (Catamarca, Argentina). *Geogaceta* 33: 55-58.

- Pascual, R. 1966. *Paleontografía bonaerense*, IV. Vertebrata. Comisión de Investigación Científica. Provincia de Buenos Aires, La Plata.
- 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. y Odreman Rivas, O. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de Mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. *Actas V Congreso Geológico Argentino*, 3: 293-338.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D. y Tonni, E. P. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquéllas del territorio bonarense. *Comisión Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, Anales* 6: 165-193.
- Pereira, J. A., Quintana, R. D. y Monge, S. 2003. Diets of Plains Vizcacha, Greater Rhea and Cattle in Argentina. *Journal of Range Management* 56 (1): 13-20.
- Pérez, M. E. 2010a. *Sistemática, ecología y bioestratigrafía de Eocardiidae (Rodentia, Hystricognathi, Caviioidea) del Mioceno temprano y medio de Patagonia*. (Tesis sin publicar). Universidad Nacional de La Plata.
- Pérez, M. E. 2010b. A new rodent (Caviioidea, Hystricognathi) from the Middle Miocene of Patagonia, mandibular homologies, and the origin of the crown group Caviioidea *sensu stricto*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (6): 1848-1859.
- Pérez, M. E. y Vucetich, M. G. 2011. A new extinct genus of Caviioidea (Rodentia, Hystricognathi) from the Miocene of Patagonia (Argentina) and the evolution of cavioid mandibular morphology. *Journal of Mammalian Evolution* 18 (3): 163-183.
- Pérez, M. E., Vucetich, M. G. y Kramarz, A. G. 2010. The first Eocardiidae (Rodentia) in the Colhuehuapian (early Miocene) of Bryn Gwyn (northern Chubut, Argentina) and the early evolution of the peculiar cavioid rodents. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (2): 528-534.
- Pérez, M. E., Krause, M. y Vucetich, M. G. 2012. A new species of *Chubutomys* (Rodentia, Hystricognathi) from the late Oligocene of Patagonia and its

- implications on the early evolutionary history of Cavoioidea sensu stricto. *Geobios* 45: 573-580.
- Plavcan, J. M. 2000. Inferring social behavior from sexual dimorphism in the fossil record. *Journal of Human Evolution* 39: 327-344.
- Pocock, R. I. 1922. On the external characters of some Hystricomorph Rodents. *Proceedings of the Zoological Society of London* 92 (2): 365-427.
- Prado, J. L. y Cerdeño, E. 1998. Los mamíferos pliocenos de la Fauna Local Quequén Grande (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Estudios Geológicos* 54: 75-83.
- Pol, D. y Norell, M. A. 2001. Comments on the Manhattan Stratigraphic Measure. *Cladistics* 17: 285-289.
- Pol, D., Norell, M. A. y M. E. Siddall. 2004. Measures of stratigraphics fit to phylogeny and their sensivity to tree size, tree shape, and scale. *Cladistics* 20: 64-75.
- Prado, J. L., Menegaz, A. N., Tonni, E. P. y Salemme, M. C. 1987. Los mamíferos de la Fauna Local Paso Otero (Pleistoceno tardío), Provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos. *Ameghiniana* 24 (3-4): 217-233.
- Prado, J.L., Chiesa, J., Tognelli, G., Cerdeño, E. y Strasser, E. 1998. Los mamíferos de la Formación Río Quinto (Plioceno), Provincia de San Luis (Argentina). Aspectos bioestratigráficos, zoogeográficos y paleoambientales. *Estudios Geológicos* 54: 153-160.
- Prevosti, F. J. y Pardiñas, U. F. J. 2009. Comment on “The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange” by D.H. Verzi and C.I. Montalvo (Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 267 (2008) 284–291). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 280: 543-547.
- Puig, S., Videla, F., Cona, M., Monge, S. y Roig, V. 1998. Diet of the vizcacha *Lagostomus maximus* (Rodentia, Chinchillidae), habitat preferences and food availability in Northern Patagonia, Argentina. *Mammalia* 62 (2): 191-204.
- Quintana, C. A. 2004. El registro de *Ctenomys talarum* durante el Pleistoceno tardío – Holoceno de las sierras de Tandilia oriental. *Mastozoología Neotropical* 11 (1): 45-53.

- Quintana, C. A. y Mazzanti, D. L. 2011. Las vizcachas pampeanas (*Lagostomus maximus*, Rodentia) en la subsistencia indígena del Holoceno tardío de las Sierras de Tandilia Oriental (Argentina). *Latin American Antiquity* 22 (2): 253-270.
- Radinsky, L. B. 1981a. Evolution of the skull shape in carnivores. 1. Representative modern carnivores. *Biological Journal of the Linnean Society* 15:369-388.
- Radinsky, L. B. 1981b. Evolution of the skull shape in carnivores. 2. Additional modern carnivores. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 337-355.
- Rasia, L. L. y Candela, A. M. 2010. Revisión de las vizcachas (Rodentia, Caviomorpha, Chinchillidae) de la Formación Ituzaingó (“Mesopotamiense”, Mioceno tardío), provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 47 (4): 18R.
- Rasia, L. L. y Candela, A. M. 2013a. Systematic and biostratigraphic significance of a chinchillid rodent from the Pliocene of eastern Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 58 (2): 241-254. doi:10.4202/app.2011.0041.
- Rasia, L. L. y Candela, A. M. 2013b. Las vizcachas (Rodentia, Caviomorpha, Chinchillidae) de la Formación Chapadmalal, Plioceno tardío de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 50 (6): R18.
- Rasia, L. L., Candela, A. M. y Flores, D. A. 2011. Sexual dimorphism in living and fossil plains viscachas (Rodentia, Caviomorpha, Chinchillidae) of Argentina: a qualitative approach. *Ameghiniana* 48 (4): R196-197.
- Rasia, L. L., Bonini, R. A. y Candela, A. M. 2013. Las vizcachas (Rodentia, Caviomorpha, Chinchillidae) del Mioceno tardío de Catamarca, Argentina: sistemática y edad. *Ameghiniana* 50 (6): R18.
- Ré, G. H., Bellosi, E. S., Heizler, M., Vilas, J. F., Madden, R. H., Carlini, A. A., Kay R. F. y Vucetich, M. G. 2010. A geochronology for the Sarmiento Formation at Gran Barranca. en: *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Madden, R. H., Carlini, A. A., Vucetich, M. G. y Kay, R. F. (eds.). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Redford, K. H. y J. F. Eisenberg. 1992. Mammals of the Neotropics. Volume 2. The southern cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. The University of Chicago Press, 430 pp.

- Reguero, M. A. y Candela, A. M. 2011. Late Cenozoic mammals from the northwest of Argentina. En: *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*, J. A. Salfity y R. A. Marquillas (eds.). pp. 411-426.
- Reguero, M. A., Candela, A. M., Galli, C. I., Bonini, R. y Voglino, D. 2015. A new hypsodont notoungulate (Hegetotheriidae, Pachyrukhinae) from the late Miocene of the eastern cordillera, Salta province, northwest of Argentina. *Andean Geology* 42 (1): 56-70.
- Reig, O. A. 1986. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae, Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia"* 1: 1-162.
- Rensberger, J. M. 1973. An occlusal model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *Journal of Paleontology* 47 (3): 515-528.
- Rieppel, O. 1988. *Fundamentals of Comparative Biology*. Basel: Birkhäuser Verlag. 202 pp.
- Rieppel, O. y Kearney, M. 2002. Similarity. *Biological Journal of the Linnean Society* 75:59-82.
- Roth, S. 1899. Apuntes sobre la geología y la paleontología de los territorios del Río Negro y Neuquén. *Revista del Museo de la Plaza* 9: 141-146.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1-247.
- Rowlands, I. W. 1974. Mountain viscacha. En: *The Biology of Hystricomorph Rodents*. Rowlands, I. W. y Weir, B. J. (eds.). *Symposia of the Zoological Society of London* 34. Pp. 131-141.
- Rusconi, C. 1934 Observaciones geológicas y nuevos restos de mamíferos fósiles del Uruguay. *An. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, serie n, tomo IV, N° 6: 1-12.
- Samuels, J. X. y Van Valkenburgh, B. 2008. Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology* 269: 1387-1411.
- Sánchez Villagra, M. R., Aguilera, O. y Horovitz, I. 2003. The Anatomy of the World's largest extinct rodent. *Science, New Series* 301 (5640): 1708-1710.
- Schmidt-Kittler, N. 2002. Feeding specializations in rodents. *Senckenbergiana lethaea* 82 (1): 141-152.
- Schulte-Hostedde, A. I. 2007. Sexual size dimorphism in rodents. Cap.10. En: Wolff J. O. y Shermann P. W. (eds.), *Rodent Societies*. 115-128.

- Scott, W. B. 1905. Mammalia of the Santa Cruz Beds. Vol. 5, Paleontology. Parte 3, Glires. En: Scott, W. B. (ed.) Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896 – 1899. Princeton University, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Nägele), Stuttgart, pp. 384-487.
- Siddall, M. 1998. Stratigraphic fit to phylogenies: A proposed solution. *Cladistics* 14: 201-208.
- Soibelzon, E., Prevosti, F. J., Bidegain, J. C., Rico, Y., Verzi, D. H. y Tonni, E. P. 2009. Correlation of late Cenozoic sequences of southeastern Buenos Aires province: Biostratigraphy and magnetostratigraphy. *Quaternary International* 210: 51-56.
- Soibelzon, E., Tonni, E. P. y Bidegain, J. C. 2010. The Quaternary Outcrops of Punta Hermengo (Buenos Aires Province, Argentina): Magnetostratigraphy, Biostratigraphy and the Loss of Paleontological Heritage. *Current Research in the Pleistocene*, Geosciences 27: 151-154.
- Sone, K., Koyasu, K., Kobayashi, S., Oda, S. 2008. Fetal growth and development of the coypu (*Myocastor coypus*): prenatal growth, tooth eruption, and cranial ossification. *Mammalian Biology* 73: 350-357.
- Spotorno A. E., Zuleta C. A., Valladares J. P., Deane A. L. y Jiménez J. E. 2004a. *Chinchilla laniger*. *Mammalian Species* 758: 1-9.
- Spotorno, A. E., Valladares, J. P., Marin, J. C., Palma, R. E. y Zuleta, C. A. 2004b. Molecular divergence and phylogenetic relationships of chinchillids (Rodentia: Chinchillidae). *Journal of Mammalogy* 85 (3): 384-388.
- Sprechmann, P., Ferrando, L. A., y Martínez, S. 2000. Estado actual de los conocimientos sobre la Formación Camacho (Mioceno? superior?), Uruguay. In: F.G. Aceñolaza, and R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina*. INSUGEO, *Serie Correlación Geológica* 14: 47–65.
- Stebbins, G. L. 1981. Coevolution of grasses and herbivores. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 75-86.
- Strömberg, C. A. E., Dunn, R. E., Madden, R. H., Kohn, M. J. y Carlini, A. A. 2013. Decoupling the spread of grasslands from the evolution of grazer-type herbivores in South America. *Nature Communications* 4: 1478.
- Tarnawski, B. A., Cassini, G. H. y Flores, D. A. 2014a. Allometry of the postnatal cranial ontogeny and sexual dimorphism in *Otaria byronia* (Otariidae). *Acta Theriologica* 59 (1): 81-97.

- Tarnawski, B. A., Cassini, G. H. y Flores, D. A. 2014b. Skull allometry and sexual dimorphism in the ontogeny of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Canadian Journal of Zoology* 92 (1): 19-31.
- Tarnawski, B. A., Flores, D. A., Cassini, G. H. y Cappozzo, L. H. 2015. A comparative analysis on cranial ontogeny of South American fur seals (Otariidae: *Arctocephalus*). *Zoological Journal of the Linnean Society* 173: 249-269.
- Tauber, A. A. 2000. Las Caleras, provincia de Córdoba, primer yacimiento fosilífero de origen cárstico de Argentina. *Revista Española de Paleontología* 15 (2): 233-244.
- Tauber, A. A. 2005. Mamíferos fósiles y edad de la Formación Salicas (Mioceno tardío) de la sierra de Velasco, La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 42 (2): 443-460.
- Tauber, A. A., Hünicken, M., Pensa, M., 1997. Un singular yacimiento fosilífero del Plioceno de La Calera, Departamento Calamuchita, Córdoba, Argentina. *Ameghiniana* 34 (1): 126.
- Thomas, O. 1910. A collection of mammals from eastern Buenos Ayres, with descriptions of related new mammals from other localities. *Annals and Magazine of Natural History*, London, Series 8, 5: 239-247.
- Tognelli, M. F., Campos, C. M. y Ojeda R. A. 2001. *Microcavia australis*. *Mammalian Species* 648: 1-4.
- Tomassini, R. L., Montalvo, C. I., Deschamps, C. M. y Manera, T. 2013. Biostratigraphy and biochronology of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene) at its type locality, Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 48: 31-42.
- Tonni, E. P. y Cione, A. L., 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 40, 167-173.
- Tonni, E. P. y Fidalgo, F. 1982 Geología y paleontología de los sedimentos del Pleistoceno en el área de Punta Hermengo (Miramar, prov. de Buenos Aires, Rep. Argentina): aspectos paleoclimáticos. *Ameghiniana* 19 (1-2): 79-108.
- Tonni, E. P., Bergman, W. D., Fidalgo, F., Goin, F. J. y Quiroga, J. C. 1987. La Fauna Local Centinela de Mar y una nueva Unidad Mamífero para el Pleistoceno Tardío de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *X Congreso Geológico Argentino* 3: 175-177.

- Tonni, E. P., Prado, J. L., Fidalgo, F. y Laza, J. H. 1992. El Piso/Edad Montehermosense (Plioceno) y sus mamíferos. *Terceras Jornadas Geológicas Bonaerenses*, Actas: 113-118. La Plata.
- Ubilla, M. y Rinderknecht, A. 2014. The plains vizcacha *Lagostomus maximus* (Desmarest) in the Late Pleistocene of Uruguay: biogeographic and environmental considerations. *4th International Palaeontological Congress*. Mendoza. Argentina. Abstracts. Pp. 827.
- Van Valkenburgh, B. y Sacco, T. 2002. Sexual dimorphism, social behavior, and intrasexual competition in large pleistocene carnivorans. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (1): 164-169.
- Vassallo, A. 1998. Functional morphology, comparative behaviour, and adaptation in two sympatric subterranean rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). *Journal of Zoology*, London 244: 415-427.
- 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., Deschamps, C. M. y Tonni, E. P. 2004. Biostratigraphic and palaeoclimatic meaning of the Middle Pleistocene South American rodent *Ctenomys kraglievichi* (Caviomorpha, Octodontidae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 212: 315-329.
- Verzi, D. H., Montalvo, C. I. y Deschamps, C. M. 2008. Biostratigraphy and biochronology of the Late Miocene of central Argentina: evidence from rodents and taphonomy. *Geobios* 41: 145-155.
- Verzi, D. H., Montalvo, C. I. y Tiranti, S. I. 2003. Un nuevo *Xenodontomys* (Rodentia, Octodontidae) del Mioceno tardío de La Pampa, Argentina. Patrón evolutivo y bioestratigrafía. *Ameghiniana* 40: 229-238.
- Verzi, D. H., Olivares, A. I. y Morgan, C. C. 2006. The oldest South American tuco-tuco (late Pliocene, northwestern Argentina) and the boundaries of the genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). *Mammalian Biology* 75: 243-252.
- Verzi, D. H., Olivares, A. I., y Morgan, C. C. 2014. Phylogeny and evolutionary patterns of South American octodontoid rodents. *Acta Palaeontologica Polonica* 59 (4): 757-769.

- 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.
- Vignati, M. A. 1925. La geología de Monte Hermoso. *Physis* 8: 126-127.
- Villarreal, D., Clark, K. L., Branch, L. C., Hierro, J. L. y Machicote, M. 2008. Alteration of ecosystem structure by a burrowing herbivore, the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*). *Journal of Mammalogy* 89 (3): 700-711.
- Visconti, G., Melchor, R. N., Montalvo, C. I., Umazano, A. M., y De Elorriaga, E. E. 2010. Análisis litoestratigráfico de la Formación Cerro Azul (Mioceno Superior) en la provincia de La Pampa. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 67 (2): 257-265.
- Vogolino, D. y Pardiñas, U. F. J. 2005. Roedores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos pleistocénicos del norte de la provincia de Buenos Aires (Argentina): reconstrucción paleoambiental para el Ensenadense cuspidal. *Ameghiniana* 42 (1): 143-158.
- Voloch, C. M., Vilela, J. F., Loss-Oliveira, L. y Schrago, C. G. 2013. Phylogeny and chronology of the major lineages of New World hystricognath rodents: insights on the biogeography of the Eocene/Oligocene arrival of mammals in South America. *Bio Med Central Research Notes* 6: 160.
- Vucetich, M. G. 1975. La anatomía del oído medio como indicadora de relaciones sistemáticas y filogenéticas en algunos grupos de roedores Caviomorpha. *Actas del Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* Tomo II: 477-494.
- Vucetich, M. G. 1984. Los roedores de la Edad Friasense (Mioceno medio) de Patagonia. *Revista del Museo de La Plata* (Nueva Serie) VIII. Paleontología 50: 47-126.
- Vucetich, M. G. 1985. *Cephalomyopsis hipselodontus* gen. et sp. nov. (Rodentia, Caviomorpha, Cephalomyidae) de la Edad Colhuehuapense (Oligoceno tardío) de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 22: 243-245.
- Vucetich, M. G. 1986. Historia de los Roedores y Primates en Argentina: su aporte al conocimiento de los cambios ambientales durante el Cenozoico. 4° *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* Actas 2: 157-165.

- 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* 4° sér. 11 sec. c (4): 233-247.
- Vucetich, M. G. 1994. La fauna de roedores de la formación Cerro Boleadoras (Mioceno inferior?) en la provincia de Santa Cruz (Argentina). *Acta Geológica Leopodensia* 39/1 (17): 365-374.
- Vucetich, M. G. y Verzi, D. H. 1993. Un nuevo Chinchillidae del Colhuehuapense (Mioceno Inferior?) de Gaiman (Chubut): su aporte a la comprensión de la dicotomía vizcachas – chinchillas. *Ameghiniana* 30 (1): 115.
- 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., Kramarz, G. A. y Candela, M. A. 2010a. Colhuehuapian rodents from Gran Barranca and other Patagonian localities: the state of the art. Cap. 14 en: Madden, R. H., Carlini, A. A., Vucetich, M. G. y Kay, R. F., editors. *The paleontology of Gran Barranca evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge, UK: Cambridge University Press; p. 206-219.
- Vucetich, M. G., Mazzoni, M. M. y Pardiñas, U. F. J. 1993. Los roedores de la formación Collón Curá (Mioceno medio), y la ignimbrita Pilcaniyeu. Canadón del Tordillo, Neuquén. *Ameghiniana* 30 (4): 361-381.
- 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.
- Vucetich, M. G., Vieytes, E. C., Pérez, M. E. y Carlini, A. A. 2010b. The rodents from La Cantera and the early evolution of caviomorphs in South America. Cap. 13 en: Madden, R. H., Carlini, A. A., Vucetich, M. G. y Kay, R. F., editors. *The paleontology of Gran Barranca evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge, UK: Cambridge University Press; p. 193-205.

- Vucetich, M. G., Dozo, M. T., Arnal, M. y Pérez, M. E. 2015. New rodents (Mammalia) from the late Oligocene of Cabeza Blanca (Chubut) and the first rodent radiation in Patagonia. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology* 27 (2): 236-257.
- Walton, A. H. 1997. Rodents. Cap. 24, Pp.392-409, En R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia*, Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Waterhouse, G. R. 1848. *A natural history of the Mammalia*, vol. II. Containing the order Rodentia, or gnawing Mammalia. London: Hippolyte Balliere
- Weckerley, F. W. 1998. Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *Journal of Mammalogy* 79 (1): 33-52.
- Weir, B. J. 1974. The tuco-tuco and plains viscacha. En: *The Biology of Hystricomorph Rodents*. Rowlands, I. W. y Weir, B. J. (eds.). *Symposia of the Zoological Society of London* 34. Pp. 113-128.
- White, T. G. y Alberico, M. S. 1992. *Dinomys branickii*. *Mammalian Species* 410: 1-5.
- Wills, M. A. 1999. Congruence between phylogeny and stratigraphy: Randomization tests and the gap excess ratio. *Systematic Biology* 48: 559-580.
- Wilson, D. E. y Reeder, D. M. 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore; 2 Vols. 2142 pp.
- Wilson, L. A. B. y Sánchez-Villagra, M. R. 2009. Heterochrony and patterns of cranial suture closure in hystricognath rodents. *Journal of Anatomy* 214: 339-354.
- Winge, H. 1888. Jordfundne og Nulevende gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii* 3: 1-178.
- Woods, C. A. 1972. Comparative myology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of New and Old World hystricomorph rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 147 (3): 115-198.
- Woods, C. A. y Boraker, D. K. 1975. *Octodon degus*. *Mammalian Species* 67: 1-5.
- Woods, C. A. y Howland, E. B. 1979. Adaptive radiation of capromyid rodents: Anatomy of the masticatory apparatus. *Journal of Mammalogy* 60 (1): 95-116.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science* 292: 686-693.

- Zárate, M. A., 1989, *Estratigrafía y geología del Cenozoico tardío aflorante en los acantilados marinos comprendidos entre Playa San Carlos y el arroyo Chapadmalal, partido de General Pueyredón, Provincia de Buenos Aires*. Tesis sin publicar, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 221 pp.
- Zárate, M. A., Schultz, P. H., Blasi, A., Heil, C., King, J. y Hames, W. 2007. Geology and geochronology of type Chasicoan (late Miocene) mammal-bearing deposits of Buenos Aires (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 23: 81-90.
- Zavala, C. 1993. Estratigrafía de la localidad de Farola Monte Hermoso (Plioceno-Reciente), Provincia de Buenos Aires. *XII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos* 2: 228-235.
- Zavala, C., Navarro, E. 1993. Depósitos fluviales en la Formación Monte Hermoso (Plioceno inferior-medio). Provincia de Buenos Aires. *XXII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos* 2: 236-244.