

TRABAJO DE TESIS  
PARA OPTAR AL  
TÍTULO DE DOCTOR  
EN CIENCIAS  
NATURALES

**ANATOMÍA, SISTEMÁTICA Y  
EVOLUCIÓN DE LOS ROEDORES  
CAVIOMORFOS SUDAMERICANOS  
DEL GÉNERO *Eumysops* AMEGHINO  
(RODENTIA, ECHIMYIDAE)**

LIC. ADRIANA ITATÍ OLIVARES

DIRECTOR: DR. DIEGO H. VERZI

CODIRECTORA: DRA. M. GUIOMAR VUCETICH

2009

SECCIÓN MASTOZOLOGÍA, DIVISIÓN ZOOLOGÍA VERTEBRADOS  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

# ÍNDICE

Resumen	v
Abstract	vii
Agradecimientos	ix
<b>CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
1.1 Antecedentes del conocimiento de la sistemática y evolución de <i>Eumysops</i> ,	
<b>3</b>	
1.2. Objetivo General, <b>7</b>	
1.3. Objetivos Particulares, <b>7</b>	
<b>CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>9</b>
2.1. Material analizado, <b>10</b>	
2.2. Análisis cualitativo, <b>11</b>	
2.3. Análisis cuantitativo, <b>14</b>	
2.3.1. Descripción de las medidas craneomandibulares y dentarias, <b>14</b>	
2.3.2. Descripción de las medidas postcraneanas, <b>20</b>	
2.4. Análisis estadístico, <b>23</b>	
2.4.1. Análisis de Componentes Principales, <b>23</b>	
2.4.2. Análisis de regresiones, <b>24</b>	
2.4.3. Análisis Discriminante, <b>24</b>	
2.5. Análisis cladístico, <b>25</b>	
<b>CAPÍTULO 3: SISTEMÁTICA.....</b>	<b>26</b>
3.1. Definición y extensión del género <i>Eumysops</i> , <b>27</b>	
Descripción de rasgos craneomandibulares, <b>28</b>	
Descripción de rasgos postcraneanos, <b>40</b>	
3.2. Especies que integran el género <i>Eumysops</i> , <b>63</b>	

<i>Eumysops laeviplicatus</i> , 63	
<i>Eumysops formosus</i> , 68	
<i>Eumysops chapalmalensis</i> , 73	
<i>Eumysops gracilis</i> , 80	
<i>Eumysops</i> sp. nov., 85	
3.3. Especies originalmente asignadas a <i>Eumysops</i> , excluidas del género, 90	
3.3.1. Mioceno tardío, 90	
3.3.2. Plioceno, 102	
<b>CAPÍTULO 4: FILOGENIA.....</b>	<b>107</b>
4.1. Antecedentes, 108	
4.2. Análisis filogenético, 110	
4.2.1. Descripción de caracteres y matriz del análisis filogenético de Echimyidae, 110	
4.2.2. Análisis filogenético de las especies de <i>Eumysops</i> , 123	
<b>CAPÍTULO 5: ANÁLISIS ADAPTATIVO.....</b>	<b>127</b>
5.1. Modos de masticación, 132	
5.2. Modos de vida, 136	
5.2.1. Análisis cráneo-mandibular, 136	
5.2.2. Análisis del postcráneo, 142	
5.2.2.1 Análisis cualitativo, 142	
5.2.2.2 Análisis cuantitativo, 151	
5.3. Estimación de la masa corporal, 165	
5.4. Breve síntesis de la caracterización adaptativa de <i>Eumysops</i> , 168	
<b>CAPÍTULO 6: BIOESTRATIGRAFÍA.....</b>	<b>170</b>
6.1. Sedimentos portadores, 171	
6.2. Bioestratigrafía, 176	
<b>CAPÍTULO 7: PATRONES EVOLUTIVOS.....</b>	<b>181</b>
7.1. Patrón evolutivo de <i>Eumysops</i> , 182	



## RESUMEN

Se analiza la anatomía, sistemática, filogenia, adaptaciones, bioestratigrafía y patrón evolutivo de los roedores Echimyidae (Hystricomorpha) del género *Eumysops*. En primer término se revisan los rasgos esqueléticos y dentarios de 303 ejemplares, incluyendo holotipos de especies nominales del género, de especies pertenecientes a otros géneros y posteriormente asignadas a *Eumysops*, así como numerosos materiales inéditos. La mayoría de los rasgos craneomandibulares y dentarios, y buena parte de los postcraneanos, son descritos por primera vez para este equímido. Este análisis morfológico cualitativo, que incluye el reconocimiento de variabilidad a distintos niveles jerárquicos (incluyendo el ontogenético), se realiza en un contexto de comparación con especies actuales de Echimyidae pertenecientes a las cuatro subfamilias modernas reconocidas para América del Sur, especialmente “Eumysopinae” (además de “Dactylomyinae”, “Echimyinae” y Myocastorinae). Como resultado de dicho análisis, así como de la evaluación de la compleja historia nomenclatorial de los taxones extintos involucrados, se brinda una definición y delimitación de *Eumysops*, y de las cinco especies reconocidas para el género; una de estas especies es nueva y está representada por materiales inéditos. Reforzando propuestas previas, once especies nominales del Mioceno tardío-Plioceno son excluidas de *Eumysops*.

En un análisis filogenético de las relaciones de *Eumysops* dentro de Echimyidae, el género resultó monofilético y mostró buen sustento en los 10 árboles más cortos obtenidos por parsimonia. Este análisis agrupó los Echimyidae extintos y vivientes analizados en dos grandes clados. Uno de estos agrupamientos, ((*Euryzygomatomys*, *Clyomys*) (*Thrichomys* (*Pampamys* (*Eumysops* spp.)))), es reconocido en este trabajo como subfamilia Eumysopinae, cuyo sentido más restringido que el tradicional es consistente con propuestas sistemáticas previas. Las especies de *Eumysops* se agrupan en dos clados: *E. laeviplicatus* (*E. formosus*-*E. chapalmalensis*) y *E. gracilis*-*Eumysops* sp. nov. La especie *E. laeviplicatus*, registrada en el Montehermosense-Chapadmalalense inferior (Plioceno temprano), habría coexistido con *E. formosus* al menos durante el Chapadmalalense inferior. Las tres especies restantes, más modernas, se registran en el área de Chapadmalal; *E. chapalmalensis* y *E. gracilis* habrían coexistido durante el Chapadmalalense superior-Marplatense (Plioceno medio-tardío), y ambas se registran conjuntamente con *Eumysops* sp. nov. en el Vorohuense-Sanandresense (Plioceno tardío); el biocrón de las dos primeras se extiende al Pleistoceno. Este patrón de coexistencia de especies de un mismo género en el Plioceno

es único entre los octodontoideos, y al menos inusual en los caviomorfos. En los octodontoideos vivos, la simpatria, y aún microsimpatria, de especies de un mismo género ocurre únicamente en la familia Echimyidae (exceptuando la condición de parapatria exhibida por algunas especies de *Ctenomys*).

Desde el punto de vista adaptativo, *Eumysops* representaría el más grande de los equímidos terrestres, tanto extintos como vivos. Habría tenido hábitos esencialmente epigeos cursoriales y, al menos en tres de sus especies, adaptaciones postcraneas favorables para el salto, como fuera sugerido en hipótesis previas; de todos modos, ni las especies de este género, ni las de los restantes caviomorfos con hábitos ricochetales facultativos, alcanzan el grado de especialización morfológica presente en roedores ricochetales de otros subórdenes. Asimismo, la morfología cigomasetérica de *Eumysops* sugiere que este género pudo haber desarrollado fuerzas a nivel de incisivos potencialmente favorables para la excavación; esto último es especialmente notorio en *Eumysops* sp. nov. Estas características adaptativas, así como la información paleoclimática disponible para el Chapadmalalense superior-Sanandresense, sugieren que este equímido habría estado adaptado esencialmente a ambientes abiertos, áridos o semiáridos, al menos durante dicho lapso. Esto sustenta hipótesis previas que reconocen el clado al que pertenece *Eumysops* como una radiación austral de "eumysopinos" vinculada al desarrollo de ambientes abiertos en el sur de América del Sur.

La filogenia y distribución temporal de las especies de *Eumysops* sugieren que el patrón evolutivo de este género involucra al menos cuatro eventos cladogenéticos. No se detectan cambios anagenéticos que involucren más de una de las especies reconocidas; en un nivel jerárquico menor, algunos cambios morfológicos intraespecíficos, especialmente referidos a un incremento en la hipsodoncia, ocurren a lo largo de la distribución estratigráfica de *E. chapalmalensis* y *E. gracilis*.

De acuerdo a datos biocronológicos, el Mioceno tardío representa una antigüedad mínima para el clado Eumysopinae propuesto en este trabajo (ca. 7.0 Ma). La cladogénesis de *Eumysops* se registra a partir del Plioceno temprano (tradicionalmente, ca. 5.3 Ma), aunque su divergencia respecto del género hermano *Pampamys* es previa, y debió ocurrir en algún momento durante el Mioceno tardío.

## **Anatomy, Systematics and Evolution of the South American Caviomorph Rodent *Eumysops* Ameghino (Rodentia, Echimyidae)**

### **ABSTRACT**

The anatomy, systematics, phylogeny, adaptations, biostratigraphy and evolutionary pattern of Echimyidae rodents (Hystricomorpha) of the genus *Eumysops* are analyzed. First, the analysis is focused on the skeletal and dental features of 303 specimens, including holotypes of the nominal species of the genus and of species of other genera that were later assigned to *Eumysops*, and unpublished materials. Most cranial, mandibular and dental features, and large part of postcranial ones, are first described for this echimyid. This qualitative morphological analysis, that includes the recognition of variability at different hierarchical levels (including the ontogenetic one), is made through a comparison with modern species of Echimyidae pertaining to the four modern subfamilies recognized for South America, especially “Eumysopinae” (besides “Dactylomyinae”, “Echimyinae” and Myocastorinae). As a result of this analysis, and the evaluation of the complex nomenclatorial history of the involved extinct taxa, a definition and delimitation of *Eumysops* and its five recognized species is given. One of these species is new and represented by unpublished materials. Reinforcing previous proposals, 11 nominal species of the late Miocene-Pliocene are excluded from *Eumysops*.

In a phylogenetic analysis of the relationships of *Eumysops* among Echimyidae, the genus resulted monophyletic, and it was well supported in the 10 shortest trees obtained through parsimony. This analysis clustered the extinct and living Echimyidae in two major clades. One of these clades, ((*Euryzygomatomys*, *Clyomys*) (*Thrichomys* (*Pampamys* (*Eumysops* spp.)))), is recognized in this thesis as the subfamily Eumysopinae, the concept of which is more restricted than the traditional one, and is consistent with previous systematic proposals. The *Eumysops* species are clustered in two clades: *E. laeviplicatus* (*E. formosus*-*E. chapalmalensis*) and *E. gracilis*-*Eumysops* sp. nov. *E. laeviplicatus*, recorded in the Montehermosan-lower Chapadmalalan (early Pliocene), would have coexisted with *E. formosus*, at least during the lower Chapadmalalan. The other three species, the youngest of the genus, are recorded in the area of Chapadmalal; *E. chapalmalensis* and *E. gracilis* would have coexisted during the upper Chapadmalalan-Marplatan (middle-late Pliocene), and both are recorded together with *Eumysops* sp. nov. in the Vorohuean-Sanandresian (late Pliocene); the

biochron of the former two extends up to the Pleistocene. This pattern of coexistence of congeneric species in the Pliocene is exclusive among octodontoids, and at least unusual in caviomorphs. In living octodontoids, the sympatry, and even microsympatry, of congeneric species only occurs in the family Echimyidae (the peculiar pattern of parapatry exhibited by some species of *Ctenomys* is not taken into account).

From the adaptive point of view, *Eumysops* would represent the largest of both extinct and living terrestrial echimyids. It would have had mainly epigeal cursorial habits, and, at least three species would have had postcranial specializations favourable for jumping, as suggested in previous hypotheses; however, neither this genus, nor the remaining caviomorphs with putative ricochetel habits, reach the degree of morphological specialization of ricochetel rodents of other suborders. Likewise, the zygomaseteric morphology of *Eumysops* suggests that this genus could have developed bite forces at the level of the incisors potentially favourable for digging; this latter is especially notable in *Eumysops* sp. nov. These adaptive characteristics, as well as the available paleoclimatic information for the upper Chapadmalalan-Sanandresian, suggests that, at least during this interval, this echimyid would have been essentially adapted to arid to semiarid, open environments. This supports previous hypothesis that recognize the clade Eumysopyinae (as considered in this thesis) as a radiation related to the development of open environments in southern South America.

The phylogeny and temporal distribution of the *Eumysops* species suggest that the evolutionary pattern of this genus involves at least four cladogenetic events. No anagenetic changes are detected involving more than one of the recognized species; some intraspecific morphological changes, especially concerning an increase of hypsodonty, occur throughout the stratigraphic distribution of *E. chapadmalensis* and *E. gracilis*.

According to biochronological data, the late Miocene represents a minimal age for the Eumysopyinae clade here proposed (ca. 7.0 Ma). The cladogenesis of *Eumysops* is recorded since the early Pliocene (traditionally ca. 5.3 Ma), although its divergence from the sister genus *Pampamys* is previous, and it should have occurred during the late Miocene.

## AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer profundamente a mis Directores, Diego Verzi y Guiomar Vucetich. A Diego Verzi, mi ilimitado agradecimiento por su ayuda inagotable, por su confianza e inmensa paciencia, por la gran cantidad de tiempo y esfuerzo dedicados a mi formación, por ayudarme a mejorar todo mi trabajo desde que comencé en la investigación y por proveerme desde los elementos conceptuales hasta el equipamiento necesarios para realizar investigación. Además, quiero agradecerle por contagiarme su enorme entusiasmo y pasión por la naturaleza, y por enseñarme a mirarla y disfrutarla profundamente. A Guiomar Vucetich deseo agradecerle especialmente su confianza en mi trabajo, su paciencia, su apoyo y su tiempo dedicados a mi formación. Además, quiero agradecerle por valorar mi esfuerzo y alentar e impulsar mi continuidad en la investigación. A ambos les agradezco el completo apoyo económico en mis tareas de investigación.

Cecilia Deschamps, brindó una significativa ayuda en varios aspectos del desarrollo de mi trabajo. Me proveyó información y literatura geológica y bioestratigráfica, así como materiales incluidos en este estudio; colaboró generosamente de diversas maneras en la edición de la gráfica y del texto de esta tesis; además me contagió con su entusiasmo.

Deseo agradecer a Cecilia Morgan, Alicia Álvarez y Carolina Vieytes por la ayuda que me brindaron en el desarrollo de la tesis, por la paciencia, el apoyo, el humor, y por ayudarme a crecer día a día; y a Mariano Merino por su ayuda en diferentes aspectos de mis tareas. Cecilia Morgan ayudó de diferentes maneras, por lo que quisiera agradecerle su incansable buena predisposición para brindar sus conocimientos tan variados y enriquecedores. Alicia Álvarez me ayudó a completar, de una manera ágil, aspectos de esta tesis que sin su ayuda hubiesen sido tediosos y además me contagió su gran entusiasmo.

Quiero expresar mi agradecimiento a Hugo López por brindarme lugar de trabajo en la División Zoología Vertebrados, y por su apoyo y su confianza en mi trabajo. A los encargados de las Colecciones Paleontológicas y Mastozoológicas consultadas, Eduardo Tonni, Alejandro Dondas, Alejandro Kramarz, Marcelo Reguero, Claudia Montalvo, Teresa Manera, Vicente Di Martino, Jaime Powell, Damián Romero, David Flores, Ricardo Ojeda, J. Aparicio, Vargas Mattos, Joao Oliveira, Wilfried Kliem, James Patton y Eileen Lacey.

El respaldo de Eduardo Tonni, Alejandro Dondas y Alejandro Kramarz, desde sus roles de curadores, fue decisivo para completar el presente trabajo. Alejandro Kramarz y Marcelo Reguero permitieron el acceso a libros de colección para la consulta de datos originales.

Eileen Lacey, James Patton, Joao Oliveira, Alexandra Bezerra, Wilfried Kliem, y Pedro Rocha, me facilitaron generosamente una parte importante de la muestra estudiada de especies vivientes. Pedro Rocha brindó un apoyo esencial, que me permitió la revisión de los materiales de *Trinomys yonenagae*. Natalia Martino brindó una importante colaboración a través de su nexa con el Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata, y me ayudó con aspectos académicos relacionados con la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UNMdP).

Quiero agradecerle muy especialmente a James Patton, por su confianza, su apoyo y por haber alentado siempre mis tareas de investigación. Enrique Lessa brindó su ayuda en diferentes aspectos de la tesis, especialmente con bibliografía específica, y con sus charlas me hizo crecer en la concepción de nuestra profesión.

A Eduardo Etcheverry, por su paciencia y por su muy buena predisposición en la preparación de materiales de caviomorfos vivos, y por ceder generosamente su lugar de trabajo para la realización de disecciones. A Javier Posik y Leonel Acosta por la impecable preparación de valiosos materiales que se estudiaron en esta tesis.

A Alejandro Dondas quiero agradecerle su apoyo incondicional, y su ayuda en la búsqueda y limpieza de nuevos materiales; además, por no abandonar el farol que ilumina nuestras vidas. A Tito Scaglia por su apoyo desde que era estudiante y me acerqué por primera vez al Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata. A Fernando Scaglia por su colaboración en las tareas de campo. A Carlos Quintana, quien me brindó generosamente sus detallados datos de campo que fueron claves para completar algunos resultados de esta tesis. A Agustín Abba y a Gerardo Pagano por su colaboración con materiales de caviomorfos vivos.

Quiero agradecer a quienes me proveyeron importante bibliografía, Alvaro Mones, Gustavo Scillato-Yané, Franciso Prevosti, Sergio Vizcaíno, Susana Bargo, Iván Pérez, Marcelo Sánchez-Villagra, Julia Desojo, Néstor Toledo, Guillermo Cassini. A Mariano Donato, por su muy buena predisposición para enseñarnos principios de cladística. A Darío Ruellan, por su desinteresada ayuda técnica con las PC del laboratorio.

Varias personas me brindaron su ayuda en distintos aspectos del desarrollo de esta tesis, Matías Mora, Aldo Vassallo, Miriam Morales, Fredy Carlini, Agustina Lecuona. El grupo del MACN, Julia Desojo, Laura Cruz, Laura Chornogubsky, Michelle Arnal, aportó su energía, pasión y convicción, las mismas con las que realizan sus investigaciones; gracias por contagiarme con eso y por su apoyo, aliento y amistad con el que han enriquecido mi vida. A Pati Pérez y Amalia Villafañe, Georgina Erra y Clelia Mosto por la ayuda en diferentes aspectos, por la compañía, por el empuje y por estar siempre presentes brindando ayuda.

Mi especial agradecimiento a Oscar Alcober por incentivar a seguir. A Carina Colombi por su hermosa amistad, y a la pequeña Josefina por su dulzura. A Eliana Fernández, Cecilia Apaldetti, Carolina Jofré, Gustavo Correa, Ricardo Martínez y al resto de la hermosa gente que trabaja en el Museo de San Juan, Raúl, Claudia, Diego, por tener siempre abiertas las puertas para mí.

De manera particular quiero agradecer a Juli Verzi por haberme ayudado a crecer desde su alma enorme, y por divertirme tanto, y a Nelly, Toto, Chino, Pato, Cuni, María, Gastón, Ludmila y Bernardo Verzi por acompañarme y por brindarme un espacio en sus vidas.

A mi familia por el apoyo incondicional y por esforzarse por estar siempre tan cerca a pesar de la distancia; a mi mamá, y mis hermanas María del Valle, Sylvina y Sandra, por el apoyo constante, por los sacrificios que hicieron para que yo pueda lograr completar mi carrera y por empujarme permanentemente a seguir, a Ricardo por su gran apoyo y por acompañarme siempre; a Alberto por compartir el gusto por la naturaleza; finalmente, a las cuatro lucecitas que permanentemente iluminan mi vida, Juan Cruz, Amanda, Lourdes y Valentina.

Este trabajo fue financiado a través de los proyectos CONICET PIP 5242, ANPCyT PICT 38112 y UNLP 11/N442 y 11/N568 a mis directores, y el subsidio a tesistas FCNyM 1000-09357/2008.

Quiero expresar mi agradecimiento a los tres jurados de esta tesis, Alejandro Kramarz, Martín Ubilla y Francisco Goin por mejorar este trabajo con sus críticas. Especialmente a Francisco Goin por sus detalladas correcciones y enriquecedores comentarios.

# CAPÍTULO 1

# INTRODUCCIÓN

## CAPÍTULO I

## INTRODUCCIÓN

Los roedores caviomorfos (Suborden Hystricomorpha) constituyen uno de los grupos más abundantes y variados de la fauna de mamíferos vivientes de la Región Neotropical (Woods y Kilpatrick, 2005). Poseen una notable disparidad ecomorfológica, la cual excede ampliamente a la de los restantes grupos de roedores (ver Mares y Ojeda, 1982; Weisbecker y Smith, 2007), y que se refleja taxonómicamente a través del reconocimiento de 11 familias agrupadas en 4 superfamilias: Erethizontoidea (coendúes), Octodontoidea (ratas espinosas, degües, tucos-tucos), Caviioidea (cuises, agutíes, carpinchos) y Chinchilloidea (vizcachas, chinchillas, pacaranas). La monofilia de los caviomorfos es aún controversial (Woods y Kilpatrick, 2005 y literatura allí citada).

La superfamilia Octodontoidea es la que posee más alta riqueza de especies y mayor diversidad adaptativa (Reig, 1986, 1989). Esta agrupa a las familias Echimyidae (incluyendo Myocastoridae), Octodontidae, Ctenomyidae, Abrocomidae y Capromyidae. Las familias Echimyidae y Octodontidae, más estrechamente emparentadas, reúnen más del 60% de las especies vivientes de caviomorfos y poseen el más rico registro fósil del grupo (Reig, 1989; Vucetich y Verzi, 1995, 1996; McKenna y Bell, 1997; Verzi *et al.*, 1999; Verzi, 2002).

Los representantes de la familia Echimyidae, conocidos vulgarmente como ratas espinosas, se distribuyen actualmente en la Región Neotropical desde Honduras y las Antillas, en América central, hasta el sur de la Argentina y Chile (considerando la actual distribución de *Myocastor*; Woods *et al.*, 1992; Leite y Patton, 2002); su mayor riqueza se concentra en la Subregión Brasileña (*sensu* Hershkovitz, 1958; Vucetich y Verzi, 1999). La familia incluye alrededor de 18 géneros y más de 80 especies vivientes con diversos modos de vida, desde arborícolas a fosoriales (Leite y Patton, 2002 y literatura allí citada; Woods y Kilpatrick, 2005; Emmons, 2005).

Clásicamente se ha considerado que la historia registrada de los Echimyidae comienza en el Deseadense (Oligoceno tardío, e.g. Wood y Patterson, 1959; Patterson y Wood, 1982). Hallazgos recientes sugieren su presencia en el continente en sedimentos predeseadenses de Patagonia (Oligoceno temprano, Vucetich *et al.*, 2005; Vucetich *et al.*, en prensa) y aún en el Eoceno medio-tardío del Amazonas peruano (Frailey y Campbell, 2004, aunque ver Shockey *et al.*, 2004). Sin embargo, esta última propuesta es

controversial (Vucetich *et al.* en prensa); la evolución temprana de los octodontoideos es compleja, y las afinidades de las especies del Eoceno (u Oligoceno) al Mioceno medio debe ser profundamente revisada (Reig, 1989; Vucetich y Kramarz, 2003). A partir del deterioro climático del Mioceno tardío, los Echimyidae continúan su radiación esencialmente en latitudes bajas y se vuelven escasos en los yacimientos mio-pleistocénicos del sur del continente. Desde el Huayqueriense (Mioceno tardío), las especies registradas en la parte austral de América del Sur (esencialmente Argentina y Bolivia) están claramente ligadas a los representantes vivientes de la moderna subfamilia "Eumysopinae" (Verzi *et al.*, 1994, 1995; Vucetich y Verzi, 1995; 1996). Este grupo experimentó una radiación importante en el Mioceno tardío del centro y oeste de la Argentina (Rovereto, 1914; Reig, 1989; Verzi *et al.*, 1994, 1995, Vucetich y Verzi, 1996); como resultado de posteriores extinciones, quedó representado únicamente en el Plio-Pleistoceno de la costa bonaerense por el género *Eumysops*, unos pocos registros del viviente *Clyomys*, y un género indeterminado (Vucetich *et al.*, 1997; Vucetich y Verzi, 1999). En la fauna viviente, los "Eumysopinae" agrupan a los géneros más primitivos de la familia (Reig, 1989). Resultados de filogenias moleculares (Leite y Patton, 2002; Galewski *et al.*, 2005) y morfológicas (Carvalho y Salles, 2004) sugieren que esta subfamilia, tal como se la considera tradicionalmente, no es monofilética.

*Eumysops* representa el único linaje de "Eumysopinae" restringido a la Subregión Patagónica (sensu Hershkovitz, 1958; Vucetich y Verzi, 1999). Las especies que han sido descritas para este género provienen del Mioceno tardío de las provincias de Mendoza, Catamarca y Entre Ríos, y del Plioceno de la costa bonaerense (Ameghino, 1888, 1906, 1908; Rovereto, 1914; Rusconi, 1935; Kraglievich, 1945; Vucetich y Verzi, 1996; Fig. 1). Tauber describió materiales de este género para el Plioceno de Las Caleras, en Córdoba (Tauber, 1994), y más recientemente Vucetich *et al.* (2005) y Candela *et al.* (2007) describieron los primeros restos de *Eumysops* provenientes del Plio-Pleistoceno de Entre Ríos (Fig. 2).

### **1.1. Antecedentes del conocimiento de la sistemática y evolución de *Eumysops***

En los trabajos donde se han listado, descrito, o parcialmente analizado especies de este género, surge claramente que su sistemática y afinidades requieren una profunda revisión (Kraglievich, 1945; Kraglievich y Reig, 1954; Vucetich y Verzi, 1995; Tauber, 2000; Vucetich, *et al.*, 2005; Verzi y Quintana, 2005). La dificultad en la delimitación de especies y taxones supraespecíficos es una problemática común a la mayoría de los

octodontoideos con molares con raíces, los cuales mantienen frecuentemente caracteres conservadores en su morfología dentaria (Verzi, 2002). En el caso particular de *Eumysops*, se ha incluido en él una gran cantidad de especies de octodontoideos con molares inferiores trilofodontes con similitudes al menos superficiales.

El género fue erigido por Ameghino (1888) para agrupar originalmente tres especies provenientes del Plioceno de las barrancas de Monte Hermoso: *Eumysops laeviplicatus* (la especie tipo, por prioridad), *Eumysops plicatus* y *Eumysops robustus* (Fig. 1 a-c). Para este mismo yacimiento, fue descrito posteriormente el género monotípico *Proatherura*, con la especie *Proatherura formosa* (Ameghino, 1906; Fig. 1 d). Esta especie fue vinculada directamente a dos géneros de Hystricomorpha del viejo mundo (Ameghino, 1906), y fue incluida en la familia Hystricidae por Rovereto (1914). Posteriormente, Ameghino (1908) reconoció al género *Proaguti* para los yacimientos costeros de la región entre Mar del Plata y Miramar (Plioceno del área de Chapadmalal); este autor nominó cinco especies: *Proaguti chapalmalensis*, *Proaguti cavioides*, *Proaguti gracilis*, *Proaguti intermixtus* y *Proaguti complicatus*, aunque no brindó una descripción de dichos materiales. Rovereto (1914) retomó el estudio de estos materiales y brindó descripciones que otorgaron validez a las especies nominales de Ameghino (ver Reig, 1950). En este mismo trabajo, Rovereto asignó, además, cinco especies nuevas al género *Eumysops*: tres para el Valle de Santa María (Mioceno tardío-Plioceno? de Catamarca: *Eumysops ponderosus*, *Eumysops intermedius* y *Eumysops parvulus*; Fig. 1 f-h), y dos provenientes de las Huayquerías de San Carlos ("Del horizonte de transición entre el Araucanense y del Hermosense típico", sensu Rovereto, 1914: 214; Mioceno tardío-Plioceno? de Mendoza: *Eumysops serridens* y *Eumysops parvidens*; Fig. 1 i, j).

Rusconi (1935) describió con dudas una nueva especie del género, *?Eumysops incertus* (Fig. 1 k), proveniente del "Pleistoceno" de Villa Ballester (Buenos Aires). Posteriormente, en 1945, L. Kraglievich agregó a esta lista la especie *Eumysops parodii* (Fig. 1 m), proveniente del Mioceno tardío de los alrededores de Paraná, Entre Ríos.

J. Kraglievich (1957) realizó la primera revisión del género, y brindó una propuesta para ordenar su compleja sistemática. De las especies originalmente asignadas a *Eumysops* por Ameghino (1888) sólo reconoció a *E. laeviplicatus*, mientras que propuso transferir las dos restantes a *Isomyopotamus* Rovereto, 1914. Por otra parte, sugirió transferir las especies miocénicas a otros géneros de Octodontidae o Echimyidae. Finalmente, consideró que las especies de *Proatherura* Ameghino, 1906 y *Proaguti* Ameghino, 1908 formaban parte de la variabilidad de *E. laeviplicatus*, *E. formosus* y *E. cavioides* (ver abajo), con lo

cual sinonimizó estos dos géneros con *Eumysops* Ameghino; esta sinonimia había sido, en parte, propuesta previamente (Kraglievich, 1934; Reig, 1950; Kraglievich y Reig, 1954).

De este modo, la historia taxonómica de *Eumysops* llegó a incluir 16 especies nominales, a las que luego se sumaron otras dos, aunque desprovistas de una descripción formal: “*Eumysops paracavioides*” y “*Eumysops scalabrinianus*” (Kraglievich, 1965).

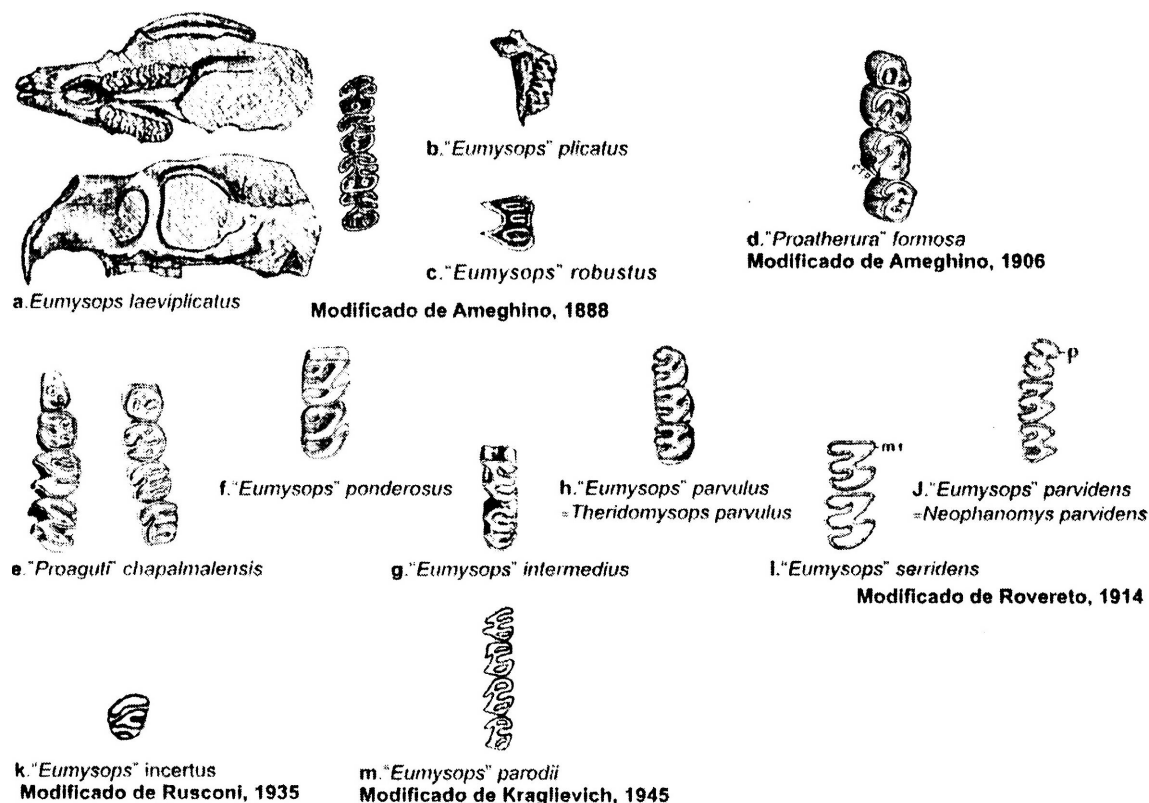


Figura 1. Ilustraciones originales de las especies nominales del género *Eumysops*

Recientemente se describieron materiales pertenecientes al género provenientes del Plioceno de Córdoba (Tauber, 2000) y el Plio-Pleistoceno de Entre Ríos (Vucetich *et al.*, 2005; Candela *et al.*, 2007).

En síntesis, se han descrito, de modo formal, 16 especies nominales para el género *Eumysops* (incluyendo *Proatherura* y *Proaguti*), mientras que dos poseen estatus de *nomina nuda*, y otras tres aún no han sido nominadas al nivel específico. Algunas de estas especies ya han sido reasignadas a otros géneros de equímidos (Kraglievich, 1957; Bond, 1977; Vucetich, 1995) e incluso de octodóntidos (Verzi *et al.*, 1999).

Para el Plioceno del área de Chapadmalal, Kraglievich (1957; 1965) reconoció las siguientes especies: *Eumysops chapalmalensis*, “*E. paracavioides*”, *E. cavioides*, *E.*

*formosus* y *E. laeviplicatus*. Este esquema ha sido seguido por varios autores hasta la actualidad (Marshall *et al.*, 1984; Tonni *et al.*, 1992a, b; Cione y Tonni, 1995c). Lamentablemente esta información es incontrastable, ya que el autor no definió las especies, ni explicitó los materiales sobre los cuales basó su propuesta (Vucetich y Verzi, 1995). Ante la falta de revisiones más modernas y la imposibilidad de utilizar el esquema de Kraglievich (1957, 1965), algunos autores optaron por la utilización de morfotipos para agrupar a algunas especies plio-pleistocénicas de acuerdo a su morfología dentaria y posición estratigráfica (Vucetich y Verzi, 1995).

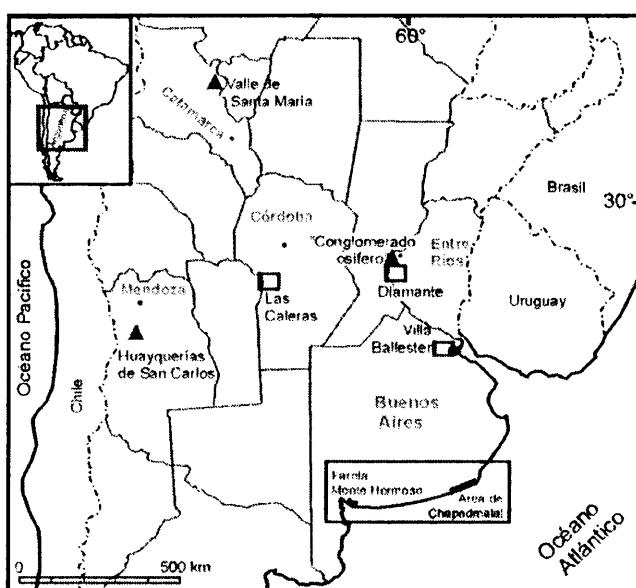


Figura 2. Mapa de ubicación de las localidades portadoras de materiales referidos a *Eumysops* del centro y norte de Argentina; triángulo negro, localidades miocénicas; rectángulo, localidades pliocénicas.

En concordancia con la compleja historia sistemática de las especies nominales asignadas a *Eumysops*, las relaciones filogenéticas de este género también permanecen mal comprendidas. Originalmente fue vinculado a los miocastóridos (Ameghino, 1888; Kraglievich, 1945) y posteriormente varios autores coincidieron en incluirlo dentro de los equímidos, en estrecha vinculación con *Cercomys* (= *Thrichomys*; Reig, 1950; Kraglievich, 1957, 1965; Pascual, 1967; para la historia de los nombres *Cercomys* y *Thrichomys* ver Petter, 1973). En relación con esta última postura, se propuso a *Eumysops* como el género más derivado de una serie filética integrada por *Acarechimys*-*Chasichimys*-*Cercomys* (Patterson ms., *vide* Pascual, 1967). Más modernamente, Reig (1989) retomó hipótesis previas y vinculó el origen de *Eumysops* con el desarrollo de un linaje de equímidos australes representado en la fauna viviente por el género *Thrichomys*.

Respecto de los modos de cambio en el registro fósil, Kraglievich (1965) reconoció dos líneas filéticas cuya evolución habría estado vinculada con cambios climáticos en el Plioceno.

Diversos aspectos morfofuncionales han sido brindados por Horovitz (1991), quien realizó un análisis del género sobre la base de materiales procedentes esencialmente de la Formación Chapadmalal (Plioceno). Esta autora sugirió que *Eumysops* poseería adaptaciones para el salto en posición bípeda. Asimismo, Genise (1989) reportó la presencia de ejemplares en cuevas en esta misma formación, como parte de un conjunto faunístico integrado por especies indudablemente fosoriales como el ctenómido extinto *Actenomys*.

De acuerdo a todas estas evidencias disponibles, *Eumysops* representa un muy buen objeto de estudio para comprender la diversidad y evolución de un peculiar linaje austral dentro del contexto de la historia de la diversidad de la familia Echimyidae. Su inusualmente rica representación en el registro fósil, y el muy buen estado de preservación de gran parte de la muestra ahora disponible, brindan la oportunidad de revisar su compleja sistemática, explorar sus afinidades, especializaciones morfofuncionales y patrones evolutivos.

## **1.2. Objetivo General**

El objetivo de este trabajo es revisar la anatomía, sistemática e historia evolutiva del género *Eumysops*.

## **1.3. Objetivos Particulares**

1. Revisar la anatomía esquelética y dentaria de todos los materiales asignados al género *Eumysops*, a fin de evaluar los límites del género, y brindar una definición ajustada y una detallada descripción del mismo.
2. Definir y diagnosticar a cada una de las especies del género consideradas válidas.
3. Analizar las afinidades filogenéticas del género, dentro del contexto de los clados mayores de la familia Echimyidae.
4. Analizar las especializaciones craneanas y postcraneanas vinculadas con diferentes hábitos (epigeos a subterráneos), modos de locomoción y de masticación. Evaluar el significado de dichas especializaciones mediante comparación con especies vivientes de caviomorfos con adaptaciones dispares.

5. Revisar la posición estratigráfica de las especies estudiadas.
6. Analizar los patrones de cambio morfológico en el registro.
7. Sobre la base de los resultados obtenidos, discutir el patrón evolutivo del género.

CAPÍTULO 2

MATERIALES

Y

MÉTODOS

## CAPÍTULO 2

## MATERIALES Y MÉTODOS

## 2.1. Material analizado

Los ejemplares de octodontoideos vivos y extintos estudiados pertenecen a las colecciones mastozoológicas y paleontológicas de las siguientes instituciones:

**MLP**, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; **MMP**, Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”, Mar del Plata, Argentina; **MD**, Museo Municipal de Ciencias Naturales “Charles Darwin”, Coronel Rosales, Argentina; **GHUNLPam**, Cátedra de Geología Histórica, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Santa Rosa, Argentina; **CM**, Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA), Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CRICYT), Mendoza, Argentina; **PVL**, Instituto de Paleontología, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; **CBF**, Colección Boliviana de Fauna, Museo Nacional de Historia Natural, La Paz, Bolivia; **UnB**, Universidade de Brasilia, Brasilia, Brasil; **MN-UFRJ**, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; **FZB-MCN**, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Museu de Ciências Naturais, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil; **MZUFBA**, Museu de Zoologia, Universidade Federal de Bahia, Bahia, Brasil; **MVZ**, Museum of vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, USA.

Se revisaron 303 especímenes referibles a distintas especies de *Eumysops*, incluyendo ejemplares tipo de especies originalmente asignadas al género o pertenecientes a otros géneros posteriormente considerados sinónimos de *Eumysops*, así como también numerosos materiales inéditos del Mioceno tardío y del Plioceno (Ver Apéndice I). Esta muestra se comparó con materiales esqueletarios y dentarios de géneros vivos de las cuatro subfamilias de Echimyidae reconocidas para América del Sur (ver abajo), especialmente los pertenecientes a la subfamilia “Eumysopinae”. De modo complementario se analizaron ilustraciones inéditas o publicadas de equímidos vivos (Patton, 1987; Patton *et al.*, 2000; Lara y Patton, 2000; Leite, 2003; Emmons, 2005). Siguiendo a Patterson y Pascual (1968) y Galewski *et al.* (2005), *Myocastor* y los géneros

extintos vinculados se consideraron integrantes de esta familia. Se incluyó una serie ontogenética de *Thrichomys*, género que clásicamente ha sido vinculado con *Eumysops* (e.g. Reig, 1950; Kraglievich, 1957), para evaluar la influencia de la ontogenia en la variación de los rasgos estudiados en este último. El género *Octodontomys* de la familia hermana Octodontidae (Lessa *et al.*, 2008 y referencias allí citadas) se incorporó al análisis por ser considerado un Octodontoidea viviente con caracteres craneanos primitivos (Verzi, 2001).

En los análisis morfofuncionales, el material craneano y postcraneano de *Eumysops* fue comparado con esqueletos de géneros vivientes con diferentes modos de masticación, locomoción y modos de vida. Se revisó un total de 101 especímenes craneomandibulares y dentarios y 72 postcraneanos de representantes de las familias Echimyidae, Octodontidae, Ctenomyidae, Caviidae, Dasyproctidae y Chinchillidae (Ver Apéndice II). Los géneros analizados y su correspondiente modo de vida (entre paréntesis) se listan a continuación. Los taxones con un modo facultativo de locomoción a saltos (“ricochetales”) se señalan con asterisco. Más detalle de los materiales puede encontrarse en el Apéndice II; más detalle de los hábitos se brindan en las págs. 129-132.

### Familia Echimyidae

#### Subfamilia “Eumysopinae”

*Thrichomys* (epigeo)  
*Proechimys* (epigeo)  
*Trinomys* (epigeo)  
*T. yonenagae* (epigeo\*)  
*Euryzygomatomys* (fosorial)  
*Clyomys* (fosorial)  
*Mesomys* (arborícola)

#### Subfamilia Myocastorinae

*Myocastor* (semiacuático)

#### Subfamilia “Dactylominae”

*Dactylomys* (arborícola)  
*Kannabateomys* (arborícola)

#### Subfamilia “Echimyinae”

*Isothrix* (arborícola)  
*Echimyys* (arborícola)  
*Phyllomys* (arborícola)

#### Familia Octodontidae

*Octodon* (fosorial)  
*Octodontomys* (fosorial)  
*Aconaemys* (semisubterráneo)  
*Spalacopus* (subterráneo)

#### Familia Ctenomyidae

*Ctenomys* (subterráneo)

#### Familia Caviidae

*Cavia* (epigeo)  
*Microcavia* (epigeo)  
*Dolichotis* (epigeo\*)

#### Familia Dasyproctidae

*Dasyprocta* (epigeo)

#### Familia Chinchillidae

*Chinchilla* (epigeo\*)  
*Lagidium* (epigeo\*)  
*Lagostomus* (fosorial)

## 2.2. Análisis cualitativo

Se realizó un estudio detallado de la morfología esquelética y dentaria de *Eumysops*. El estudio de la variabilidad de los caracteres craneanos se abordó de acuerdo a las regiones definidas por Ackerman y Cheverud (2004) sobre la base de un criterio morfogenético-

funcional: rostral, cigomática, orbital, basicraneana, palatal, y de la bóveda craneana (Fig. 3).

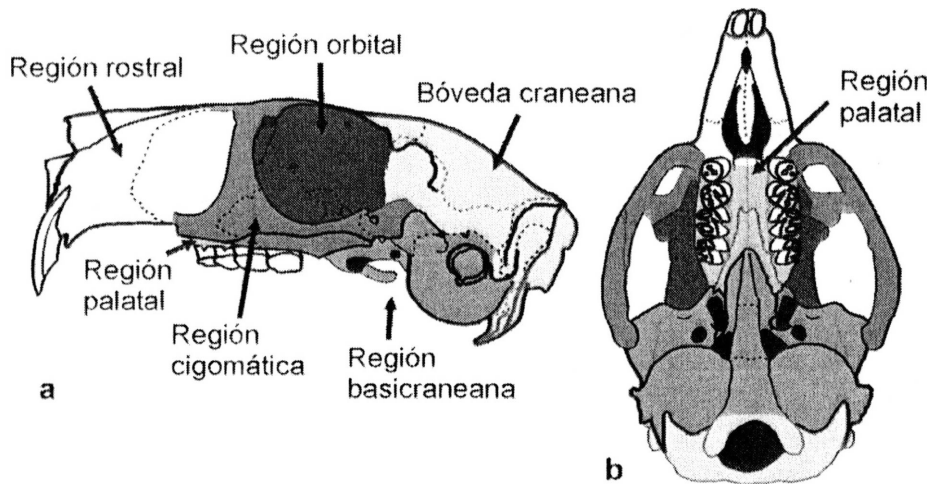


Figura 3. Regiones craneanas; a. vista lateral, b. vista ventral.

La nomenclatura de los rasgos anatómicos craneanos (Fig. 4) y postcraneanos fué tomada de Grassé (1967), Gavrilov (1959), Moore (1981), Wahlert (1984), Barone (1987; 1990), Novacek (1993), Lavocat (1971), Vucetich (1975), König y Liebich (2005), Rose y Chinnery (2004); la nomenclatura de los molares sigue a Marivaux *et al.* (2004; Fig. 5).

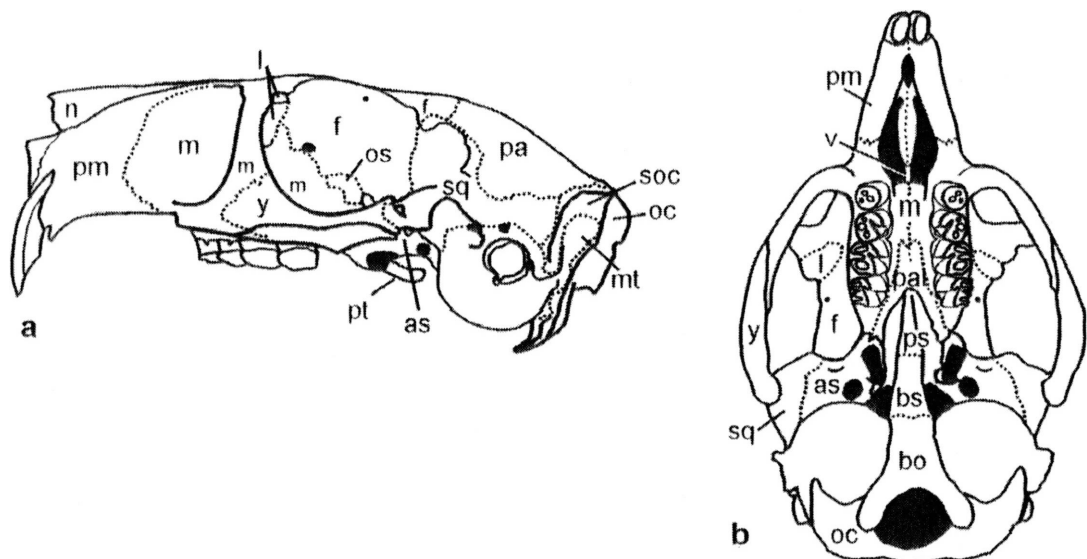


Figura 4. Nomenclatura de los huesos craneanos; a. vista lateral; b. vista ventral. Abreviaturas: as, alisfenoides; bs, basiesfenoides; bo, basioccipital; f, frontal; l, lacrimal; m, maxilar; mt, porción mastoidea; n, nasal; oc, occipital; os, orbitosfenoides; pa, parietal; pal, palatino; pm, premaxilar; ps, preesfenoides; pt, pterigoides; soc, supraoccipital; sq, escamoso; v, vómer; y, yugal.

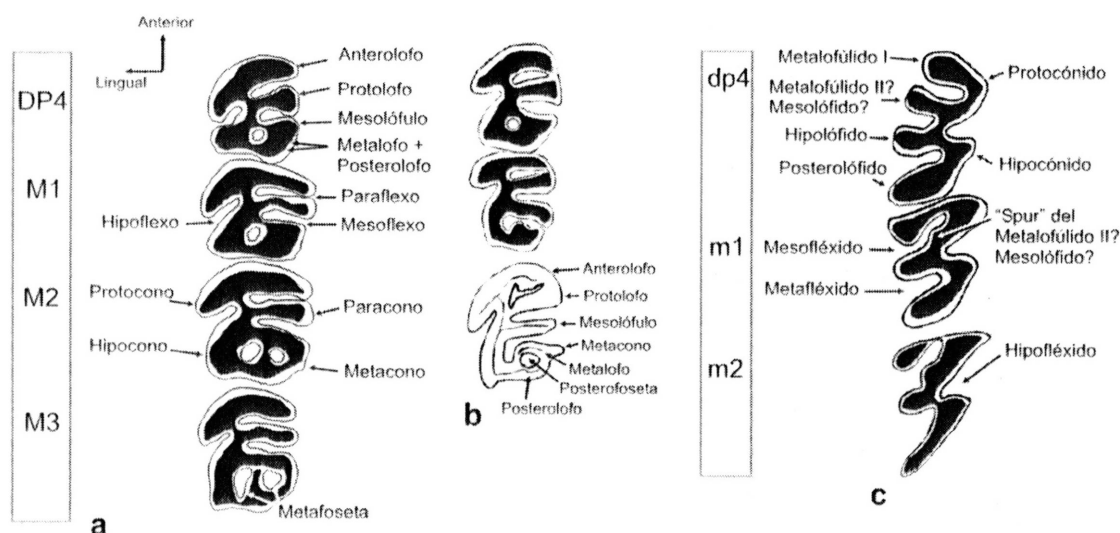


Figura 5. Nomenclatura molar según Marivaux *et al.* (2004); a. serie dentaria superior izquierda (MACN-A 1623); b. serie dentaria superior izquierda de un individuo juvenil (M3 sin erupcionar, MMP-M 4172); c. serie dentaria inferior derecha (m3 sin erupcionar, MLP 91-IV-5-224).

La variabilidad fue analizada procurando interpretar patrones jerárquicos que incluyeran la variabilidad interespecífica e intraespecífica, incluyendo en esta última cambios ontogenéticos y la posible variación temporal en linajes (e.g. cambios en la superficie oclusal de molares relacionados al desgaste y al grado de hipsodoncia). Para ordenar dicho análisis se definieron clases de edad sobre la base del patrón de erupción y desgaste dentario (Patton, 1987; Leite, 2003). Sobre la base de este estudio anatómico cualitativo se revisó la definición y extensión del género *Eumysops* y el estatus sistemático de las especies asignadas o asignables al género.

Se profundizó el análisis del esqueleto postcraniano; se describen por primera vez algunos componentes del mismo presentes en nuevos materiales inéditos, los cuales permiten ahora conocer el postcráneo de *Eumysops* casi en su totalidad.

Las especializaciones de *Eumysops* vinculadas al modo de vida y tipo de locomoción se estudiaron a través de un análisis cuali-cuantitativo comparado con caviomorfos vivientes con distintos hábitos (ver 2.1.). Se seleccionaron caracteres con un posible significado funcional, los que fueron cuantificados mediante medidas lineales y angulares (ver 2.3.).

Tanto en la descripción del esqueleto como en el análisis de las especializaciones de *Eumysops*, se hace referencia a caracteres óseos implicados en el origen o inserción de los principales músculos relacionados con el aparato masticatorio y locomotor. Para comprender mejor dichos caracteres, se realizaron disecciones de musculatura en

caviomorfos con diferentes hábitos (ver 2.1.): *Ctenomys talarum*, *Lagostomus maximus*, *Chinchilla lanigera* (Morgan *et al.*, 2007) y *Cavia aperea*, fijando previamente el material en una solución de formol en agua saturada con ClNa (1:18; Woods, 1972). La nomenclatura y morfología de dichos músculos se tomó de Wood y White (1950), Woods (1972), Woods y Howland (1979), Barone (1987; 1990), Hildebrand (1988), Leach (1952), De Santis *et al.* (1998) y König y Liebich (2005).

La observación e ilustración de los rasgos esqueléticos y dentarios se realizó con una lupa estereoscópica Leica MS5 con cámara clara y equipo de iluminación con fibra óptica. Algunos rasgos anatómicos craneanos, tales como forámenes, senos paranasales, bulas auditivas y morfología de la cavidad cerebral se estudiaron por transparencia, iluminando con fibra óptica a través del foramen magnum, cavidad nasal, o meato acústico externo.

### **2.3. Análisis cuantitativo**

La variabilidad de los rasgos con presunto significado funcional en el aparato masticatorio y el esqueleto postcraneano de *Eumysops* se cuantificó mediante medidas estándar y ángulos. La elección de las medidas se basó en el análisis cualitativo realizado en este trabajo y en estudios previos (e.g. Horovitz, 1991; Vassallo y Verzi, 2001; Mora *et al.*, 2003; Olivares *et al.*, 2004; Monteiro y dos Reis, 2005; Verzi y Olivares, 2006). Con el fin de interpretar funcionalmente rasgos vinculados a la morfología y disposición de músculos masticatorios y locomotores en *Eumysops*, algunas medidas incluyen sitios de origen y/o inserción de los mismos. Se analizó la influencia del tamaño en la variabilidad de los rasgos.

#### **2.3.1. Descripción de las medidas craneomandibulares y dentarias**

Se tomaron 67 medidas craneomandibulares y dentarias. Las medidas lineales se tomaron con calibre digital (0.01mm) y con ocular graduado en lupa estereoscópica (Leica MS5). Las medidas angulares se tomaron sobre dibujos realizados con cámara clara. Con algunas medidas se calcularon índices, superficies, perímetros o ángulos que cuantifican la variabilidad morfológica que no puede ser representada por una medida lineal. En la Tabla 1 se detallan las medidas tomadas con su correspondiente abreviatura, descripción y posible significado funcional cuando corresponde (Ver además Figs. 6, 7 y 8).

Tabla 1. Descripción de las medidas craneomandibulares y dentarias.

Abreviatura	Descripción
<b>Craneomandibulares</b>	
<b>LBC</b>	Longitud del basicráneo. Longitud del basiesfenoides y el basioccipital
<b>LBL</b>	Longitud basilar. Usado como estimador de tamaño
<b>LP</b>	Longitud palatilar
<b>LD</b>	Longitud del diastema
<b>LAC</b>	Longitud del arco cigomático. Longitud entre el extremo anterior del cigoma al nivel de la raíz cigomática anterior y el extremo posterior formado por la apófisis escamosal
<b>AR</b>	Ancho del rostro. Tomado al nivel de la sutura premaxilo-maxilar
<b>ABM</b>	Ancho bicigomático máximo
<b>ABA</b>	Ancho bicigomático anterior. Distancia entre los arcos cigomáticos al nivel de la barra anteorbitaria
<b>AC</b>	Altura del cráneo al nivel de los DP4
<b>AFI</b>	Ancho máximo del foramen infraorbital
<b>LB</b>	Longitud de la bula auditiva. Distancia máxima, siguiendo el eje mayor de la bula
<b>AB</b>	Ancho de la bula auditiva. Distancia máxima, transversal al eje máximo de la bula
<b>LFG</b>	Longitud de la fosa glenoidea. Distancia anteroposterior, tomado en la zona media de la fosa glenoidea
<b>AFG</b>	Ancho de la fosa glenoidea. Distancia transversal entre los puntos más distantes de la fosa
<b>LFINT</b>	Longitud del foramen interpremaxilar
<b>LFI</b>	Longitud del forámenes incisivos
<b>AFI</b>	Ancho de los forámenes incisivos
<b>DCM</b>	Distancia entre el arco cigomático y la porción angular de la mandíbula. (Olivares <i>et al.</i> , 2004; ver abajo)
<b>ML</b>	Ángulo de inclinación del m. masetero lateral (Olivares <i>et al.</i> , 2004; ver abajo)
<b>RF</b>	Extensión de la fosa masetéica sobre el rostro. Estimador de la disposición del m. masetero medial infraorbital (Olivares <i>et al.</i> , 2004)
<b>IC</b>	Índice cigomático. Cociente entre las distancias: rama cigomática anteorbitaria–apófisis paraorbitaria (x) / apófisis paraorbitaria–extremo posterior de la arcada (y). Estimador del tamaño de la cavidad orbitaria (Verzi, 2002)
<b>PO</b>	Perímetro de la órbita. Estimador del tamaño de la cavidad orbitaria. Altura de la órbita ( <b>HO</b> ), considerada como el diámetro, para calcular el perímetro de la misma
<b>ACC</b>	Ancho de la caja craneana. Distancia entre las apófisis escamosales, tomada por detrás de la fosa glenoidea
<b>HCC</b>	Altura de la caja craneana. Distancia dorsoventral entre la línea media de los parietales y del basiesfenoides, tomada por delante de las bulas auditivas
<b>SUPC</b>	Área de la sección transversal de la caja craneana. Calculado como ACC multiplicado por HCC.
<b>LN</b>	Proyección anterior de los nasales. Distancia entre el extremo anterior de los nasales y la base del avéolo del I1, a esta distancia se le sumó en todos los casos una constante (4) para evitar números negativos.
<b>LDM</b>	Longitud del diastema mandibular
<b>HCO</b>	Altura del cóndilo (Vassallo y Verzi, 2001). Distancia entre la cara oclusal de la serie molar inferior y el borde dorsal del cóndilo.

Abreviatura	Descripción
<b>ACO</b>	Ancho del cóndilo
<b>LCO</b>	Largo del cóndilo
<b>BE</b>	Brazo de palanca externo. Distancia entre el cóndilo mandibular y el extremo del incisivo inferior
<b>APCO</b>	Ancho poscóndileo
<b>IB</b>	Profundidad de implantación del i1. Distancia entre el margen anterior del foramen mandibular, el cual acompaña la base del incisivo, y el extremo posterodorsal del cóndilo. Considerado un estimador del grado de utilización de los incisivos en el cavado. Según Verzi y Olivares (2006)
<b>AMM</b>	Ancho mandibular máximo
<b>AM</b>	Ancho mandibular al nivel del m3
	<b>Dentarias</b>
<b>LT</b>	Longitud de la serie dentaria superior, DP4-M3
<b>LDP4</b>	Longitud del DP4
<b>LM1</b>	Longitud del M1
<b>LM2</b>	Longitud del M2
<b>LM3</b>	Longitud del M3
<b>ADP4</b>	Ancho del DP4
<b>AM1</b>	Ancho del M1
<b>AM2</b>	Ancho del M2
<b>AM3</b>	Ancho del M3
<b>APDP4</b>	Ancho palatal entre los DP4
<b>APM3</b>	Ancho palatal entre los M3. La diferencia entre esta medida y la anterior estima el grado de divergencia de las series dentarias
<b>DODP4</b>	Distancia mínima entre los DP4 al nivel oclusal
<b>DOM3</b>	Distancia mínima entre los M3 al nivel oclusal. La diferencia entre esta medida y la anterior estima el grado de divergencia de las series dentarias, incluido el grado de hipsodancia unilateral
<b>AINC</b>	Ancho del I1
<b>GINC</b>	Espesor del I1. Diámetro anteroposterior
<b>PROC</b>	Ángulo de procumbencia de I1 (ángulo de Thomas). Según Reig <i>et al.</i> (1965)
<b>EST</b>	Ángulo de estrías en el esmalte de molares (ver abajo <i>Determinación de la dirección masticatoria</i> )
<b>ANG DP4</b>	Orientación de la superficie oclusal del DP4. Ángulo de inclinación del DP4, medido en vista anterior, con respecto al plano horizontal de la base de la raíz cigomática
<b>ANG M2</b>	Orientación de la superficie oclusal de M2. Ángulo de inclinación del M2, medido en vista anterior, con respecto al plano horizontal de la base de la raíz cigomática
<b>Proc</b>	Ángulo de procumbencia del i1. Ángulo de Thomas adaptado para incisivos inferiores
<b>Ldp4</b>	Longitud del dp4
<b>Lm1</b>	Longitud del m1
<b>Lm2</b>	Longitud del m2
<b>Lm3</b>	Longitud del m3

Abreviatura	Descripción
<b>Adp4</b>	Ancho del dp4
<b>Am1</b>	Ancho del m1
<b>Am2</b>	Ancho del m2
<b>Am3</b>	Ancho del m3
<b>Lti</b>	Longitud de la serie dentaria inferior, dp4-m3

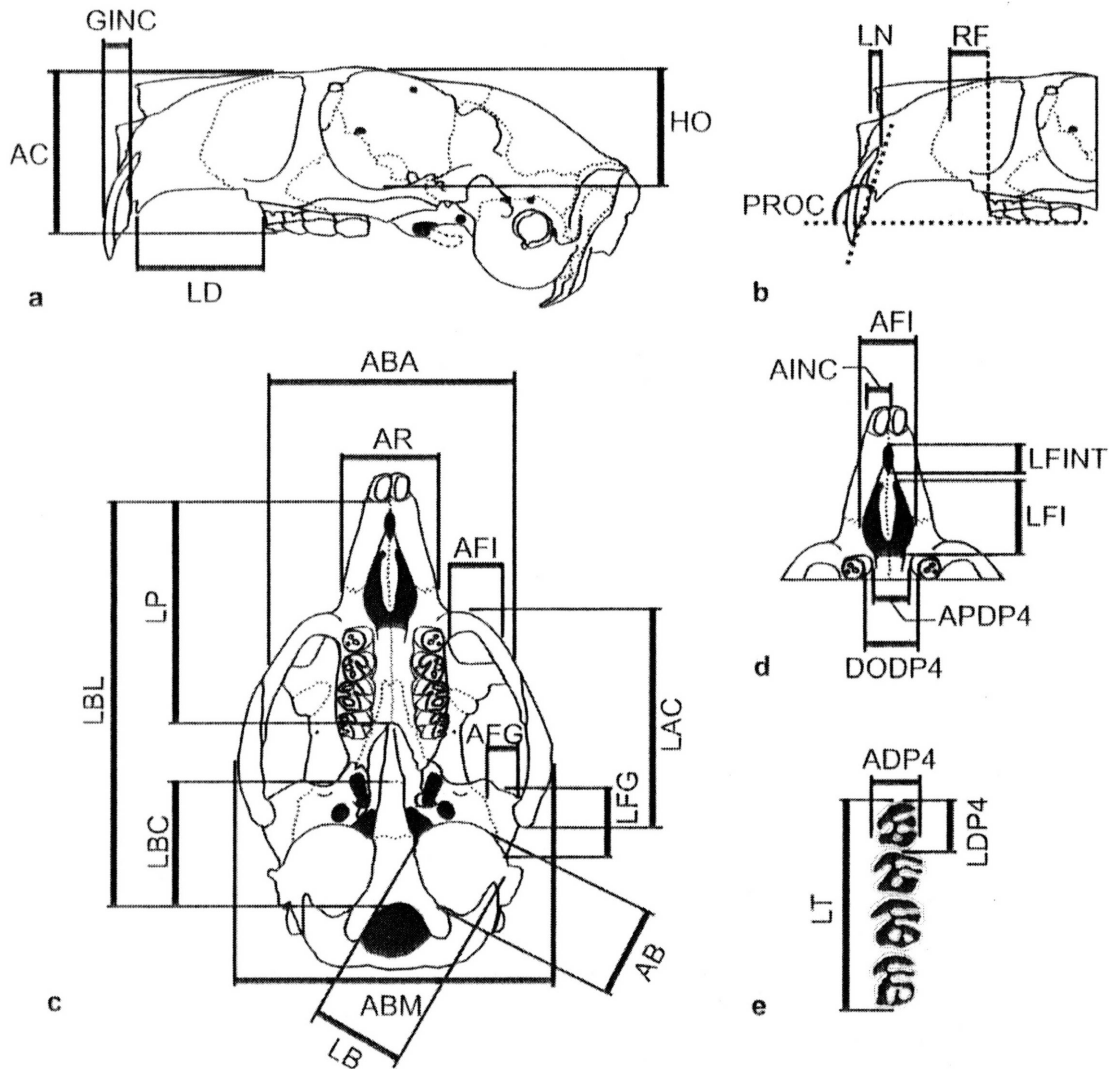


Figura 6. Medidas craneanas y de los molariformes superiores. Cráneo: **a.** vista lateral; **b.** detalle lateral del rostro, **c.** vista ventral, **d.** detalle ventral del rostro. Molares: **e.** serie dentaria superior izquierda (sólo se señala las medidas sobre el DP4 pero de la misma manera fueron tomadas en los M1-3). Ver Tabla 1 para las abreviaturas y el detalle de cada una.

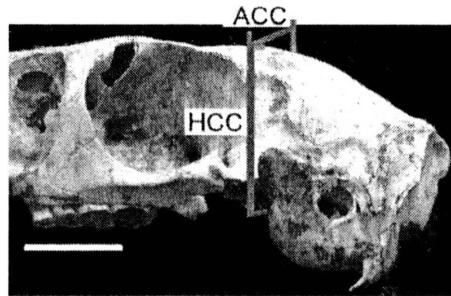


Figura 7. Estimación de la superficie de la sección transversal de la caja craneana (SUPC). Ver Tabla 1.

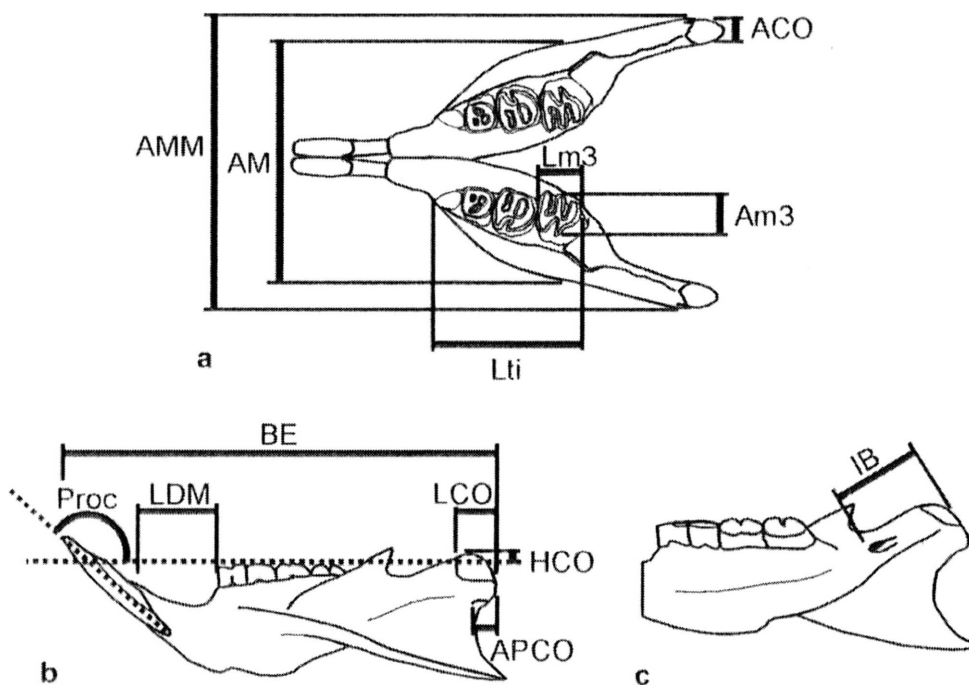


Figura 8. Medidas mandibulares y de los dientes inferiores, **a.** vista dorsal; **b.** vista labial de la hemimandíbula izquierda; **c.** vista lingual de la hemimandíbula derecha. Las medidas de anchos y largos de los molariformes inferiores se señalan sobre el m3, pero de la misma manera fueron tomadas en los dp4-m2. Ver Tabla 1 para las abreviaturas y el detalle de cada una.

El ángulo de inclinación ( $\alpha$ ) del m. masetero lateral (ML) se estimó aplicando funciones trigonométricas a partir de los caracteres óseos relacionados con su origen e inserción, sobre una sección transversal del cráneo y la mandíbula articulados (Fig. 9). Se tomó el ancho bicigomático (ABM), el ancho mandibular (AMM), y la altura del arco cigomático con respecto a la cresta masetérica de la mandíbula (DCM).

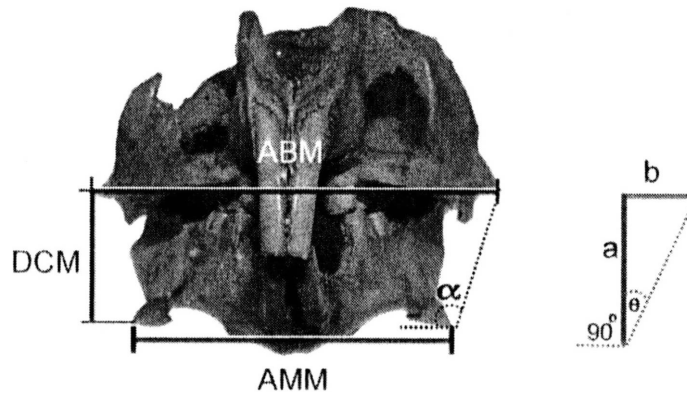


Figura 9. Vista anterior del cráneo y mandíbula articulados de *Eumysops* MMP 1053-S. Ver Tabla I para abreviaturas y detalle de cada medida.

A partir de estas medidas, el ángulo de inclinación de las fibras ( $\alpha$ ) se calculó como el arco tangente (*arc tan*) de  $a/b$  (Fig. 9):

$ML(\alpha) = \text{arc tan } a/b$ , donde  $a=DCM$  y  $b=(ABM-AMM)/2$ , por lo que

$ML(\alpha) = \text{arc tan } DCM/[(AMM-ABM)/2]$  (Olivares *et al.*, 2004). En los casos en donde el ancho bicigomático es mayor que el mandibular, ML se obtiene sumando  $90^\circ$  (Fig. 9).

Para determinar la dirección de los movimientos masticatorios, se midió el ángulo que forman las estrías de desgaste en el esmalte (EST) en molares superiores con respecto al eje sagital del cráneo (Fig. 10; Greaves, 1973; Rensberger, 1973; Koenigswald *et al.*, 1994; Olivares *et al.*, 2004). Para determinar el sentido de la masticación se examinó, mediante lupa estereoscópica, la asimetría del desgaste en la interfase dentina-esmalte de los molariformes; dicha asimetría permite definir un borde de ataque (*leading edge*, el primero expuesto a la oclusión de acuerdo a la dirección masticatoria) y un borde de salida (*trailing edge*, Greaves, 1973; Rensberger, 1973; Koenigswald *et al.*, 1994; Verzi, 1994, 2001; Olivares *et al.*, 2004).

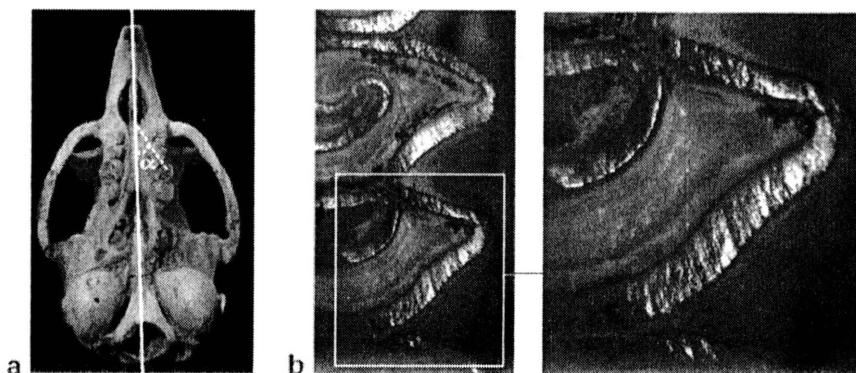


Figura 10. a. Determinación de la dirección masticatoria; a. ángulo de masticación, b. detalle de las estrías de desgaste en el m2 derecho de *Eumysops*.

### 2.3.2. Descripción de las medidas postcraneanas

Se tomaron 65 medidas postcraneanas. Las medidas lineales se tomaron con un calibre digital (0.01mm) y con ocular graduado en lupa estereoscópica (Leica MS5). En la Tabla 2 se detallan las medidas tomadas con su correspondiente abreviatura y descripción (Ver además las Figs. 11 y 12).

**Tabla 2. Descripción de las medidas postcraneanas tomadas. Miembro anterior.**

Abreviatura	Descripción
<b>Miembro anterior</b>	
<b>LH</b>	Longitud del húmero
<b>APH</b>	Ancho anteroposterior del húmero
<b>DD</b>	Diámetro transversal de la diáfisis
<b>DCCD</b>	Diámetro máximo de la diáfisis humeral incluyendo la cresta deltoidea
<b>DCH</b>	Diámetro anteroposterior de la cabeza humeral
<b>DTCH</b>	Diámetro transversal de la cabeza humeral
<b>DTCHT</b>	Diámetro transversal de la cabeza humeral incluyendo las tuberosidades
<b>HCH</b>	Longitud proximo-distal de la cabeza humeral
<b>LCD</b>	Longitud desde la cabeza humeral a la cresta deltoidea
<b>AD</b>	Ancho de la superficie articular distal del húmero
<b>ADE</b>	Ancho de la superficie articular distal del húmero más el epicóndilo
<b>ADT</b>	Ancho de la superficie articular distal del húmero más la epitroclea
<b>AEC</b>	Ancho epicondilar
<b>ABC</b>	Ancho de la base de la cresta deltoidea
<b>LO</b>	Longitud del olécranon
<b>LTU</b>	Longitud total de la ulna
<b>FUL</b>	Longitud funcional de la ulna
<b>DTU</b>	Diámetro transversal de la ulna en su parte media
<b>LR</b>	Longitud del radio
<b>DTR</b>	Diámetro transversal del radio
<b>LMCI</b>	Longitud del metacarpo I
<b>LMCII</b>	Longitud del metacarpo II
<b>LMCIII</b>	Longitud del metacarpo III
<b>LMCIV</b>	Longitud del metacarpo IV
<b>LMCV</b>	Longitud del metacarpo V
<b>LE</b>	Longitud de la escápula
<b>AE</b>	Ancho de la escápula
<b>LCL</b>	Longitud de la clavícula

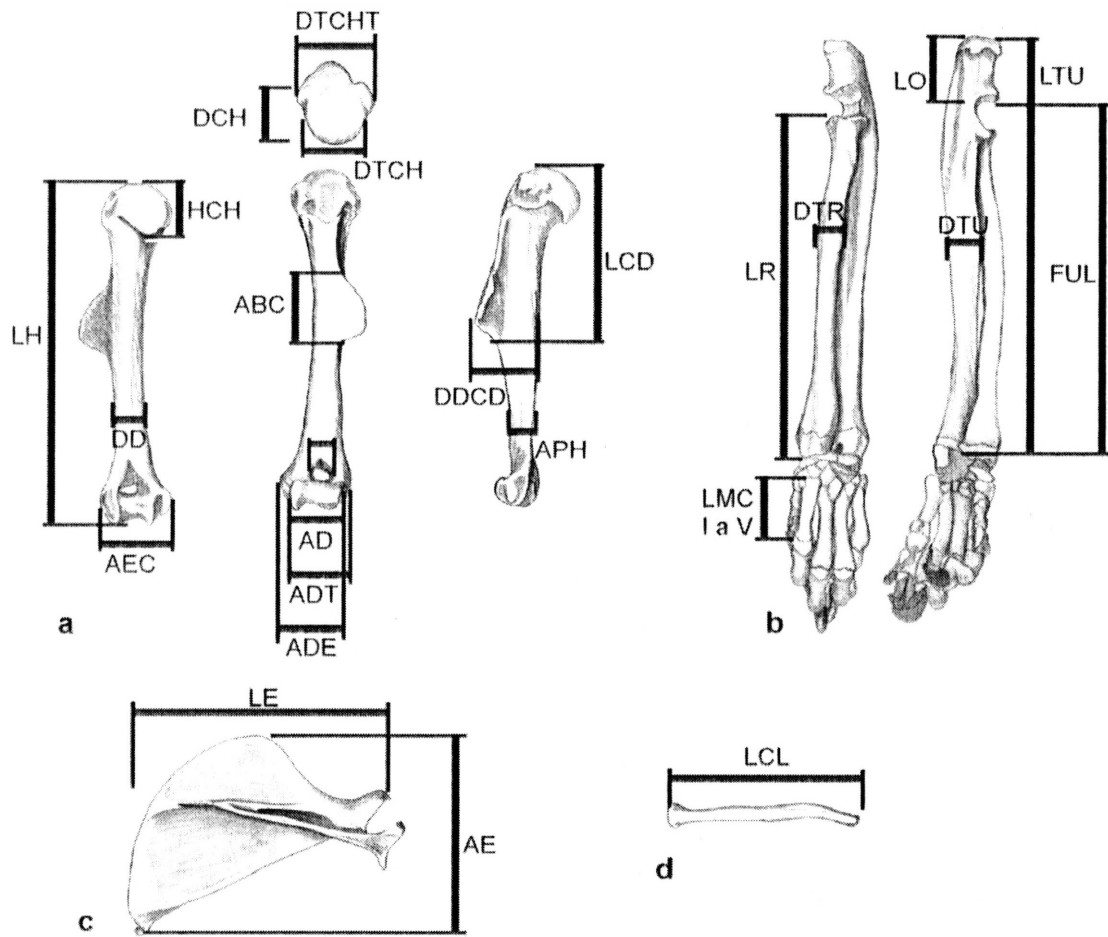


Figura 11. Medidas del miembro anterior, de la cintura escapular y de la clavícula, a. vista dorsal, posterior, anterior y lateral del húmero izquierdo; b. vista anterior y posteromedial del zeugopodio y autopodio anterior izquierdo; c. vista lateral de escápula derecha; d. vista anterior de clavícula izquierda. Las medidas de anchos de los metacarpales se señalan sobre el McII, pero de la misma manera fueron tomadas en los McI a McV. Ver Tabla 2 para las abreviaturas y un detalle de cada una.

Tabla 3. Descripción de las medidas postcraneanas tomadas. Miembro posterior

Abreviatura	Descripción
<b>Miembro posterior</b>	
LF	Longitud total del fémur
LCF	Longitud del fémur, desde la cabeza del fémur
APRA	Ancho proximal de la diáfisis del fémur
AMF	Ancho medio de la diáfisis del fémur
ADF	Ancho distal de la diáfisis del fémur
APF	Ancho anteroposterior del fémur
AEF	Ancho del fémur al nivel epicondilar

Abreviatura	Descripción
<b>AT</b>	Ancho de la tróclea del fémur
<b>LFT</b>	Longitud de la fosa trocantérica
<b>CF</b>	Espesor de la cabeza del fémur
<b>ACE</b>	Ancho del cóndilo externo
<b>ACM</b>	Ancho del cóndilo medial
<b>LFI</b>	Longitud del fémur, desde el trocánter menor al extremo de la diáfisis
<b>LFIT</b>	Longitud de la diáfisis del fémur desde el extremo proximal hasta el extremo distal de la diáfisis
<b>LTIB</b>	Longitud total de la tibia
<b>LCT</b>	Longitud de la espina tibial, desde el extremo proximal de la tibia al extremo distal de la espina tibial
<b>AET</b>	Ancho de la epífisis de la tibia
<b>HET</b>	Alto de la epífisis de la tibia
<b>DTTI</b>	Diámetro transversal de la tibia
<b>APRT</b>	Ancho proximal de la diáfisis de la tibia
<b>AMT</b>	Ancho medio de la diáfisis de la tibia
<b>ADT</b>	Ancho distal de la diáfisis de la tibia
<b>LF</b>	Longitud total de la fibula
<b>APFI</b>	Ancho proximal de la diáfisis de la fibula
<b>AMFI</b>	Ancho medio de la diáfisis de la fibula
<b>ADFI</b>	Ancho distal de la diáfisis de la fibula
<b>LT I</b>	Longitud del metatarso 1
<b>LT II</b>	Longitud del metatarso 2
<b>LT III</b>	Longitud del metatarso 3
<b>LT IV</b>	Longitud del metatarso 4
<b>LT V</b>	Longitud del metatarso 5
<b>LA</b>	Longitud del astrágalo
<b>LC</b>	Longitud del calcáneo
<b>LP</b>	Longitud anteroposterior de la pelvis
<b>DA</b>	Diámetro anteroposterior del acetábulo
<b>DAE</b>	Distancia entre el borde posterior del acetábulo y la espina ilíaca ventrocaudal de la pelvis
<b>LPA</b>	Longitud de la pelvis desde el borde posterior del acetábulo
<b>LSP</b>	Longitud de la sínfisis pelviana

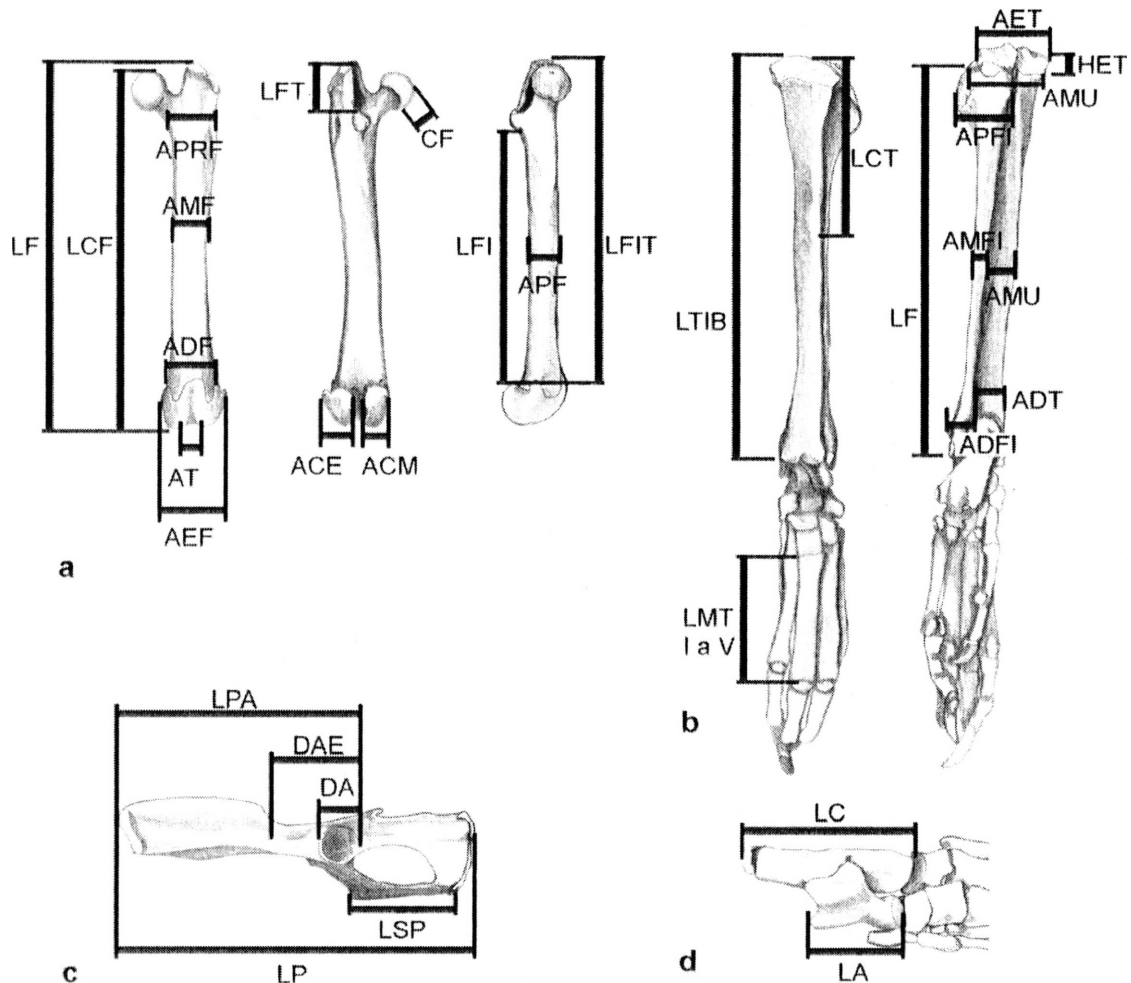


Figura 12. Medidas del miembro posterior y la cintura pélvica a. vista anterior, posterior y medial del fémur izquierdo; b. vista anterior y posterior del zeugopodio y autopodio posterior izquierdo; c. vista lateral de la pelvis izquierda; d. vista dorsal del tarso izquierdo. Las medidas de anchos de los metatarsales se señalan sobre el MtIII pero de la misma manera fueron tomadas en los MtI a MtV. Ver Tabla 3 para las abreviaturas y un detalle de cada una.

## 2.4. Análisis estadístico

### 2.4.1. Análisis de Componentes Principales

Un Análisis de Componentes Principales (PCA; Bookstein *et al.*, 1985) es un método multivariado que permite reducir la cantidad de variables originales a sólo aquellas que aportan la mayor información; es decir, permite seleccionar algunas medidas por su mayor contribución a la varianza total de un conjunto determinado de medidas. El primer eje de un PCA expresa la mayor variación posible que se obtiene con las variables analizadas, y los sucesivos ejes, ortogonales entre sí (i.e. en ángulos rectos unos con otros), son progresivamente menos explicativos. De ésta forma, el PCA permite resumir en unas

pocas dimensiones (ejes) la mayor variabilidad de un conjunto de datos (Legendre y Legendre, 1998).

Las medias craneanas y postcraneanas con presunto significado funcional de *Eumysops* y caviomorfos vivientes con diferentes modos de vida (ver páginas 129-132) fueron analizadas a través de un Análisis de Componentes Principales. Las medias craneanas fueron transformadas en índices respecto del largo basilar (este último representa una estimación del tamaño general; Verzi y Olivares, 2006). Por otro lado, para el análisis postcraneano se calcularon índices con significado funcional; estos índices siguen los trabajos de Howell (1944), Elissamburu y Vizcaíno (2004), Morgan y Verzi (2006) y especialmente Samuels y Van Valkenburgh (2008).

#### **2.4.2. Regresiones simples**

Para el análisis de las especializaciones postcraneanas de *Eumysops* fue necesario realizar estimaciones de medidas de algunos componentes de su postcráneo preservados de manera parcial. Estas estimaciones tuvieron como objeto poder estudiar a *Eumysops* junto con caviomorfos vivientes con diferentes modos de locomoción. Las estimaciones se realizaron sobre la base de regresiones lineales simples, modelo II (Legendre y Legendre, 1998; Legendre, 2001).

#### **2.4.3. Análisis discriminante**

Un análisis discriminante se basa en un criterio de clasificación de objetos (en este caso géneros) divididos por categorías cualitativas (en este análisis dichas categorías se refieren a los diferentes modos de vida de los géneros analizados). Este método testea diferencias en las variables (índices postcraneanos) entre las categorías predefinidas. Si existen tales diferencias significativas, este análisis encuentra funciones discriminantes (ejes) de las variables que mejor discriminan entre los grupos. Luego, sobre la base de estas funciones, este análisis puede ser usado para clasificar nuevos objetos (géneros) en las categorías definidas a priori (Legendre y Legendre, 1998).

Un análisis discriminante se realizó con índices con significado funcional, calculados con medidas postcraneanas (ver arriba). Las categorías y los índices analizados están explicados en las páginas 160 y 154-155, respectivamente.

## 2.5. Análisis cladístico

En el análisis de las relaciones filogenéticas de *Eumysops* en el contexto de la familia se utilizó una matriz de 19 taxones y 41 caracteres morfológicos craneomandibulares discretos (ver 4.2.1.). Además de las especies de *Eumysops*, se incluyeron los Echimyidae *Thrichomys*, *Proechimys*, *Trinomys*, *Clyomys*, *Euryzygomatomys*, *Mesomys* (clásicamente incluidos en la subfamilia "Eumysopinae"), *Isothrix*, *Phyllomys*, (clásicamente considerados "Echimyinae"), *Kannabateomys*, *Dactylomys* (clásicamente considerados "Dactylomyinae") y *Myocastor* (Myocastorinae). Las especies extintas conocidas a través de restos craneanos que conservan al menos parte de las regiones rostral, orbital, cigomática y palatal (i.e. la especie nominal excluida de *Eumysops*, "*E.*" *parodii* y el "Eumysopinae" extinto *Pampamys*; Verzi *et al.*, 1995) fueron incluidas en este análisis. El género viviente *Octodontomys*, de la hermana familia Octodontidae (ver Lessa *et al.*, 2008), fue utilizado como raíz, asumiendo que esta familia (incluyendo Ctenomyidae) y Echimyidae son recíprocamente monofiléticas (ver Verzi, 2008 y referencias allí).

Para el análisis de las relaciones entre las especies de *Eumysops*, se usó como raíz a *Thrichomys*, el equímido viviente más estrechamente vinculado a *Eumysops* en el primer análisis (ver 4.2.1.). La matriz analizada incluyó 6 taxones y 13 caracteres (Ver 4.2.2.).

La búsqueda de árboles se llevó a cabo mediante parsimonia, realizando una búsqueda exacta, utilizando el programa TNT (Goloboff *et al.*, 1999; 2003; 2008). De la primera matriz, conformada por 41 caracteres, 9 son multiestados y los demás binarios, y en la segunda matriz analizada, de 13 caracteres, 1 es multiestado. Los caracteres fueron considerados como no aditivos, no ordenados. Los valores de *Bremer support* (BS) y BS relativo (Goloboff, 1993) fueron calculados con TNT, haciendo búsquedas heurísticas de árboles subóptimos sucesivos.

En este trabajo "Eumysopinae" (o "eumisopinos") se refiere a la concepción clásica de la subfamilia, mientras que el uso de Eumysopinae denota el agrupamiento monofilético obtenido a partir los resultados aquí obtenidos. El primer término es más amplio dado que incluye un mayor número de taxones (comparar listado de pág. 11 con Fig. 35, nodo 23).

CAPÍTULO 3

SISTEMÁTICA

CAPÍTULO 3

SISTEMÁTICA

3.1. DEFINICIÓN Y EXTENSIÓN DEL GÉNERO *Eumysops*

**Orden** RODENTIA Bowdich, 1821

**Suborden** HYSTRICOMORPHA Brandt, 1855

**Infraorden** HYSTRICOGNATHI Brandt, 1855

**Superfamilia** OCTODONTOIDEA Simpson, 1945

**Familia** ECHIMYIDAE Gray, 1825

**Subfamilia** EUMYSOPINAE Rusconi, 1935

**Género** *Eumysops* Ameghino, 1888 *non* Wilson, 1935a

1888. *Eumysops* Ameghino: 5

1906. *Proatherura* Ameghino: 413

1908. *Proaguti* Ameghino: 424 (*nomen nudum*)

1914. *Eumysops*: Rovereto: 134 (*partim*)

1914. *Proaguti*: Rovereto: 188

1957. *Proaguti*: Kraglievich, 37

1957. *Proatherura*: Kraglievich, 37

1957. *Eumysops*: Kraglievich, 37-39

1965. *Eumysops*: Kraglievich: 260 (*partim*)

2000. *Eumysops*: Tauber: 236-239

2005. *Eumysops*: Vucetich *et al.*: 59-61

2005. *Eumysops*: Verzi y Quintana: 310-311

Especie tipo: *Eumysops laeviplicatus* Ameghino, 1888

Especies incluidas: la especie tipo y *E. formosus*, *E. chapalmalensis*, *E. gracilis* y *Eumysops* sp. nov.

Homónimos: *Eumysops* Wilson, 1935a

Distribución cronológica y geográfica: Plioceno temprano - Pleistoceno. Provincias de Buenos Aires, Córdoba y Entre Ríos.

Diagnosis: Equímido de tamaño mediano. Cráneo arqueado posteriormente, parietales fuertemente acortados y descendentes. Rostro largo y angosto en su extremo anterior;

nasales proyectados anteriormente a nivel de la porción anterior de los premaxilares. Forámenes incisivos grandes, ovalados a subromboidales, especialmente amplios en la zona media. Septo premaxilar angosto y largo, formado principalmente por los premaxilares, aunque puede participar posteriormente el vómer o el maxilar. Región orbital grande. Foramen de exposición del canal nasolacrimal ubicado dorsalmente a los forámenes esfenopalatino y/o accesorio. Forámenes esfenopalatino y/o accesorio ubicados al nivel de los M1-2, en la porción orbital del maxilar. Raíz cigomática anterior aproximadamente tan ancha como alta. Barra anteorbitaria ubicada al nivel de los M1-2. Yugal marcadamente más alto en su extremo anterior respecto del posterior. Foramen accesorio del meato acústico externo (MAE) desarrollado. Borde ventral de la extensión lateral del supraoccipital en la región auditiva, por debajo de la porción media del MAE. Foramen estilomastoideo generalmente oculto entre la extensión lateral del supraoccipital y el MAE. Fosa para el m. temporal (orbital) desarrollada, dorsal a la porción posterior de la fosa glenoidea. Crestas lambdoidea y nucal prominentes. Apófisis paraoccipital subvertical, sobrepasando el borde inferior de la bula auditiva y terminada en una aguda punta dirigida anteriormente. Mandíbula grácil de cóndilo bajo, cercano al nivel oclusal de los molares; muesca para el tendón del m. masetero medial anterior al nivel del m1; borde ventral de dicha muesca continuo con la cresta masetérica. Cresta lateral ubicada entre las porciones anteriores de m2 y m3. Proceso coronoides ubicado lateroposteriormente al m3. Proceso postcondíleo saliente y, en vista posterior, su extremo se orienta ventrolateralmente. Molariformes proporcionalmente grandes; los superiores pentalofodontes y con hipsodoncia unilateral; dp4 tetralofodonte, m1-3 trilofodontes con desarrollo de un "spur" entre antero- e hipolófidio. Incisivos estrechos; los superiores, proodontes y con bisel largo, abarcando toda la porción extralveolar posterior. Incisivos inferiores con la base ubicada posteroventralmente a los m3.

#### Descripción comparada:

*Eumysops* es un equímido de tamaño mediano, que varía según la especie entre el tamaño de *Thrichomys* y el de *Dactylomys*.

**Cráneo.-** El cráneo posee un rostro estrecho, una gran región orbital y bulas auditivas redondeadas. Los molariformes son grandes en relación con el tamaño del cráneo y en comparación con los de los restantes eumisopinos y los "equiminos". La mandíbula es grácil, de cóndilo bajo y con la cresta masetérica bien marcada.

*Región rostral* (Fig. 13).- El rostro es estrecho, grácil y de bordes laterales levemente divergentes en vista ventral, a semejanza de *Thrichomys*, y a diferencia de lo observado en los extintos *Pampamys* y "*E.*" *parodii*, en los que los márgenes son paralelos. En *Eumysops* el ancho de los forámenes incisivos modifica la forma ventral del rostro y provoca que los bordes del mismo sean divergentes. En vista lateral, el borde inferior del diastema y el superior de los nasales son rectos y subparalelos. La fosa rostral, área de origen del m. masetero medial anterior, es corta, está ligeramente marcada y es mayormente dorsal al alvéolo de los incisivos como en el resto de los equímidos. En el borde anterior del rostro los premaxilares forman una cresta conspicua, dorsal al extremo extra-alveolar de los incisivos. Esta cresta es recta, semejante a la observada en *Euryzygomatomys* y diferente de la de otros equímidos (e.g. *Thrichomys* e *Isothrix*) en donde es oblicua anterodorsalmente. Los nasales son largos; en vista dorsal, forman una punta en la línea media anterior y sus bordes laterales son paralelos, a diferencia de los "equiminos" y los "dactilominos". En vista lateral los nasales de *Eumysops* están extendidos hacia delante, sin sobrepasar el borde anterior de los incisivos, como en *Thrichomys*; en *Euryzygomatomys* y *Clyomys* son más cortos, mientras que en *Trinomys* y *Proechimys* son más largos y forman un "tubo" en la porción anterior del rostro que sobrepasa el borde anterior de los incisivos. El extremo posterior de los nasales se ubica ligeramente por delante o al mismo nivel que los premaxilares. En vista ventral, el foramen interpremaxilar es estrecho y alargado, y su tamaño varía entre las especies del género pero siempre está presente; en esto se diferencia de los "equiminos" y "dactilominos", en los que estos forámenes son muy reducidos. Los forámenes incisivos son muy grandes, proporcionalmente mucho mayores que en *Pampamys* y los equímidos vivos; su forma es variable, ovalada a subromboidal, y son notablemente más amplios en su parte media que en los extremos. El septo premaxilar es largo y angosto; puede estar formado exclusivamente por el premaxilar o puede participar el vómer o el maxilar en su porción posterior, una variabilidad similar en su composición es observada en otros géneros de "eumisopinos" (e.g. *Thrichomys*, *Proechimys*; Patton, 1987; Lara y Patton, 2000). La fosa maxilar ocupa un espacio reducido debido a la amplitud de los forámenes incisivos; en algunas especies de *Eumysops* se insinúa una cresta que la limita medialmente, como en los equímidos vivos revisados. La sutura premaxilo-maxilar está al nivel de la parte media o anterior del foramen incisivo. Lateralmente, la sutura describe un semicírculo, convexo anteriormente como en la mayoría de los equímidos vivos. La sutura premaxilo-nasal es recta. En vista dorsal, el proceso ascendente del premaxilar es estrecho,

aunque hacia atrás se ensancha ligeramente. Los márgenes laterales de los nasales son subparalelos

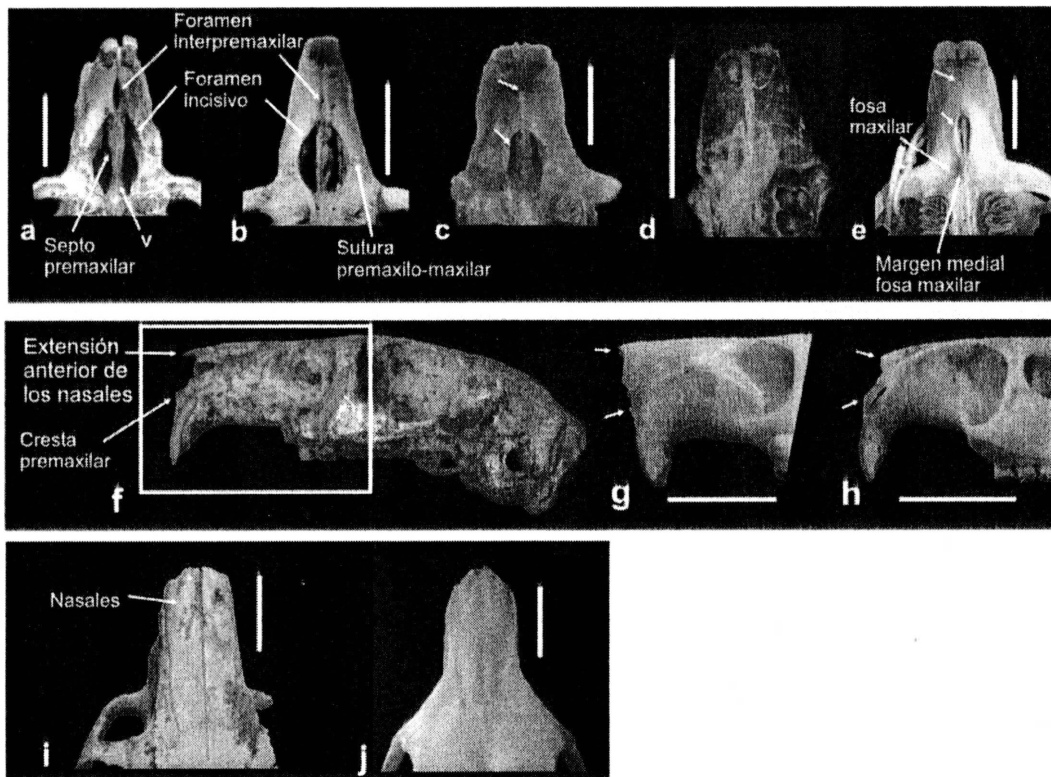


Figura 13. Región rostral; a-e, vista ventral; f-h, vista lateral; i-j, vista dorsal; a, b, f, i. *Eumysops*; c. "*E.*" *parodii*; d. *Pamparamys*; e. *Kannabateomys*; g. *Trinomys*; h. *Euryzygomatomys*; j. *Dactylomys*. V, vómer. Nótense la variación en la morfología ventral anterior del rostro y forámenes (a-e), posición relativa de los extremos del nasal y premaxilar (f-h), y forma de los nasales (i-j). Ver texto para una descripción de los rasgos. Escala: 1 cm.

*Región cigomática* (Fig. 14).- Los arcos cigomáticos en vista ventral son más arqueados que en el resto de los equímidos analizados; la distancia bicigomática máxima se encuentra algo por detrás de la parte media de la región orbital como en la mayoría de los equímidos vivientes. La barra anteorbitaria tiene un ancho variable; está integrada mayormente por el maxilar y posteroventralmente por el yugal como en los "eumisopinos" vivientes, y a diferencia de "equiminos-dactilominos", en los que sólo la integra el maxilar. La sutura entre estos dos huesos se hace horizontal en la zona posterior de la barra anteorbitaria. El yugal se hace marcadamente más alto en su extremo anterior, mientras que en los restantes géneros mantiene esencialmente su ancho (*Thrichomys*, *Trinomys*, *Proechimys*, *Clyomys*, *Euryzygomatomys*), o aún se estrecha hacia delante (*Dactylomys*, *Echimys*). La raíz cigomática anterior tiene aproximadamente el mismo ancho que alto, a diferencia de *Proechimys*, *Trinomys* y los "equiminos-dactilominos", en los que es más ancha que alta. El margen posterior de la raíz se encuentra al nivel de la porción media

anterior del DP4. Ventralmente, la tuberosidad masetérica está ligeramente marcada como en *Thrichomys* y *Proechimys* y es circular o alargada transversalmente. En la porción dorsal de la raíz cigomática anterior, un foramen pequeño y redondeado está presente en algunos materiales de *Eumysops* del Montehermosense, en "*E.* *parodii*", *Euryzygomatomys*, *Proechimys*, *Kannabateomys*, *Phyllomys*, *Mesomys*, *Myocastor* y *Dactylomys*; también está presente en algunos Octodontidae, en *Capromys* (Capromyidae) y en *Coendu* (Erethizontidae). La fosa yugal, donde se origina el m. masetero posterior, está bien desarrollada como en *Thrichomys* e *Isothrix* y se ubica mayormente en el yugal o abarcando también una pequeña porción del maxilar. La apófisis paraorbitaria está bien desarrollada y es muy posterior como en *Thrichomys*, ya que se encuentra al nivel de la parte anterior de la fosa glenoidea o un poco por adelante, según la especie (ver 3.2). Puede estar conformada mayormente por el yugal, por la porción cigomática del escamoso, o por ambos huesos. El proceso yugal inferior está ubicado, según la especie (ver 3.2), en la porción media o media posterior del arco cigomático; esto es, bastante anteriormente a la apófisis paraorbitaria o cercana a ésta, a diferencia de *Clyomys* y *Euryzygomatomys* en donde se ubica por detrás de esta última. Puede ser subtriangular o estar dirigida hacia atrás. Esta última disposición genera un borde inferior recto del cigoma.

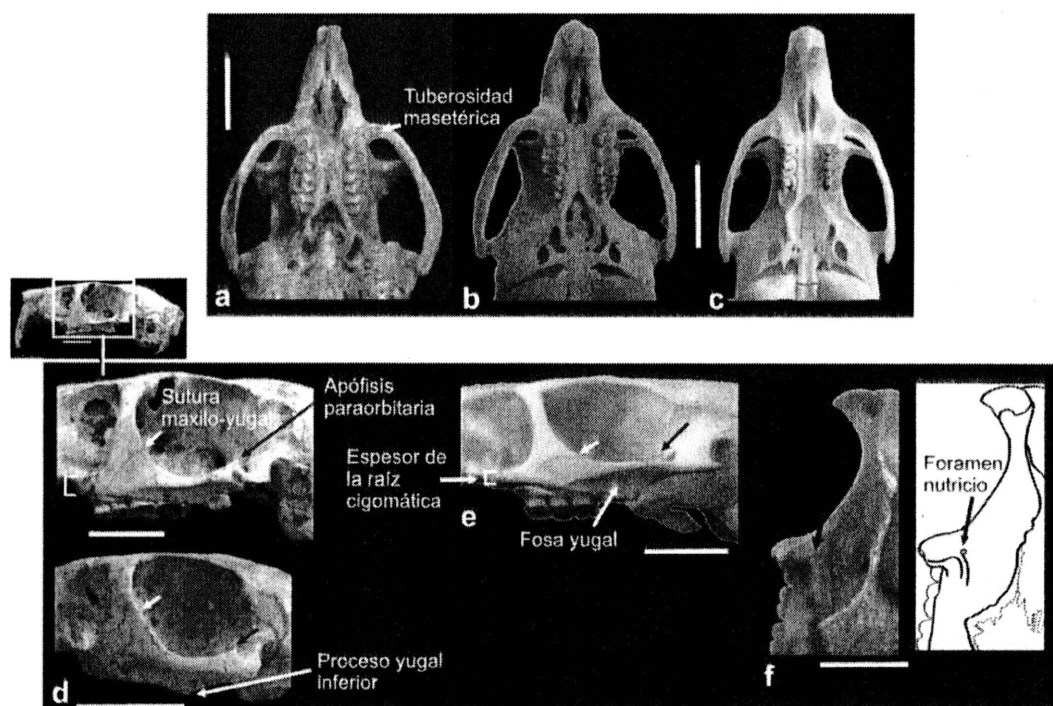


Figura 14. Región cigomática; a-c, vista ventral; d-e, detalle vista lateral; f, detalle vista dorsal; a, d. *Eumysops*; b. *Thrichomys*; c, e. *Proechimys*; f. "*E.* *parodii*". Nótese la variación en el ancho bicigomático (a-c), y en la morfología del arco cigomático (d-f). Ver texto para una descripción de los rasgos. Escala: 1 cm.

*Región orbital* (Fig. 15).- La morfología de la región orbital varía con el grado de hipsodoncia de los molares porque sus alvéolos “invaden” esta zona. En la porción anterior de esta región se ubican los forámenes lacrimal, el de exposición del canal nasolacrimal, esfenopalatino y accesorio, los que varían en forma, tamaño y posición de una especie a otra. El de mayor tamaño es el foramen esfenopalatino, que es alargado y puede estar dispuesto vertical u oblicuamente y se ubica enteramente en el maxilar como en *Proechimys*. En algunos casos puede estar en una hendidura, donde queda incluido el foramen accesorio en una posición anteroventral, semejante a lo que ocurre en *Trinomys* y *Proechimys*. El foramen de exposición del canal nasolacrimal es dorsal o anterodorsal al foramen esfenopalatino tal como ocurre en el resto de los equímidos analizados. El proceso facial del lacrimal es subtriangular y el proceso orbital es de tamaño y largo variable según la especie; forma una lámina ligeramente cóncava que desciende hasta el foramen lacrimal, conformando la porción dorsal ("first part" *sensu* Hill, 1935:123) del canal nasolacrimal, la cual, al menos en parte, es cóncava. Esta porción es plana en *Proechimys* y *Trinomys*. El foramen lacrimal está ubicado en la mitad dorsal de la órbita, como en el resto de los equímidos analizados. El foramen etmoideo es redondeado, y ventralmente puede o no tener asociada una zona no osificada a través de la cual puede verse parte de etmoturbinales (Verzi, 1994). Esta zona no osificada forma una fenestra posterior al foramen esfenopalatino; estas dos estructuras están separadas en *Eumysops*, de manera semejante a *Isothrix*, mientras que en *Thrichomys*, *Clyomys* y *Euryzygomatomys* son continuas. Posteriormente, la órbita finaliza al nivel de la sutura entre el frontal y el escamosal, en donde se desarrolla una apófisis postorbitaria escamosal. Esta apófisis es pequeña y se encuentra dorsalmente a la parte media de la fosa glenoidea, semejante a lo observado en los demás equímidos, excepto *Myocastor* en donde es levemente anterior. La cavidad orbitaria es más posterior que en *Thrichomys*, *Proechimys*, *Trinomys*, *Clyomys*, *Euryzygomatomys*, *Echimys*, *Dactylomys* y el extinto *Pampamys*; la barra anterorbitaria se encuentra al nivel del M1 o M2, como en *Myocastor* y *Paramyocastor*. Posterodorsalmente a la cavidad orbitaria, los frontales tienen el borde orbital externo ligeramente cóncavo, semejante a lo que se observa en *Isothrix* y a diferencia del resto de los equímidos vivientes.

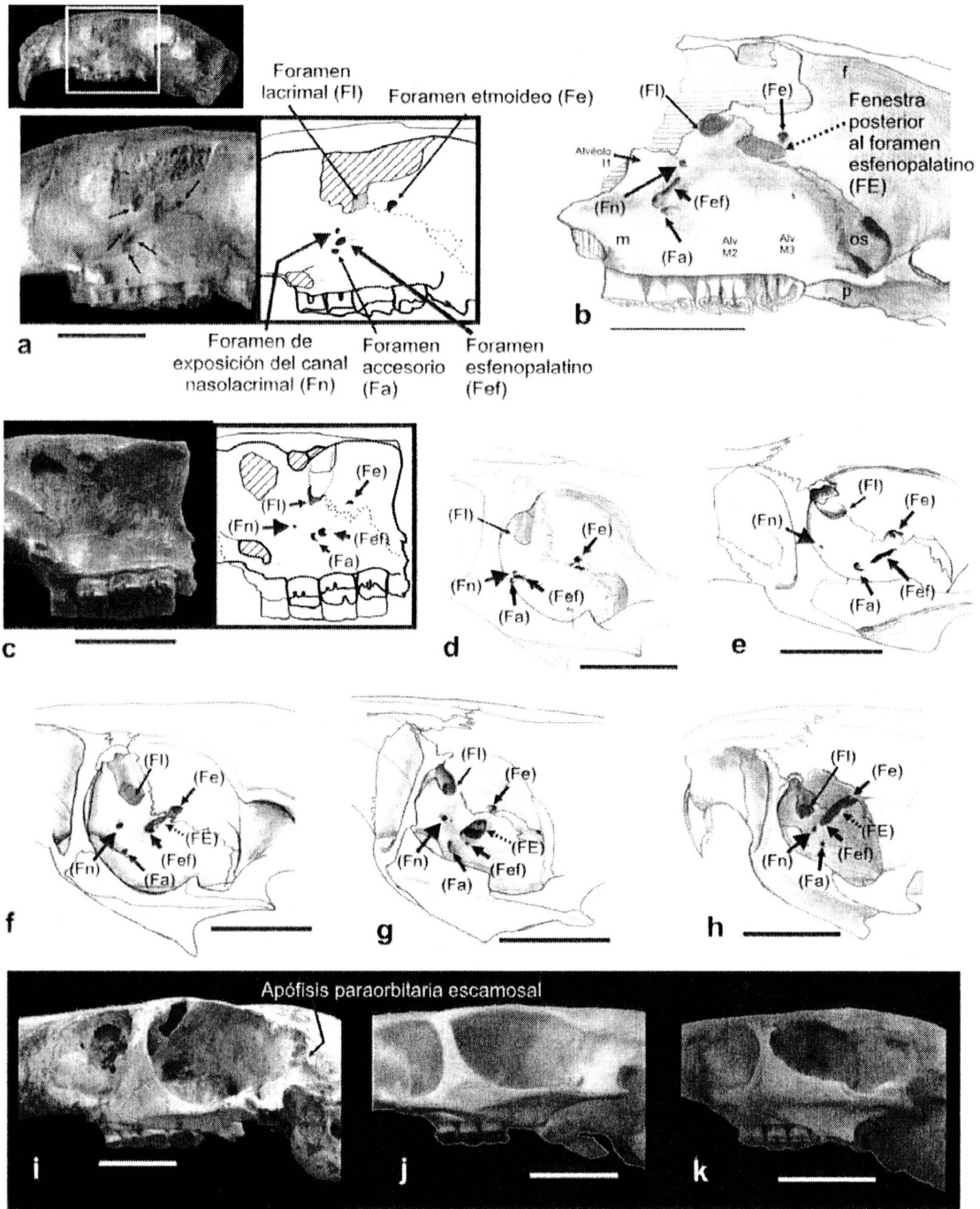


Figura 15. Región orbital; a-c, i-k, vista lateral; d-h, vista posterolateral; a, b, i. *Eumysops*; c. "*E.* *parodii*"; d-j. *Proechimys*; e. *Trinomys*; f. *Thrichomys*; g, k. *Clyomys*; h. *Euryzygomatomys*. Nótese la variación en la disposición de los forámenes en la región orbitaria (a-h), y el tamaño relativo de la cavidad orbitaria (i-k). Ver texto para una descripción de los rasgos. Escala: 1 cm.

*Región basicraneana* (Fig. 16).- La fosa pterigoidea es semicircular y amplia, y el canal aliesfenoides es corto como en la mayoría de los equímidos. Laterolabialmente a este se encuentran los forámenes masticatorio, buccinador, y posteriormente el oval; la posición relativa de estos forámenes varía entre las especies que integran el género, de manera

semejante a lo observado en otros equímidos (ver 3.2). El foramen lacerado tiene forma subtriangular como en *Proechimys* y *Thrichomys*. Las bulas auditivas son redondeadas en vista lateral y ligeramente alargadas en vista ventral; de menor tamaño que las de *Clyomys*, *Thrichomys* y el peculiar *Trinomys yonenagae* (ver Rocha, 1995: 547), pero mayores que las de *Proechimys*, *Trinomys dimidiatus*, *Euryzygomatomys*, los "equiminos-dactilominos" y *Myocastor*, los cuales poseen bulas subovales. No existe receso epitimpánico visible externamente, o este es muy pequeño. El meato acústico externo (MAE) forma un tubo corto que está más desarrollado en las porciones anterior y ventral, interrumpiéndose posterodorsalmente como en el resto de los equímidos. Dorsalmente o anterodorsalmente se encuentra el foramen postglenoideo, ubicado en algunos casos en un canal como en *Thrichomys*, *Trinomys*, *Proechimys*, *Clyomys*, *Euryzygomatomys* e *Isotrrix*. Ventralmente al MAE se encuentra el foramen accesorio del meato acústico externo (Verzi, 1994), que es pequeño y redondeado, como en el resto de los equímidos, excepto *Euryzygomatomys* en donde es de mayor tamaño. Ventralmente, las vacuidades esfenopalatinas están bien desarrolladas como en *Thrichomys*, *Clyomys*, *Euryzygomatomys*, *Mesomys*, *Carterodon*; aunque en *Eumysops* son proporcionalmente más pequeñas.

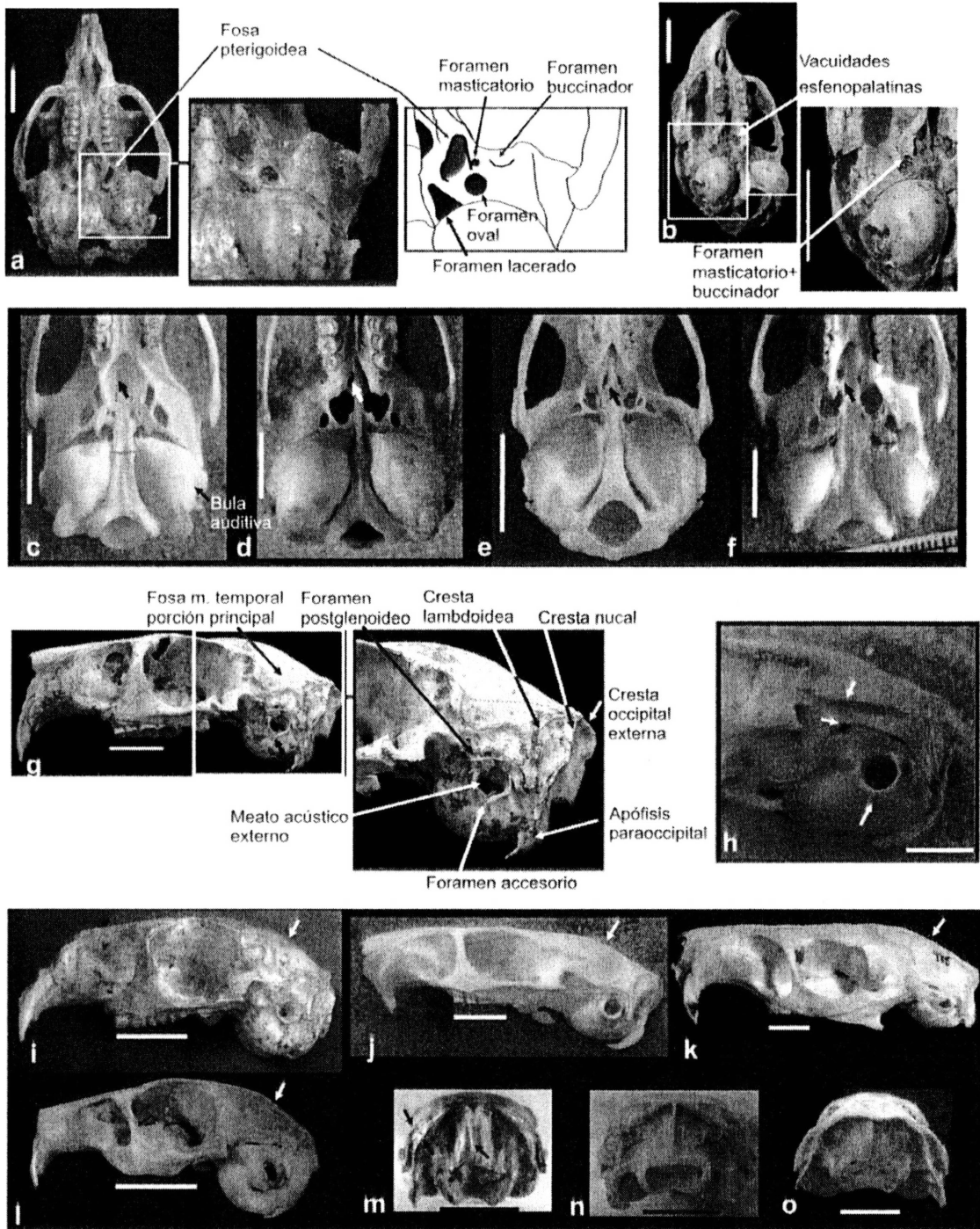


Figura 16. Región basicraneana y bóveda craneana; a-f, vista ventral (o ventrolateral); g-l, vista lateral; m-o, vista posterior; a, b, g, i. *Eumysops*; c, j. *Proechimys*; d. *Clyomys*; e. *T. yonenagae*; f. *T. dimidiatus*; h, n. *Thrichomys*; k, o. *Dactylomys*; i. *Microcavia*. Compárese el tamaño de la bula en a-f, la flexión de la bóveda craneana (i-l), y la morfología de las crestas en la región occipital (m-o). Ver texto para una descripción de los rasgos. Escala: 1 cm.

**Bóveda craneana** (Fig. 16).- El cráneo es arqueado en su porción posterior, porque los parietales son fuertemente descendentes a partir de la sutura con los frontales, y están acortados posteriormente en comparación con los de los equímidos vivos de hábito

epigeo. Dicho arqueamiento genera una bóveda craneana de aspecto redondeado. Como consecuencia del fuerte arqueamiento, las bulas auditivas se ubican por debajo del nivel de las series dentarias. En los "eumisopinos" *Thrichomys*, *Proechimys* y *Trinomys*, en el "dactilomino" *Dactylomys* y en los "equiminos" *Isothrix*, *Diplomys* (Leite, 2003: fig. 19, D) y *Santamartamys* (Emmons, 2005: fig. 18) el arqueamiento está acompañado por parietales marcadamente alargados. En *Eumysops*, la región postdentaria está marcadamente acortada. La porción posterior del cráneo, entre el extremo posterior de la fosa glenoidea y el occipucio, es aproximadamente igual a la longitud del diastema. En *Thrichomys*, *Proechimys*, *Trinomys*, *Clyomys*, *Euryzygomatomys*, *Echimys* y *Dactylomys*, la porción posterior del cráneo es más larga, de mayor longitud que el diastema. En *Myocastor*, la región postdentaria es corta (de menor longitud que el diastema) pero sin el marcado arqueamiento característico de *Eumysops*. El marcado arqueamiento y acortamiento posterior del cráneo de *Eumysops* es semejante al que ocurre en los Caviidae *Cavia* y *Microcavia*. Posteriormente, sobre los parietales y con una inclinación lateromedial, se encuentra insinuada la fosa para el m. temporal (principal), poco desarrollada en *Eumysops* en comparación con los "equiminos" y "dactilominos". La cresta lambdoidea está ligeramente más marcada en *Eumysops* con respecto al resto de los equímidos analizados y se interrumpe en la línea media como en éstos. La cresta nucal está moderadamente marcada; se desarrolla más claramente sobre las apófisis paraoccipitales, a ambos lados del cráneo, y dorsalmente contacta con la cresta lambdoidea por detrás de la sutura parieto-occipital. La cresta occipital externa es larga como en los "eumisopinos" vivientes y marcadamente diferente de "equiminos" y "dactilominos", en donde es muy corta. El foramen magnum está orientado posteroventralmente y es cuadrangular. Posteriormente, la apófisis paraoccipital se apoya en la bula solo en su origen; luego se hace vertical y la sobrepasa terminando en una punta aguda dirigida anteriormente. El desarrollo del extremo libre de esta apófisis es menor que en *Myocastor*, pero mayor que en el resto de los equímidos vivientes, en donde son cortas o largas pero siempre curvas rodeando el borde inferior de las bulas. La extensión lateral del supraoccipital en la región auditiva tiene aspecto inflado y es más corta que en el resto de los equímidos, excepto *Thrichomys*; llega al nivel de la parte media inferior del MAE. La apófisis posterior del escamoso es alargada; se ensancha dorsoventralmente, cerca de la sutura escamoso-supraoccipital, y su borde dorsal es marcadamente sigmoideo, semejante a lo observado en *Proechimys*. La distancia entre el MAE y la extensión lateral del supraoccipital es muy

pequeña, y el foramen estilomastoideo a veces queda prácticamente cubierto por esta última como en *Euryzygomatomys* y *Trinomys*.

**Región palatal.**- El puente palatal, conformado por el maxilar y el palatino, es un poco más angosto anterior que posteriormente. En algunas especies de *Eumysops* (ver 3.2) existen dos forámenes redondeados en la parte anterior de la porción maxilar, presentes también en *Thrichomys*. El palatino llega al nivel de la parte anterior del M2, y en la porción anterior de éste, o en el maxilar, se encuentra un par de forámenes palatinos; en algunos materiales se observaron dos pares de forámenes, uno sobre el palatino y otro sobre el maxilar. La fosa mesopterigoidea no sobrepasa el M3, como en *Thrichomys*.

**Mandíbula** (Fig. 17).- Grácil. El diastema es más largo que en los restantes equímidos analizados, y describe una concavidad moderadamente profunda por delante del dp4 como en *Pampamys* (Verzi *et al.*, 1995). El cóndilo mandibular es bajo; se encuentra por debajo o levemente por encima del nivel oclusal de la serie molar; esto es diferente de los restantes equímidos vivientes y fósiles analizados, en donde el cóndilo se encuentra marcadamente por encima del nivel oclusal de la serie molar. El proceso postcondíleo es amplio, saliente, y en vista posterior su extremo se orienta ventrolateralmente como en *Clyomys*; en *Thrichomys*, *Proechimys* y *Euryzygomatomys* está moderadamente lateralizado, y en los restantes géneros es subvertical. El proceso coronoides tiene la misma altura que el cóndilo y su extremo se dirige hacia atrás; se ubica posterolabialmente al m3 como en *Proechimys* y *Thrichomys*; en *Clyomys*, *Euryzygomatomys*, *Trinomys*, y los géneros de “equiminos-dactilominos” se ubica labialmente al m3 o aún al m2. La muesca masetérica para la inserción del tendón del m. masetero medial anterior se ubica al nivel del m1 como en *Proechimys* y *Thrichomys*, y su borde ventral es continuo con la cresta masetérica como en el resto de los equímidos analizados. La fosa masetérica se origina al nivel de la mitad del m2, es relativamente amplia y conserva la misma profundidad en toda su extensión. La histicognatía es menor que la que se observa en *Pampamys*, y semejante a la observada en *Thrichomys*. El borde externo de la cresta masetérica se curva dorsalmente como en *Pampamys*, *Thrichomys* y *Proechimys*.

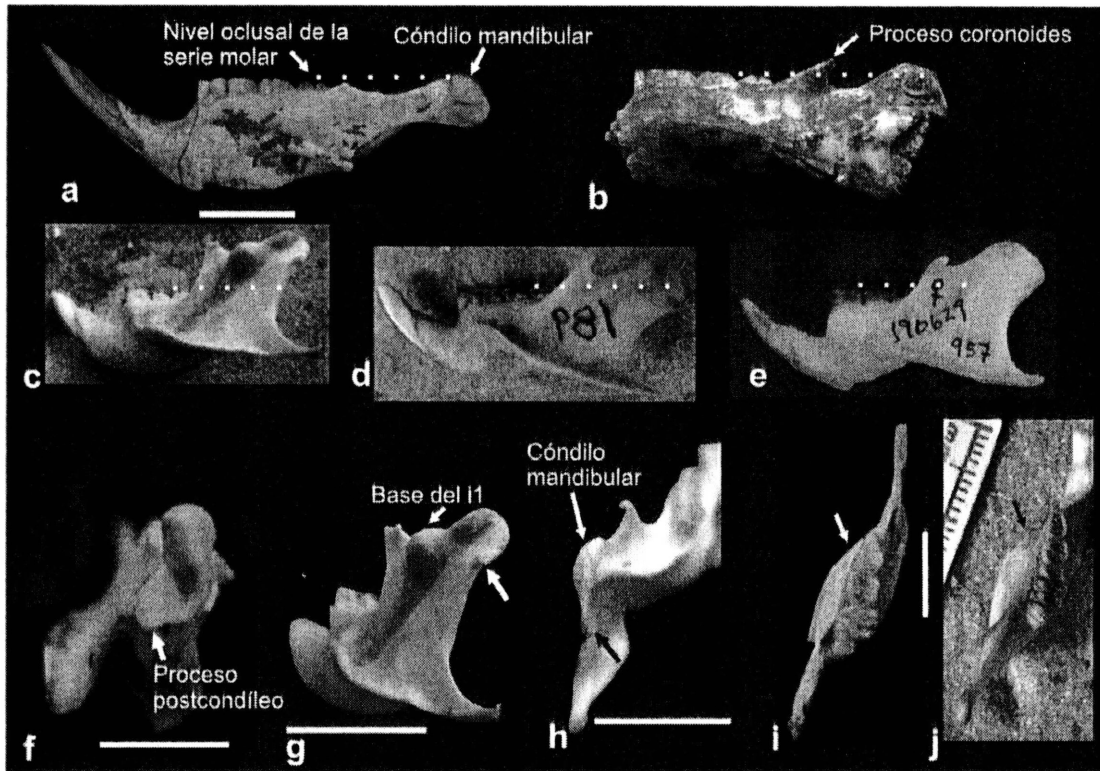


Figura 17. Mandíbula; a-e, vista lateral; f-h, vista posterior; i-j, vista dorsal; a, b, f, i. *Eumysops*; c. g. *Clyomys*; d, j. *Thrichomys*; e. *Isotrix*; h. *Proechimys*. Compárese la altura relativa del cóndilo (a-e), y la morfología postcondílea (f-h). Ver texto para una descripción de los rasgos. Escala: 1 cm.

**Serie dentaria** (Fig. 18).- Los molariformes son protohipsodontes. Los superiores poseen diferentes grados de hipsodoncia unilateral según las especies (ver 3.2); a consecuencia de esto la superficie oclusal tiene una orientación ventromedial, con un ángulo más pronunciado en M2-3. Las series dentarias son levemente convergentes. Los molariformes superiores son pentalofoodontes y con la cara oclusal de contorno subcuadrangular en los juveniles y redondeado en los adultos. El esmalte es marcadamente más grueso en el margen anterolingual que en el labial. La existencia de cinco lofos se evidencia por un engrosamiento de la porción labial del último lofo, producido por la unión del meta- y posterolofo. Esto mismo ocurre en los "eumisopinos" *Proechimys*, *Trinomys dimidiatus*, *Hoplomys* y *Mesomys*, en *Myocastor* y en el extinto *Paramyocastor*. El tamaño de los molares se incrementa del DP4 al M2; el M3 es de tamaño variable en el género, pudiendo ser de igual tamaño que el M2 o más pequeño que éste. Se observa, al igual que en *Pampamys*, un marcado defasaje en el cierre del hipofléxido entre DP4-M1 y M2-3; en los equímidos vivientes analizados dicho defasaje no es tan marcado o directamente no se observa. El protolofo es marcadamente más ancho en el extremo labial que cerca del muro,

al igual que en ejemplares de *Thrichomys* y *Pampamys*. En los juveniles el proto-, meso-, y el lofo formado por meta+posterolofos son transversales al eje del molar; el anterolofos, en cambio, está inclinado anterolabialmente como en *Thrichomys*. En todos los molares, el hipoflexo se orienta hacia la cara anterior del molar, o hacia el paraflexo como en *Trinomys*, *Thrichomys*, *Clyomys*, *Euryzygomatomys* y *Pampamys*. El metaflexo es el primer flexo en cerrar, y el paraflexo es el segundo, como en *Thrichomys*, *Proechimys* y *Trinomys*. La cara oclusal de los molares inferiores poseen un contorno subcuadrangular; el dp4 es tetralofodonte; los m1-3 son trilofodontes, con el metalofúlido I marcadamente más ancho anteroposteriormente en su porción labial y con un “spur” en la porción medial del mesofléxido, como en *Thrichomys* y *Eumysopinae* sp. nov. (Vucetich y Verzi, 1996). En *Pampamys* el dp4 es pentalofofodonte y los m1-3 trilofodontes con un “spur” como en *Eumysops*. En los m1-3 de *Eumysops*, además del “spur” en la parte interna del mesofléxido, se observa, en algunos materiales, una pequeña columna externa a éste fléxido que a veces está unida al metalofúlido I. Este elemento de homología incierta puede ser el remanente del metalofúlido II o parte de la cresta posterior del paracónido. En vista oclusal, el fondo del hipofléxido es anterior al del metafléxido.

Los incisivos son finos y proodontes. Los superiores son más espesos que anchos, en proporción similar a la observada en *Trinomys*, *Proechimys* y *Thrichomys*. El bisel es marcadamente más largo que en los restantes equímidos vivientes, abarcando toda la porción extralveolar posterior del incisivo. *Eumysops* posee incisivos más proodontes que el resto de los equímidos estudiados; el promedio del ángulo de procumbencia es de 110°. El miocastorino extinto *Paramyocastor* parece tener también una marcada procumbencia, pero el estado del material no permite medirlo con precisión.

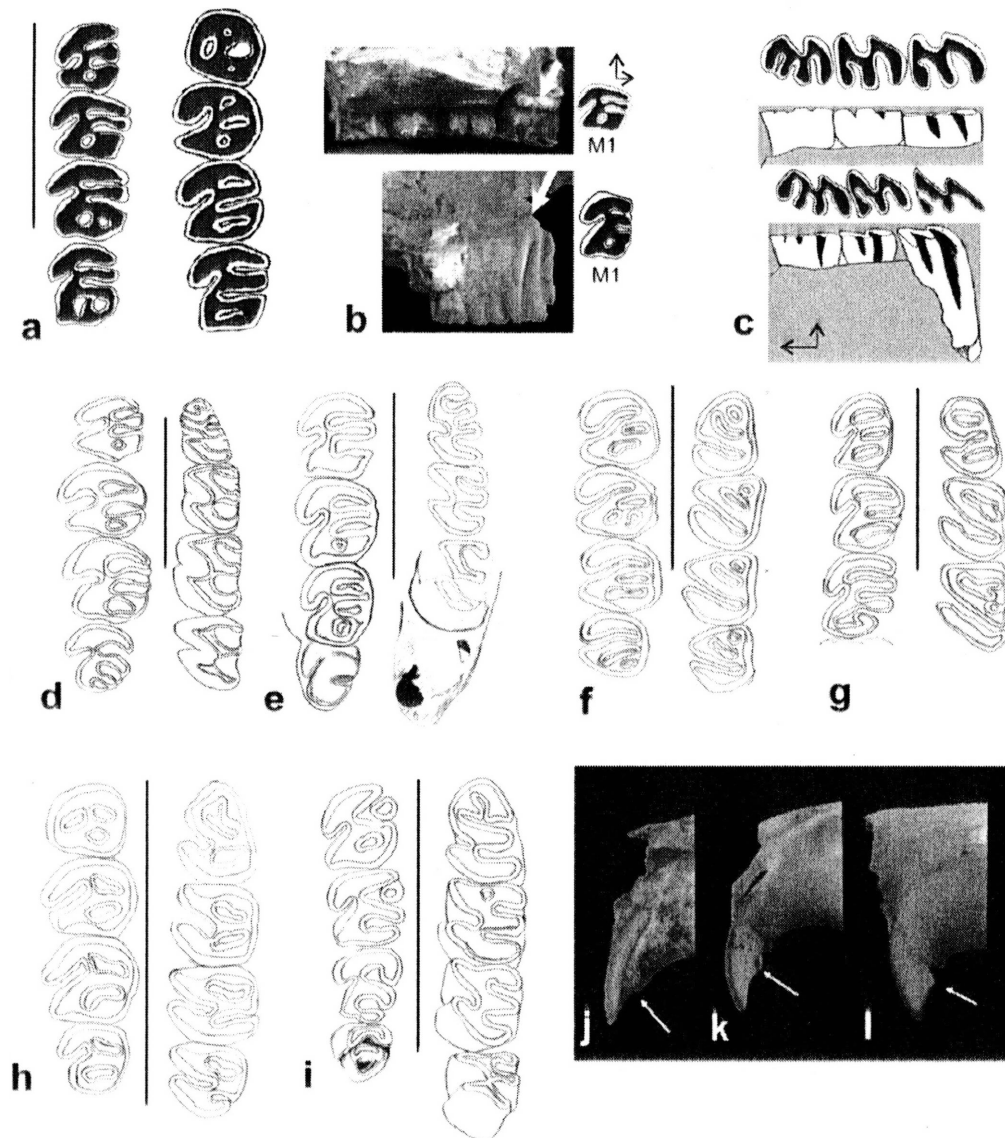


Figura 18. Series dentarias; a, vista oclusal de molares superiores izquierdos de *Eumysops*; b, vista lateral de los molares superiores izquierdos de *Eumysops* (arriba, DP4-M3; abajo, DP4-M2), compárese el grado de hipsodoncia; c, vista oclusal y lateral de molares inferiores derechos (dp4-m2) de *Eumysops*; d, serie superior izquierda e inferior derecha (invertida) de *Pampanys* (modificado de Verzi, *et al.* 1995); e, series superior e inferior izquierdas (dp4-m2) de *Thrichomys*; f, series superior e inferior izquierdas de *Trinomys*; g, series superior e inferior izquierdas (dp4-m2) de *Proechimys*; h, series superior e inferior izquierdas de *Clyomys*; i, series superior e inferior izquierdas de *Euryzygomatomys*; j-l, vista lateral de la porción anterior del rostro e II de *Eumysops* (j), *Clyomys* (k) y *Proechimys* (l), la flecha indica el extremo proximal del bisel. Ver texto para una descripción de los rasgos.

**Postcráneo.-** Parte del esqueleto postcraneano de *Eumysops* fue descrito originalmente a nivel de género por Horovitz (1991), en una tesina que permanece inédita. En el presente trabajo se describen nuevos materiales; se pone especial énfasis en los rasgos no mencionados por Horovitz (1991), y en su comparación con los presentes en equimidos vivos (*Proechimys*, *Trinomys dimidiatus*, *Trinomys yonenagae*, *Thrichomys*,

*Euryzygomatomys*, *Clyomys* y *Myocastor*) y otros caviomorfos con modos de vida y tipo de locomoción dispares. Por razones de preservación, la mayor parte de la información de la morfología postcraneana ha sido brindada por *Eumysops chapalmalensis* (véase pág. 73); de todos modos, parte de dichos rasgos pudo ser analizada también en el resto de las especies, a excepción de *E. formosus*, de la que no se conocen restos postcraneos.

*Esqueleto axial - vértebras -*

*Atlas* (MACN 101, MMP-M 403, MMP-M 4201; Figs. 19 y 20): el contorno del atlas en vista anterior es elíptico (Horovitz, 1991), como en los demás "eumisopinos" analizados, y diferente del de *Myocastor*, en el que es subtriangular. Las apófisis transversas, o alas del atlas, son amplias en *Eumysops* y de forma subcuadrangular como en *Proechimys*, *T. dimidiatus*, *Euryzygomatomys* y *Clyomys*; por el contrario, en *Myocastor* son subtriangulares y en *Thrichomys* son redondeadas y están menos desarrolladas que en los demás taxones mencionados. Las fosas glenoideas son amplias y semejantes a las de los restantes equímidos. El arco dorsal es semicircular, marcadamente diferente al del resto de los equímidos analizados en los cuales es recto. El turbéculo ventral está orientado más verticalmente que en *Proechimys*, *T. dimidiatus*, *Euryzygomatomys* y *Thrichomys*; en *Clyomys* y *Myocastor* se orienta posteroventralmente. El tubérculo dorsal está más desarrollado en *Eumysops* que en el resto de los equímidos analizados, excepto *Myocastor* en donde es muy prominente. Los forámenes intervertebral y alar del arco dorsal, así como alar y transversal del arco ventral (ubicados en una amplia fosa atloidea) son grandes, como en *Euryzygomatomys* y *Clyomys*.

*Axis* (MMP-M 403, MMP-M 4201; Figs. 19 y 20): es semejante al de los restantes "eumisopinos" vivientes analizados. En *Eumysops* la apófisis odontoidea es ligeramente más ancha; el cuerpo vertebral (preservado en MMP-M 4201) es proporcionalmente más estrecho que en *Proechimys* y *Myocastor*. La apófisis neural es laminar y según Horovitz, (1991) presenta el extremo bifido; sin embargo, esta característica es atribuible a que la epífisis está ausente. En *Proechimys*, *Clyomys* y *Myocastor* se observa un engrosamiento distal. En vista lateral, el borde dorsal de la apófisis se orienta en dirección posterodorsal, de manera semejante a *Euryzygomatomys* y *Clyomys*; en *Myocastor* es algo más vertical, mientras que en *Proechimys*, *T. dimidiatus* y *Thrichomys* este borde se dispone horizontalmente. El extremo distal de dicha apófisis se ubica al nivel de la porción posterior del arco dorsal de la vértebra C3, como en *Thrichomys*, *Clyomys* y *Myocastor*. El borde anterior de la apófisis neural es recto como en *Clyomys*; en los restantes equímidos analizados es moderadamente convexo. La postzigapófisis es amplia y se orienta

posterodorsalmente. Las apófisis transversas son largas, sobrepasan el extremo posterior de la postzigapófisis, y son amplias dorsoventralmente como en *Myocastor*. En las restantes especies son más cortas y estrechas, especialmente en *Proechimys*. El foramen transverso es grande como en las restantes especies analizadas.

*Vértebras cervicales C3 a C7* (MMP-M 403, MMP-M 4201; Figs. 19 y 20): el arco dorsal es moderadamente convexo y presenta una corta apófisis neural, como en el resto de los "eumisopinos". En *Myocastor* el arco dorsal es recto horizontalmente y con la apófisis neural más alta, ancha anteroposteriormente y con el extremo ligeramente redondeado. El arco dorsal de la C7 es más angosto que el de las otras vértebras cervicales, como en el resto de los "eumisopinos" analizados. Los forámenes transversos son amplios y los procesos transversos son más largos y anchos anteroposteriormente que en los restantes "eumisopinos". *T. dimidiatus* es el "eumisopino" con los procesos transversos más desarrollados. En la vértebra C5 de *Eumysops* existe una lámina ventral al proceso tranverso, dispuesta horizontalmente y de forma triangular, semejante a la que presentan *T. dimidiatus*, *Thrichomys* y *Euryzygomatomys*. En la C6, dicha lámina ventral tiene forma de yunque, se dispone verticalmente y es más amplia en dirección anteroposterior. Esta lámina está desarrollada en todos los "eumisopinos" analizados. En ella se inserta la porción posterior del músculo largo del cuello y se origina su porción anterior (Hatt, 1932: 692).

*Vértebras torácicas o dorsales T1 a T12* (MMP-M 403, MMP-M 4201; Figs. 19 y 20): las vértebras torácicas están conservadas en MMP-M 4201, aunque las T1-T3 sólo parcialmente; en el ejemplar MMP-M 403 se preservaron las T1-T3, T6 y T8 (Horovitz, 1991). La vértebra T1 posee una apófisis neural ligeramente más alta que la C7 (Horovitz, 1991). La apófisis neural de la T2 es diferente al resto, porque es marcadamente más larga que la de las vértebras cervicales anteriores y más ancha transversalmente que anteroposteriormente. La vértebra T3 está muy deteriorada en ambos especímenes. Las vértebras T5 a T8 poseen las laminapófisis (Filler, 1986), que en las T9 a T12 y en las vértebras lumbares forman meta- y anapófisis; esto es igual que en el resto de los equímidos analizados. Las apófisis neurales de las T4-T8 son largas e inclinadas posterodorsalmente, semejantes a las que presentan *Clyomys* y *T. dimidiatus*, más largas que las de *Proechimys*, *Euryzygomatomys* y *Thrichomys* y más cortas que las de *Myocastor*. La apófisis neural de T9 no se preserva; la de la T10 está ligeramente inclinada anterodorsalmente; es corta y ancha anteroposteriormente como en el resto de los "eumisopinos" analizados; en *Myocastor*, en cambio, es larga y angosta. Las T11-T12 son

más grandes que las anteriores y tienen meta- y anapófisis bien definidas; su apófisis neural no se preserva, pero su base indica que estaban orientadas anteriormente como en el resto de los "eumisopinos" analizados. *Eumysops* posee 12 vértebras torácicas al igual que *T. dimidiatus*; de las restantes especies analizadas, *Myocastor*, *Proechimys*, *Clyomys* y *Euryzygomatomys* poseen 13 vértebras, mientras que *Thrichomys* mostró un número variable (12 en MN46896 y 13 en MN61659, MN34406; ver 5.2.2.1).

*Vértebras lumbares L1 a L7* (MMP-M 403, MMP-M 4201; Figs. 19 y 20): el número de vértebras lumbares en *Eumysops* es de siete, como en *T. dimidiatus*, *Proechimys* y *Thrichomys*; en *Euryzygomatomys*, *Clyomys* y *Myocastor* es de seis. En el ejemplar de *Eumysops* MMP-M 403 se preservaron parcialmente las vértebras L4-7 (Horovitz, 1991) y en MMP-M 4201, las L1-5. El desarrollo de las apófisis transversas aumenta en sentido posterior. Esta apófisis sólo se preserva completa en L3, donde es más angosta que en el resto de los equímidos analizados. Las metapófisis son más altas que en *Proechimys* y las anapófisis son más salientes transversalmente que en el resto de los equímidos. Las apófisis neurales se preservaron sólo en las L3 y L6-7; en éstas son largas y dirigidas anterodorsalmente, más bajas en las primeras, y más alta, robusta y vertical en la L7 (Horovitz, 1991); en el resto de los equímidos analizados son de largo similar. En la última lumbar no hay anapófisis y el cuerpo vertebral es más corto que en las vértebras lumbares anteriores, a semejanza del resto de los equímidos analizados (ver 5.2.2.1).

*Sacro S1 a S3 (?)* (MMP-M 4201, MMP-M 4172, MACN 5798; Figs. 19 y 20): la primera vértebra sacra se preserva en los ejemplares MMP-M 4201 y MACN 5798; lamentablemente, el mismo elemento perteneciente al MMP-M 403 ya no se encuentra asociado a dicho material (ver Horovitz, 1991).

En los "eumisopinos" vivientes analizados, las apófisis neurales se inclinan anterodorsalmente y están fusionadas entre sí formando una cresta neural; en *Myocastor* están sólo parcialmente separadas. Asimismo, las apófisis transversas están totalmente fusionadas en los equímidos vivientes estudiados. En *Eumysops*, la vértebra S1 (preservada en los ejemplares adultos MMP 4201 y MACN 5798) posee una apófisis neural vertical y completamente aislada, sin ninguna indicación de fusión con la de la S2 (Horovitz, 1991). Las apófisis transversas de esta vértebra muestran un área de contacto posterior con la S2, pero no existen indicios de que haya existido fusión en el punto de contacto entre estas vértebras. En el ejemplar juvenil MMP-M 4172 se conservan las dos últimas vértebras sacras, en las cuales se preservan las amplias apófisis transversas en

contacto, aunque no fusionadas, y las apófisis neurales separadas y dispuestas verticalmente.

No se puede precisar cuántas vértebras conformaban el sacro de *Eumysops*, pero de acuerdo a las proporciones de la pelvis es muy probable que hayan sido tres. En el resto de los equímidos analizados el número de vértebras que integran el sacro es variable: S1-3 en *Proechimys*, *T. dimidiatus* y *Thrichomys*, S1-4 en *Euryzygomatomys* y *Myocastor* y S1-5 en *Clyomys* (ver 5.2.2.1).

*Vértebras caudales, Ca1 a Ca10 (?)* (MMP-M 4172, MACN 100; Figs. 19 y 20): En el ejemplar MMP-M 4172 se conservan diez vértebras caudales. Seis de ellas poseen metapófisis desarrolladas que indican que estas vértebras corresponderían a la porción anterior de la cola. Estas metapófisis forman una lámina relativamente estrecha y poco saliente, como en *Euryzygomatomys* y *Myocastor*; en *Proechimys*, *T. dimidiatus* y *Thrichomys*, éstas son más conspicuas y más amplias anteroposteriormente. Las apófisis neurales son cortas y anchas anteroposteriormente y las transversas son cuadrangulares, cortas, y anchas anteroposteriormente. Las cuatro vértebras restantes son más simples; articulan sólo a nivel de los cuerpos vertebrales, y sus apófisis neurales, transversas, y metapófisis están muy reducidas. Estas vértebras son ligeramente más largas que las anteriores. Las vértebras conservadas en este espécimen son proporcionalmente más cortas que las de los demás equímidos mencionados. El material MACN 100 conserva una vértebra caudal, que es semejante a Ca7 (?) de MMP 4172-M.

*Proechimys* y *T. dimidiatus* poseen 28 vértebras caudales y *Myocastor* posee 24. Por el estado de conservación de los materiales, no fue posible estimar el número de vértebras caudales en otras especies de equímidos (ver 5.2.2.1).

*Esterneón* (MMP 4201-M, MMP 4172-M): MMP 4201-M conserva el manubrio y dos esternebras, y el ejemplar juvenil MMP 4172-M, cuatro esternebras. El manubrio está compuesto por una porción proximal, subtrapezoidal y aplanada dorsoventralmente, y una porción distal angosta, alargada y comprimida lateralmente como en *Thrichomys*. Las esternebras son rectangulares y angostas como en *Thrichomys*, *Proechimys* y *T. dimidiatus*; *Euryzygomatomys* y *Clyomys* poseen tres esternebras más anchas que largas.

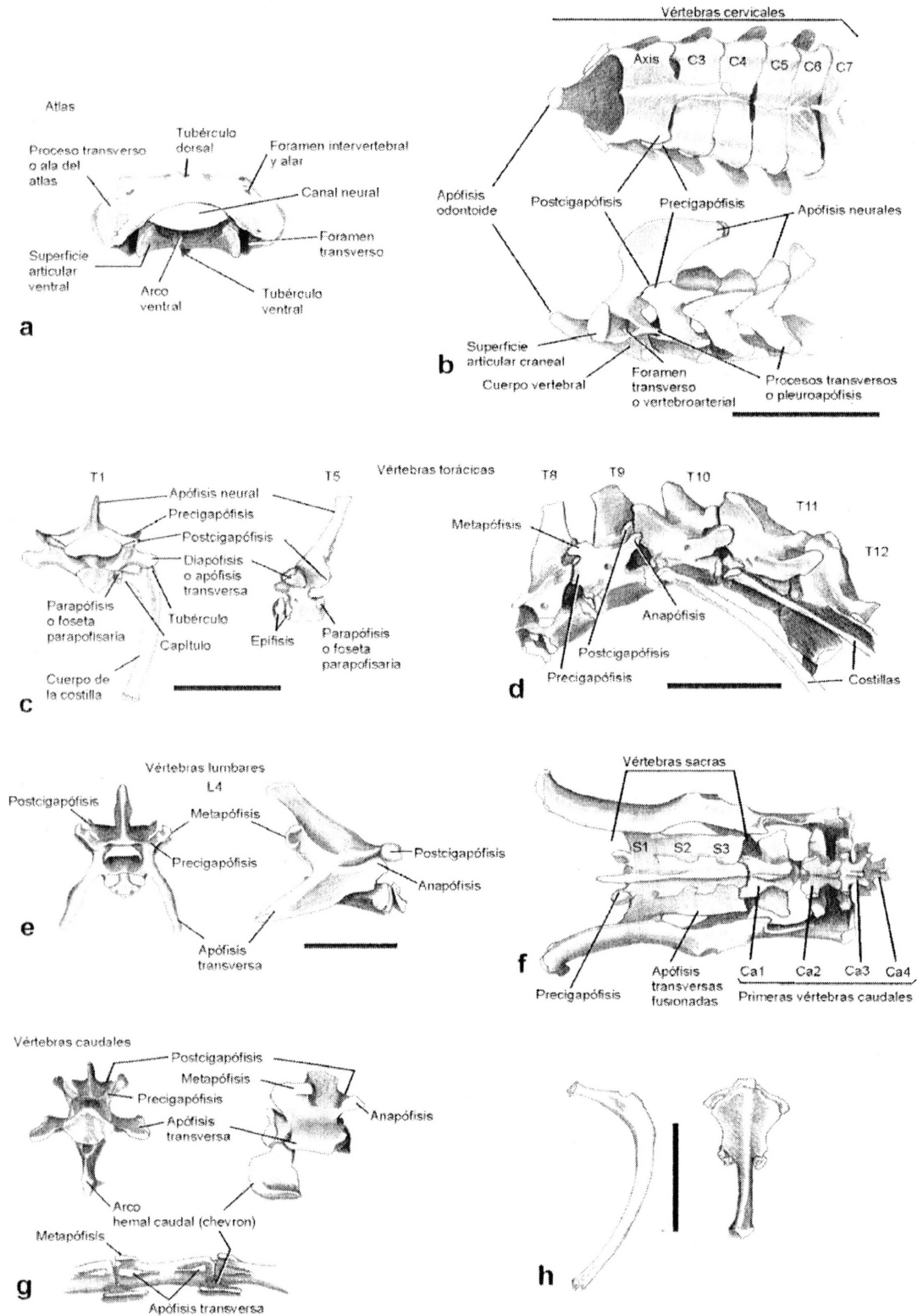


Figura 19. Rasgos anatómicos de vértebras, a. vista anterodorsal de atlas, b. vista dorsal y lateral de vértebras cervicales, incluyendo al axis, c. vista anterior y lateral de la primera y quinta vértebra torácica, respectivamente, d. vista lateral de la octava a duodécima vértebra torácica, e. vista anterior y lateral de la cuarta vértebra lumbar, e. vista dorsal de vértebras sacras y primeras caudales, g. vista anterior y lateral de vértebras caudales, h. vista anterior de costilla y ventral de manubrio del esternón. Los dibujos, realizados en cámara clara, corresponden al ejemplar UnB 190 de *Thrichomys apereoides*. Escala: 1 cm.

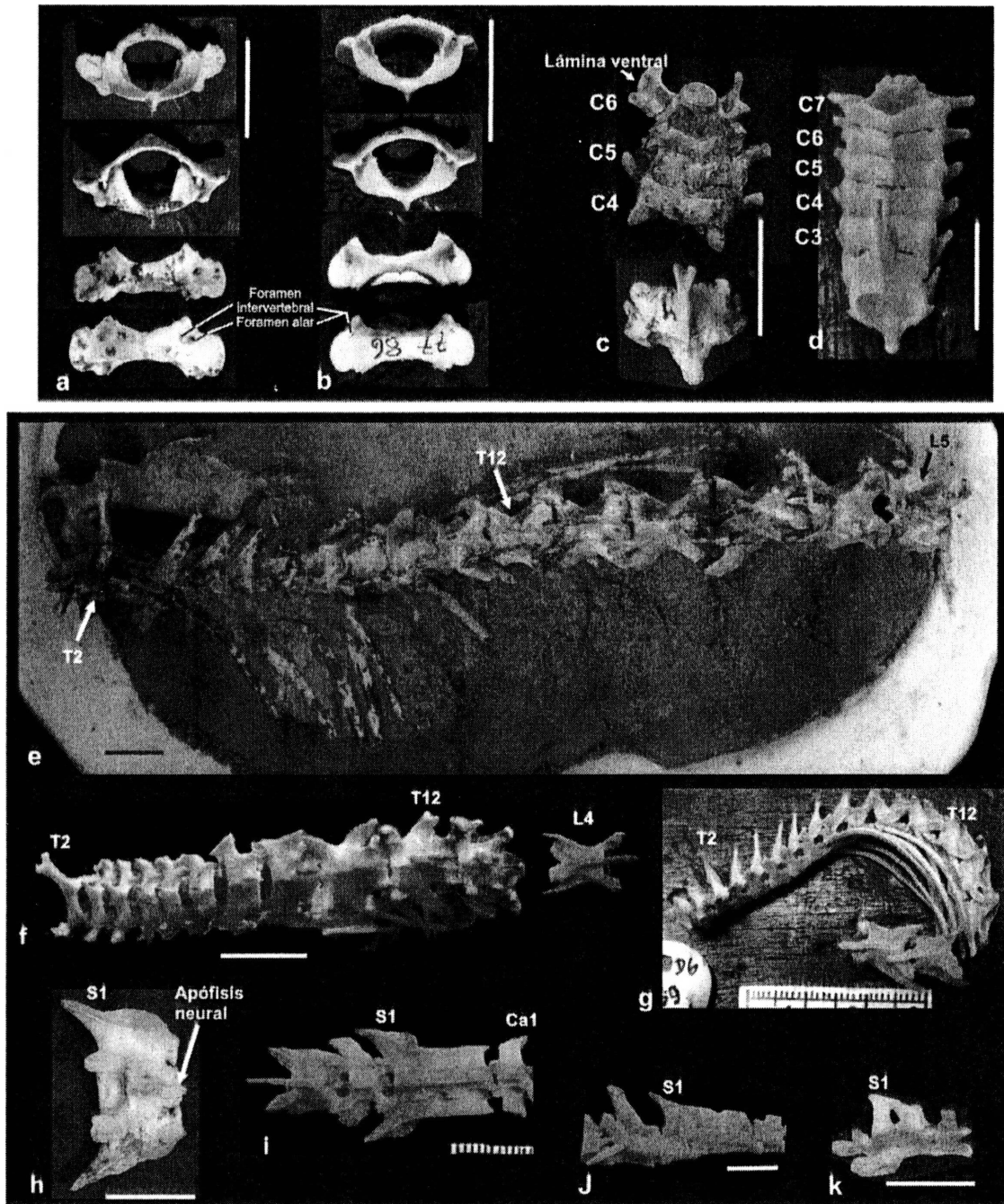


Figura 20. Vértex; a. atlas de *Eumysops* MMP 4102-M, b. atlas de *Proechimys*, en ambos casos en vista anterior, posterior, ventral y dorsal. (de arriba hacia abajo), c. vista dorsal de axis (abajo) y C4-C6 de *Eumysops* MMP 4102-M, d. vista dorsal de axis y C3-C7 de *Thrichomys*, e. vista dorsal de vértebras torácicas y lumbares de *Eumysops* MMP 4102-M, f-g. vista dorsal y lateral, respectivamente, de vértebras torácicas y lumbares de *Thrichomys*, h. vista dorsal de S1 de *Eumysops* MMP 4102-M, i. vista dorsal de vértebras sacras y Ca1 de *Thrichomys*, j-k. vista lateral de vértebras sacras de *Thrichomys* y *T. yonenagae*, respectivamente. Escala: 1 cm. Ver texto para una descripción de los rasgos.

*Esqueleto apendicular.-*

*Escápula* (MMP 4201-M, MMP 4172-M; Fig. 21 y 22): el ejemplar MMP 4201-M conserva el cuerpo de la escápula, pero carece de la espina, y en el MMP 4172-M sólo se preserva la porción proximal del cuerpo de la escápula. El material MACN 6076 carece de un resto de escápula asociado (ver Horovitz, 1991). La morfología de la escápula de *Eumysops* es propia de la de los octodontoideos (Morgan, 2008). Presenta el borde craneal marcadamente redondeado, el vertebral amplio y ligeramente oblicuo, con una pequeña proyección posterior, y el caudal recto. La cavidad glenoidea es ligeramente oval (Horovitz, 1991) y se asemeja a la que presenta *T. dimidiatus*. En las demás especies es oval, más larga anteroposteriormente. El proceso coracoides es angosto, largo y se curva moderadamente en sentido medial; es semejante al de *T. dimidiatus* y *Thrichomys*. En *Proechimys* es más corto y marcadamente curvo, prácticamente transversal al plano de la escápula; en *Clyomys* y *Euryzygomatomys* es marcadamente más ancho, especialmente en la base. La base de la espina es amplia en *Eumysops* y su morfología indica que la espina se habría orientado con un ángulo semejante al de *T. dimidiatus*. La fosa infraespinosa es ligeramente más ancha que la supraespinosa. La morfología del juvenil MMP 4172-M es similar a la descripta.

*Clavícula* (MMP 4201-M, MMP 4172-M; Fig. 21 y 22): la mitad proximal es recta y luego se curva posteriormente hasta contactar con la espina de la escápula. El extremo proximal es de sección oval y es la porción más espesa. El extremo distal, que contacta con la espina de la escápula, también tiene sección oval pero es más grácil. Esta morfología es semejante a la de los "eumisopinos" analizados.

*Miembro anterior.-*

*Húmero* (MACN 9989, MACN 10998, MMP 4201-M, MMP 4172-M, MMP 857-M, MACN 100, MMP 798-M; Fig. 21 y 22): el húmero se conserva prácticamente en su totalidad en los primeros cinco materiales listados, mientras que los restantes sólo conservan la porción distal. La cabeza del húmero es redondeada, aunque ligeramente más larga anteroposteriormente (Horovitz, 1991). La tuberosidad mayor es proporcionalmente más grande que la de los demás "eumisopinos" analizados y presenta una notable fosa para la inserción del m. infraespinoso, como en *Proechimys*, *T. dimidiatus*, *Euryzygomatomys* y *Clyomys*. El surco entre el trocánter mayor y el menor, o corredera bicipital, es más ancho que en los restantes "eumisopinos" analizados. En vista lateral es muy semejante al de *T. dimidiatus*. La cresta deltoidea forma una lámina de base ancha, poco saliente, y de borde curvo, dirigida hacia adelante, apenas inclinada lateralmente; en una de las especies el

extremo distal posee una punta aguzada como en *T. dimidiatus*. En este último caso la cresta está más distalizada. En los restantes equímidos analizados la orientación de la cresta es más marcadamente lateral. En *Euryzygomatomys* y *Clyomys* es muy prominente y con su base angosta. *Eumysops* presenta una cresta epicondilar lateral muy marcada como en los demás "eumisopinos" analizados, con una morfología y grado de desarrollo semejante a la de *T. dimidiatus*. La fosa olecraneana es profunda y está perforada como en *T. dimidiatus*, *Proechimys* y *Thrichomys*. MMP 857-M posee el epicóndilo medial de menor tamaño que en los demás húmeros analizados.

Los húmeros que se encontraron asociados con cráneos con un grado de desgaste dentario avanzado presentaron sus epífisis no fusionadas a la diáfisis, o sólo parcialmente. En general todos los huesos largos revisados tenían sus epífisis no fusionadas.

*Radio* (MACN 100, MMP 401-S, MMP 403-M, MMP 620-M, MMP 798-M, MMP 857-M, MMP 4201-M, MMP 4172-M; Fig. 21 y 22): la cabeza del radio tiene forma subrectangular. La faceta ulnar presenta un vértice marcado y la eminencia capitular está poco desarrollada, como en *Thrichomys* y *Proechimys*; en *Euryzygomatomys*, *Clyomys*, *Mesomys*, *Kannabateomys* y *Phyllomys* la faceta ulnar es redondeada. En *Myocastor* la cabeza del radio es más redondeada que en los demás equímidos analizados.

La diáfisis presenta una curvatura cóncava anteroposteriormente (Horovitz, 1991) por debajo del tubérculo bicipital, como en el resto de los equímidos analizados. Posteriormente presenta una ligera cresta y un surco entre la tuberosidad bicipital y la porción media de la diáfisis, como en los demás equímidos analizados. La sección transversal de la diáfisis es oval en las porciones proximal y media, y subtriangular en la distal (Horovitz, 1991). MACN 100 conserva el proceso estiloide, el cual es semejante al del resto de los equímidos analizados.

*Ulna* (MACN 100, MMP 401-S, MMP 403-M, MMP 620-M, MMP 798-M, MMP 857-M, MMP 4201-M, MMP 4172-M; Fig. 21 y 22): sólo en el material MMP 4201-M el proceso olecraneano se conserva completo. En *Eumysops* este proceso es marcadamente comprimido, ligeramente más largo que en los restantes "eumisopinos" y más corto que en *Myocastor*. Anteroposteriormente es más ancho que el resto de la ulna, como ocurre en *Proechimys* y *T. dimidiatus*; en su porción más distal se observa una marcada concavidad del lado latero-externo, que corresponde a la inserción de la cabeza larga del m. triceps del brazo. El desarrollo de esta concavidad es comparable a la observada en *Euryzygomatomys* y *Thrichomys*. El proceso coronoides es tan saliente y conspicuo como en el resto de los "eumisopinos" analizados. El borde posterior de la porción proximal de la ulna,

especialmente a nivel de la muesca troclear, es ancho como en *T. dimidiatus*, *Thrichomys* y *Proechimys*; en cambio en *Euryzygomatomys* y *Clyomys* es muy angosto. La diáfisis de la ulna se curva mediodistalmente, y anteriormente, la cresta que demarca al m. pronador teres y el m. flexor digital profundo (Rose and Chinnery, 2004) presenta una ligera torsión en forma de S, como en *Thrichomys*. Distalmente, la diáfisis presenta sección circular y el proceso estiloide es cónico (Horovitz, 1991). El proceso estiloide presenta una profunda constricción circular para la inserción del ligamento triangular, como en los demás equímidos analizados.

*Carpo* (MACN 100; Fig. 21 y 22). La morfología de los elementos que componen el carpo de *Eumysops* es semejante a la que presentan *Proechimys*, *T. dimidiatus*, *Thrichomys* y *Euryzygomatomys*.

*Escafolunar* (escafo-semilunar): es el componente del carpo de mayor tamaño; es transversalmente alargado y la superficie proximal, que contacta con el radio, es convexa. Ventralmente presenta una hendidura que lo divide en dos porciones. La porción lateromedial, de mayor tamaño, en contacto con el piramidal, es angosta y ligeramente convexa (Horovitz, 1991). La porción distal, que contacta con los huesos carpianos unciforme, central, trapecoide y trapecio, es cóncava y con dos facetas; una externa para el unciforme, y una medial para el central, trapecoide y trapecio.

*Piramidal* (cuneiforme o triquetrum): este elemento, comprimido anteroposteriormente, tiene forma triangular con la base más ancha ubicada dorsalmente (o de pirámide invertida). Su faceta proximal, la que está en contacto con la apófisis estiloide de la ulna, es ligeramente cóncava, menos cóncava que la de *Proechimys* (Horovitz, 1991). La porción medial, que contacta con el escafolunar, es convexa. Distalmente, contacta con el unciforme (carpales distales 4+5 fusionados) a través de una superficie cóncava dorsoventralmente (Horovitz, 1991).

*Pisiforme*: este elemento se ubica lateroventralmente al carpo y articula con el piramidal a través de una faceta levemente convexa. Su porción dorsal presenta una concavidad que es continua con la concavidad que, proximalmente, presenta el piramidal para articular con el extremo distal del proceso estiloide de la ulna (Horovitz, 1991). El eje mayor del pisiforme es el vertical, sobrepasando ventralmente a los demás elementos del carpo. Esta porción ventral es una lámina cóncavo-convexa, alargada en dirección proximodistal.

*Unciforme* (hueso ganchoso): es de menor tamaño que el piramidal, pero de mayor tamaño que los demás huesos del carpo. Es ancho transversalmente. Su porción

proximal es ligeramente cóncava y la distal presenta dos concavidades, con las cuales contacta con los metacarpianos (Mc) III y Mc IV. El Mc V contacta con la porción lateroexterna del unciforme.

*Mayor y Central:* no se preservaron en el material de *Eumysops*.

*Trapezoide:* este elemento tiene forma cónica, con el vértice dirigido ventralmente; su porción dorsal es ovalada. Distalmente contacta con el metacarpiano II por una faceta cóncava y proximalmente con el escafolunar (Horovitz, 1991).

*Trapezio:* en el carpo del MACN 100 existe un hueso más pequeño que los anteriores que es asignado tentativamente a este componente medial del carpo. Es subrectangular y dorsalmente romboidal. Presenta una faceta proximal, que contactaría con el trapezoide y con una pequeña porción del escafolunar y una distal que coincide con la proximal del metacarpiano I.

*Metacarpo* (MACN 100, MMP 403-M, MMP 4172-M; Fig. 21 y 22): sólo en el primer material se conservan todos los componentes. La fórmula metacarpiana es: Mc III > Mc IV > Mc II > Mc V > Mc I (Horovitz, 1991). Esto es diferente de lo que ocurre en *Ctenomys* (Mc III > Mc II > Mc IV > Mc V > Mc I; Ubilla y Altuna, 1990). Ésta es igual a la de los equímidos *Proechimys*, *Thrichomys*, *T. dimidiatus*, *Euryzygomatomys* y *Myocastor* (los materiales disponibles de *Clyomys* no poseen el autopodio). Proximo-distalmente los metacarpos de *Eumysops* poseen un largo relativo semejante al de *Proechimys*, más largos que los de *Euryzygomatomys* y más cortos que los de *T. dimidiatus*, en el cual son marcadamente gráciles y alargados. Existe poca diferencia de tamaño entre Mc. III y Mc IV, como en los demás equímidos analizados. La diferencia entre largo de los Mc III-IV con respecto a los Mc II y V es semejante a la que presentan *Proechimys*, *Thrichomys* y *Euryzygomatomys*, menor que en *T. dimidiatus* y mayor que en *Myocastor*, en donde se observa poca diferencia de tamaño entre los Mc II a V. El Mc I es muy pequeño, como en los demás equímidos analizados, y el borde proximal, que contacta con el trapezio, se dispone transversalmente, a diferencia de las especies vivientes analizadas en las que lo hace mediodistalmente.

*Falanges* (MACN 100, MMP 403-M; Fig. 21 y 22): sólo se conservan algunas falanges, entre las que está la falange ungueal. Las falanges de los dedos III y IV son las más largas y con poca diferencia entre ellas. Las del dedo II son más cortas, y del dedo I sólo se conserva la falange proximal, que es de la mitad del largo de la del dedo III.

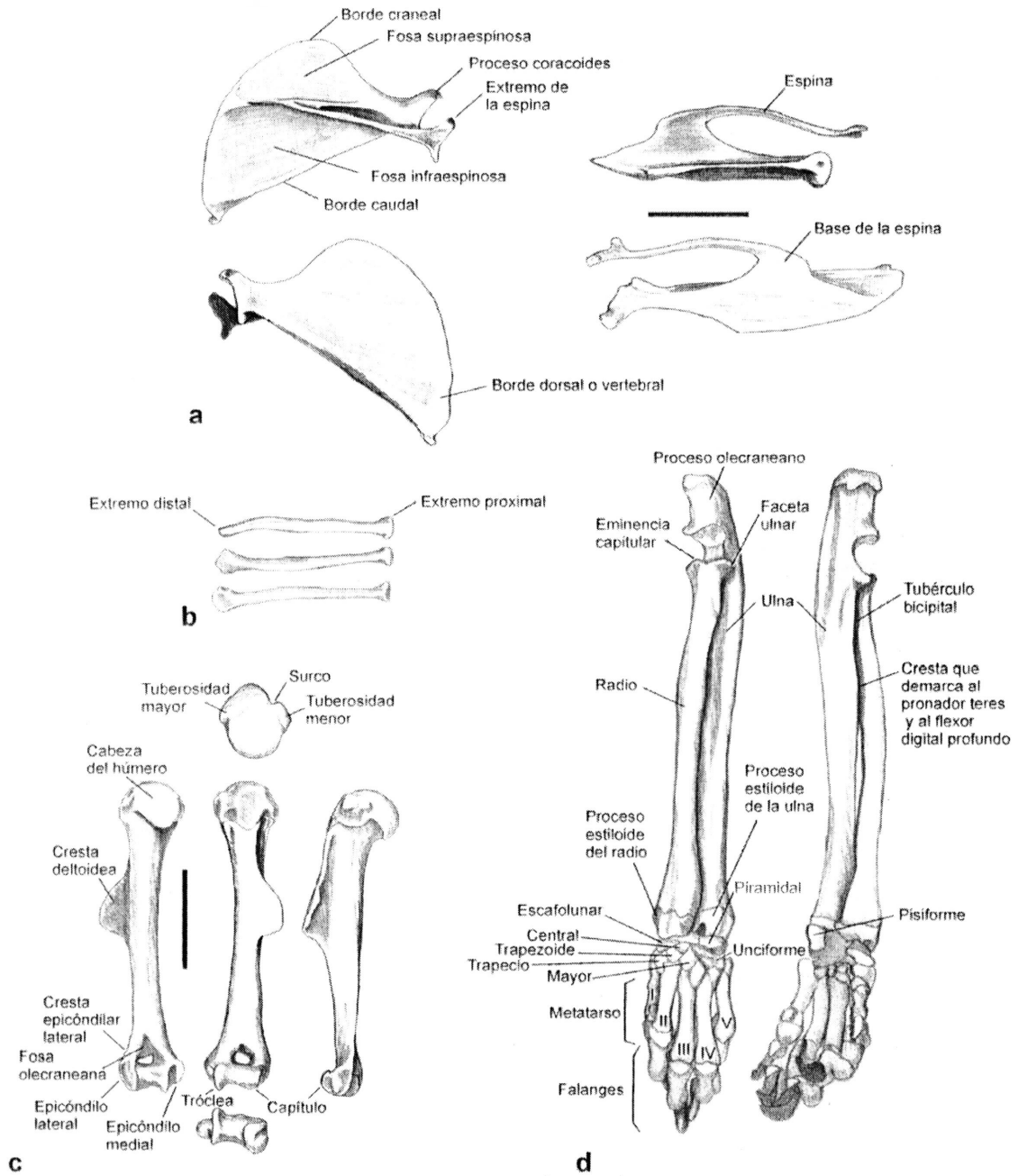


Figura 21. Rasgos anatómicos del miembro anterior, a. vista lateral, medial, caudal y craneal de la escápula derecha, b. vista anterior, dorsal y ventral de la clavícula derecha, c. vista dorsal, posterior, anterior, lateral y distal del húmero, d. vista anterior (dorsal) y posteromedial (medioventral) del zeugopodio y del autopodio anterior izquierdo. Los dibujos, realizados en cámara clara, corresponden al ejemplar UnB 190 de *Thrichomys apereoides*. Escala: 1 cm.

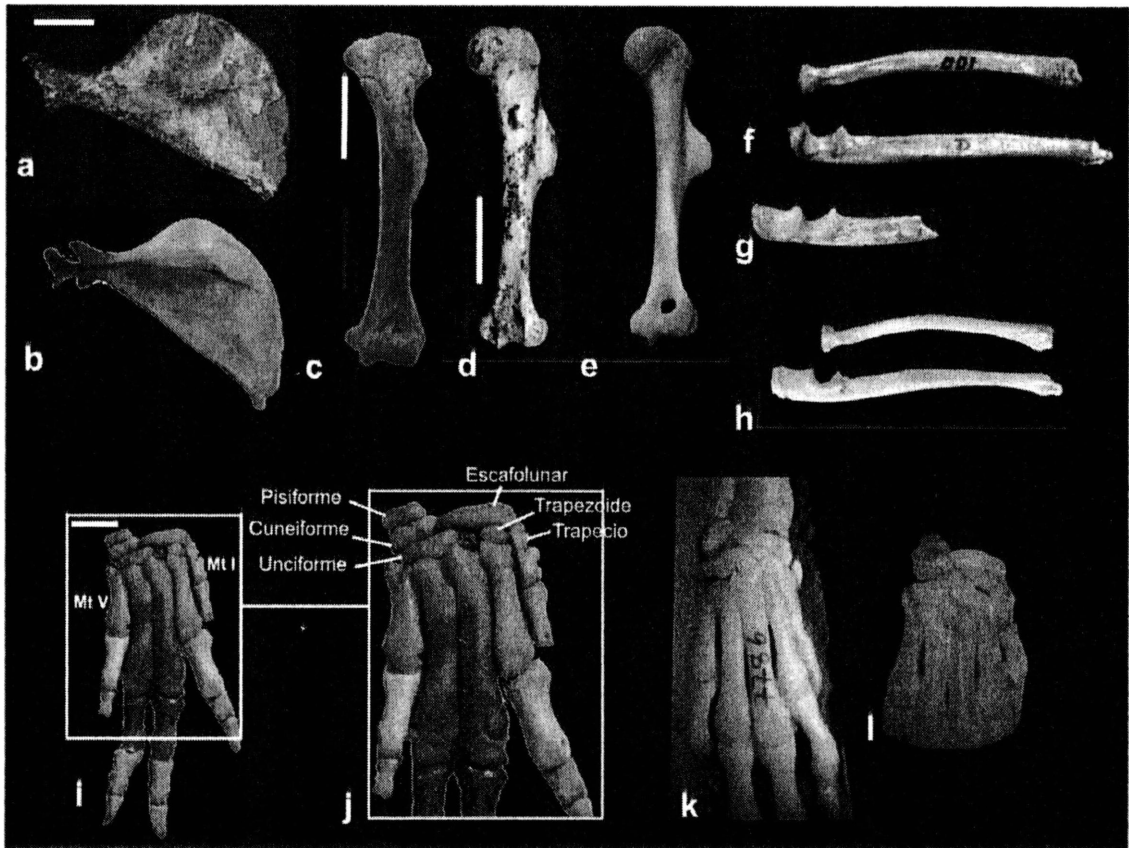


Figura 22. Cintura escapular y miembro anterior; a-b. vista lateral de la escápula izquierda de *Eumysops* MMP 4102-M y *Thrichomys*, respectivamente, c. vista anterior del húmero izquierdo de *Eumysops* MACN-Pv 10998, d. vista posterolateral del húmero derecho de *Eumysops* MMP 4102-M, e. vista posterolateral del húmero derecho de *Thrichomys*, f. vista posteromedial del radio derecho y lateral de la ulna derecha de *Eumysops* MACN-Pv 100, g. vista lateral de la porción proximal de la ulna derecha de *Eumysops* MMP 4102-M, h. vista medial del radio y la ulna de *Thrichomys*, i. vista dorsal del autopodio derecho de *Eumysops* MACN-Pv 100, j. detalle de la porción proximal de dicho autopodio, k-l. vista dorsal de la porción proximal del autopodio de *Proechimys* y *Thrichomys*, respectivamente. Escala: 1 cm. Ver texto para una descripción de los rasgos.

*Pelvis* (e.g. MACN 100, MMP 482-S, MMP 401-M, MMP 403-M, MMP 455-S, MMP 4102-M, MMP 4172-M; Figs. 23 y 24): la porción ilíaca es ligeramente más larga que la de los demás equímidos analizados excepto *Proechimys*. La fosa glútea dorsal es semejante a la de *T. dimidiatus* y *Thrichomys*, más amplia que la de *Clyomys* y *Euryzygomatomys* y más estrecha que la de *Proechimys*. La espina ilíaca dorsocaudal, que contacta con el sacro, es redondeada y poco prominente, de forma semejante a la de *T. dimidiatus* y *Thrichomys*; en los restantes géneros dicha espina es más prominente y angulosa, especialmente en *Myocastor*. El ala del íleon es laminar como en los restantes equímidos excepto *Myocastor* en la que es robusta y de sección triangular. La espina ilíaca ventrocaudal, donde se origina el músculo recto femoral, extensor de la extremidad

posterior, es redondeada y se ubica más anteriormente que en los demás géneros analizados. La fosa acetabular es profunda, como en los demás equímidos analizados. La incisura acetabular es más estrecha que la que presentan los equímidos vivientes estudiados. La espina ciática del isquion está bien desarrollada. La tuberosidad isquiática y la tabla del isquion forman el extremo posterodorsal de la pelvis, el cual se dispone posteroventralmente o en ángulo casi recto con respecto al cuerpo del isquion como en *Proechimys* y *T. dimidiatus*; en *Euryzygomatomys*, *Clyomys* y *Thrichomys*, en cambio, la tabla del isquion se orienta anteroventralmente. El pubis se orienta más verticalmente que en los equímidos vivientes analizados. El juvenil MMP 4172-M conserva las suturas entre ileon, isquion y pubis a nivel del acetábulo.

- *Miembro posterior* -.

*Fémur* (MACN 100, MACN 6076, MACN 5798, MMP 482-S, MMP 455-S, MMP 470-S; MMP 401-M, MMP 403-M, 405-M, MMP 1672-M, MMP 4102-M, MMP 4172-M; Figs. 23 y 24): la diáfisis del fémur en *Eumysops* es de sección subrectangular aplanada anteroposteriormente (Horovitz, 1991) como en los demás "eumisopinos" analizados, a subcircular, según la especie (ver 3.2). La cabeza del fémur forma un ángulo de aproximadamente 45° con respecto al eje de la diáfisis, como en *Thrichomys* y *T. dimidiatus*; menor que en *Euryzygomatomys* y *Clyomys* y mayor que en *Proechimys*. El cuello es proporcionalmente más corto que en *Euryzygomatomys*, *T. dimidiatus* y *Clyomys*, y de largo semejante al de los restantes equímidos analizados. La fóvea de la cabeza del fémur se ubica en una posición ecuatorial y ligeramente más dorsal que en las restantes especies, excepto *Myocastor*. El trocánter mayor se ubica por encima o casi al nivel de la cabeza del fémur, según la especie. En el primer caso es semejante a *T. dimidiatus* y en el segundo a los restantes "eumisopinos" analizados. En vista anterior, el margen medial del trocánter mayor se inclina lateralmente como en *Proechimys*; en los restantes equímidos analizados este margen es más vertical. En el margen lateral del trocánter mayor se desarrolla un larga cresta glútea que se prolonga ventralmente hasta contactar con el tercer trocánter (Horovitz, 1991). Este último se ubica por debajo del nivel del borde inferior de la cabeza del fémur; puede formar una lámina moderadamente expandida conjuntamente con la cresta glútea o estar representado por una saliencia más distal y claramente diferenciada de esta cresta. En el resto de los equímidos analizados la cresta glútea es más corta dado que no sobrepasa el nivel del borde inferior de la cabeza del fémur y es menos prominente; por otra parte, ninguno de los restantes equímidos analizados presenta un tercer trocánter. En vista posterior, *Eumysops* presenta una fosa trocantérica profunda y

alargada dorsoventralmente; su margen inferior se ubica por debajo del nivel del borde inferior de la cabeza del fémur, como en *T. dimidiatus*, *Euryzgomatomys* y *Clyomys*. En los restantes equímidos esta fosa es más corta y redondeada. La cresta intertrocanterica es recta y vertical o ligeramente oblicua en sentido anterodorsal como en *T. dimidiatus*, *Euryzgomatomys* y *Clyomys*. El trocánter menor es prominente y se orienta medialmente; en vista anterior es visible porque su extremo sobresale medialmente. Posteroventralmente al trocánter menor, la diáfisis presenta un surco bien definido en donde se insertan los aductores del fémur; este surco está tan marcado como en los demás "eumisopinos" analizados; en *Myocastor* está sólo ligeramente desarrollado. Una cresta muy delgada recorre lateroposteriormente la mayor parte de la diáfisis como en los demás "eumisopinos" analizados, excepto *T. dimidiatus* en el cual no sobrepasa la mitad proximal del fémur. La tróclea femoral es ancha, como en los demás equímidos analizados (Horovitz, 1991). En vista posterior, el cóndilo lateral es dorsalmente más ancho que el medial; este último es ligeramente más largo que el cóndilo lateral (Horovitz, 1991).

*Rótula* (MMP 4102-M; Figs. 23 y 24): este elemento es estrecho y alargado dorsoventralmente. Su extremo dorsal es cuadrangular y presenta rugosidades; ventralmente, el ápice es acuminado y con una pequeña depresión redondeada como en *Thrichomys*, *T. dimidiatus* y *Clyomys*. Su concavidad articular posterior muestra una cresta sagital que la divide en dos porciones subiguales dorsoventralmente alargadas. En *Proechimys* el ápice es romo y no presenta una depresión como la de *Eumysops*. En *T. dimidiatus* y *Clyomys* la rótula es proporcionalmente más larga y estrecha que en *Eumysops*.

*Tibia* (MACN 100, MACN 5798, MACN 6076, MACN 17778, MMP 265-S, MMP 439-S, MMP 401-S, MMP 401-M, MMP 403-M, MMP 620-M, MMP 4102-M, MMP 4172-M; Figs. 23 y 24): en comparación con el fémur, la tibia es relativamente más larga que en los equímidos vivos analizados. La epífisis proximal presenta la faceta articular medial alargada y estrecha, con el margen posterior redondeado, y la faceta articular lateral ligeramente más ancha y larga anteroposteriormente, con el margen posterior subtriangular. La eminencia intercondílea lateral es más pronunciada que la medial, como en *T. dimidiatus*, *Euryzgomatomys*, *Clyomys* y *Myocastor*; en *Proechimys* y *Thrichomys* son subiguales. El contacto entre tibia y fibula se establece a través de dos puntos ubicados en el margen lateral de la epífisis proximal de la tibia. El punto de contacto anterior se da al nivel de la faceta fibular anterior, que se encuentra en una lámina extendida lateralmente. Esta lámina es corta, no sobrepasa el límite entre la epífisis y diáfisis y es de

aproximadamente un cuarto del diámetro anteroposterior de la meseta tibial. La faceta fibular posterior se encuentra en una pequeña extensión posterolateral de la meseta. En *Proechimys*, *Thrichomys* y *Euryzygomatomys*, el tipo de contacto con la fibula es semejante al de *Eumysops*, pero tanto la lámina anterior como la apófisis posterior son más largas. En los equímidos vivientes analizados, tibia y fibula están fusionadas a nivel de los puntos de contacto descritos (Landry, 1957: 18). En *Proechimys*, *T. dimidiatus* y *Thrichomys* se observa una pequeña abertura circular entre los puntos de contacto anterior y posterior. En cambio, en *Clyomys* y *Myocastor* estas dos áreas de contacto están unidas de forma continua. En *Eumysops* se desconoce el tipo de contacto porque ningún material conserva la epífisis proximal de la fibula; pero la morfología de las facetas articulares de la tibia indica que existía una unión sinostósica entre la tibia y la fibula como en los restantes equímidos. Según Landry (1957), también otros equímidos vivientes poseen ambos huesos fusionados. La diáfisis de la tibia presenta proximalmente sección triangular, pero distalmente es elíptica con su eje mayor transversal (Horovitz, 1991). La espina tibial forma un ligero semicírculo poco saliente y corto. Esta cresta es más saliente en *Thrichomys* y *Euryzygomatomys*, y en esta última especie está más distalizada como en *Myocastor*. En la porción distal, la tibia de *Eumysops* presenta una concavidad semejante a la que se observa en *Proechimys* y *Thrichomys*, más desarrollada que en *T. dimidiatus* y menos marcada que en *Euryzygomatomys* y *Myocastor*. Distalmente, el maléolo medial tiene un desarrollo similar al de los equímidos vivientes; posteromedialmente, el proceso posterior se extiende como una lámina redondeada que articula con el astrágalo. Lateralmente, la faceta de articulación distal con la fibula es ligeramente cóncava, como en los demás equímidos.

*Fibula* (MACN 100, MMP 403-M; Figs. 23 y 24): en *Eumysops* se conoce sólo la mitad distal de este hueso. A este nivel, la diáfisis es muy delgada y más ancha anteroposteriormente. La parte más proximal de la porción conservada posee una sección semilunar, mientras que la parte más distal es de sección triangular. La epífisis distal también tiene una sección triangular, y el maléolo lateral es prominente y ovalado como en los demás equímidos analizados. Esta epífisis posee medialmente dos facetas de articulación; la superior, que contacta con la tibia, es angulosa, mientras que la inferior, que contacta lateralmente con el astrágalo, se proyecta anteriormente como una lámina redondeada muy saliente. En *T. dimidiatus* esta última faceta está muy poco desarrollada.

### Tarso

*Astrágalo* (MACN 100, MMP 603-M, MMP 620-M, MMP 798-M, MMP 4172-M; Figs. 23, 24 y 25): el cuerpo es subcuadrangular y el cuello es corto y presenta sólo una ligera inclinación distomedial. El surco de la tróclea es profundo y su borde lateral es más alto que el medial (Horovitz, 1991). Ventralmente presenta dos facetas articulares: la sustentacular, en la porción ventral del cuello, es alargada y convexa, y la ectal es cóncava e inclinada laterodistalmente (Horovitz, 1991). En el extremo anterior del cuello se encuentra la faceta navicular, cóncava y redondeada, y lateralmente a ésta se dispone la faceta astrágalo-mediotarsal. Esta última es convexa y alargada proximodistalmente; en *Euryzygomatomys* es más prominente que en los demás equímidos analizados.

*Calcáneo* (MACN 100, MMP 403-M, MMP 603-M, MMP 620-M, MMP 798-M, MMP 4172-M; Figs. 23, 24 y 25): la porción ventral de este elemento es ancha como en *Proechimys* y *Thrichomys*, mientras que en *Euryzygomatomys* y *T. dimidiatus* es estrecha; en los primeros está deprimida dorsoventralmente, y en los últimos comprimida lateralmente. El tubérculo calcáneo abarca aproximadamente el 40% de la longitud total del calcáneo como en el resto de los equímidos analizados. Posteriormente, la hendidura que marca la inserción del tendón de Aquiles (Horovitz, 1991) es subcircular como en los demás géneros analizados. La faceta astragalar posterior (ectal o lateral) es convexa anteroposteriormente y su porción anterior es subvertical como en *Proechimys* y *Euryzygomatomys*; en *T. dimidiatus* y *Myocastor* está inclinada anteroventralmente. La faceta sustentacular es circular, suavemente cóncava y se desvía ligeramente del plano horizontal, orientándose anteroventralmente. La porción medial del proceso astragalar presenta un surco subhorizontal, presente también en *Euryzygomatomys*. La faceta posterior sobresale dorsalmente con respecto a la faceta sustentacular y ambas están separadas por un estrecho surco anteroposterior. La faceta cuboides, orientada posteromedialmente, es ligeramente cóncava y de forma semilunar, semejante a la que presenta *T. dimidiatus*. Ventralmente a la faceta cuboides, en los demás "eumisopinos" analizados existe un tubérculo plantar que en *Eumysops* está ausente. Laterodorsalmente a dicha faceta, una lámina cóncava se proyecta lateralmente y forma un surco anteroposterior como en los demás equímidos analizados.

*Navicular* (escafoides) (MACN 100, MMP 4172-M): este elemento presenta un cuerpo dorsal cilíndrico y una lámina ventral comprimida y orientada anteroposteriormente semejante a una quilla. La porción ventral es más larga que la dorsal, al igual que en *T. dimidiatus* y *Proechimys*. La faceta de articulación con el astrágalo es

circular y marcadamente cóncava. Anteriormente presenta una gran faceta articular para el ectocuneiforme que es ligeramente cóncava; medialmente contacta con el mesocuneiforme a través de una pequeña faceta, y ventromedialmente contacta con el entocuneiforme a través de una faceta muy pequeña en comparación con la de otros equímidos vivientes analizados. En *Proechimys*, la faceta articular para el ectocuneiforme es proporcionalmente menor que en *Eumysops* en comparación con la faceta para el mesocuneiforme. Esto se debe a una diferencia en el tamaño de los huesos cuneiformes, lo que a su vez está asociado a una diferencia relativa del tamaño de los metatarsianos (Horovitz, 1991).

*Cuboides* (tarsales 4+5) (MACN 100, MMP 4172-M): es un elemento de forma irregular. El eje mayor es el dorsoventral y en vista dorsal es más largo proximodistalmente que transversalmente. La faceta posterior, que contacta con el calcáneo, tiene forma de silla de montar (cóncavo-convexa) y está inclinada anterodorsalmente y en su extremo posteromedial forma un apófisis piramidal que contacta ventralmente con el calcáneo, semejante a *Proechimys* y *T. dimidiatus*. Anteriormente articula con el metatarso IV por medio de una faceta triangular y con el V por una pequeña faceta ubicada lateroventralmente. La superficie medial del cuboides, que contacta con el navicular y ectocuneiforme, es irregular y de aspecto rugoso.

*Entocuneiforme* (cuneiforme grande) (MACN 100): es un elemento laminar y alargado anteroposteriormente. Anteriormente contacta con el metatarso I a través de una pequeña faceta articular, proporcionalmente de menor tamaño que en *Proechimys* (Horovitz, 1991), *T. dimidiatus* y *Euryzygomatomys*. La superficie que contacta con el navicular y parcialmente con el mesocuneiforme es ligeramente cóncava.

*Mesocuneiforme* (cuneiforme medio) (MACN 100): es el elemento más pequeño del tarso; es subcuadrangular y aplanado dorsoventralmente como en los demás equímidos analizados. Anteriormente contacta con el metatarso II a través de una muy pequeña faceta; posteriormente lo hace con el navicular, lateromedialmente con el entocuneiforme y lateralmente con el ectocuneiforme (Horovitz, 1991).

*Ectocuneiforme* (cuneiforme lateral) (MACN 100, MMP 4172-M): es el elemento de mayor tamaño en el tarso. Presenta una porción dorsal con forma de medio cilindro con el eje más largo orientado anteroposteriormente y la superficie dorsal cóncava. La faceta de articulación posterior es semilunar, plana y transversalmente más ancha que la anterior. Ventralmente, el ectocuneiforme presenta la cresta plantar (Horovitz, 1991) en forma de una lámina orientada anteroposteriormente y de forma triangular. Anteriormente contacta con el metatarsiano III, y medialmente con el metatarsiano II en su mitad anterior

y con el mesocuneiforme en la posterior. Lateralmente contacta mayormente con el cuboides y en su porción más anterior con el metatarsiano IV.

*Sesamoideo tarsal* (hueso tibial) (MACN 100, MMP 4172-M): es un elemento laminar y alargado anteroposteriormente. Presenta una faceta cóncava que articula con la cabeza del astrágalo, y una faceta anterior plana y más pequeña para el navicular (Horovitz, 1991). Este elemento es más alargado y estrecho que en los restantes equímidos analizados.

*Metatarso* (MACN 100; Figs. 23, 24 y 25): sólo el material indicado conserva todos los componentes. La fórmula metatarsiana es: Mt III > Mt IV > Mt II > Mt V > Mt I (Horovitz, 1991), como en los demás equímidos en los que estos elementos pudieron ser observados (*Proechimys*, *Thrichomys*, *T. dimidiatus*, *Euryzygomatomys* y *Myocastor*). Proximodistalmente, los Mt III y IV de *Eumysops* son similares en longitud y grosor como en los demás equímidos analizados. La longitud de estos metatarsianos es proporcionalmente mayor, con respecto a los Mt V, II y I, que en los demás equímidos analizados. Además, los Mt II y V son mucho más gráciles que los Mt III y IV, a diferencia de los demás equímidos en los que son subiguales en grosor. El Mt I tiene forma de varilla alargada, muy fina, mucho más grácil que en los demás equímidos. Entre los equímidos vivientes estudiados, los metatarsianos de *T. dimidiatus* son marcadamente gráciles y alargados, mientras que los de *Euryzygomatomys* y *Myocastor* son proporcionalmente robustos y cortos; los de *Proechimys* poseen una forma y tamaño intermedio entre estos extremos. En *Eumysops* todos los metatarsianos poseen tubérculos plantares desarrollados, y anteriormente contactan con las falanges a través de una superficie convexa, con una quilla ventral a la faceta articular (Horovitz, 1991).

*Falanges* (MACN 100; Figs. 23, 24 y 25): sólo se conservan algunas falanges, especialmente las ungueales. La falange proximal del dedo III es robusta y ambos márgenes laterales son ligeramente cóncavos como en *Euryzygomatomys* y *T. dimidiatus*, mientras que en *Proechimys* son subparalelos.

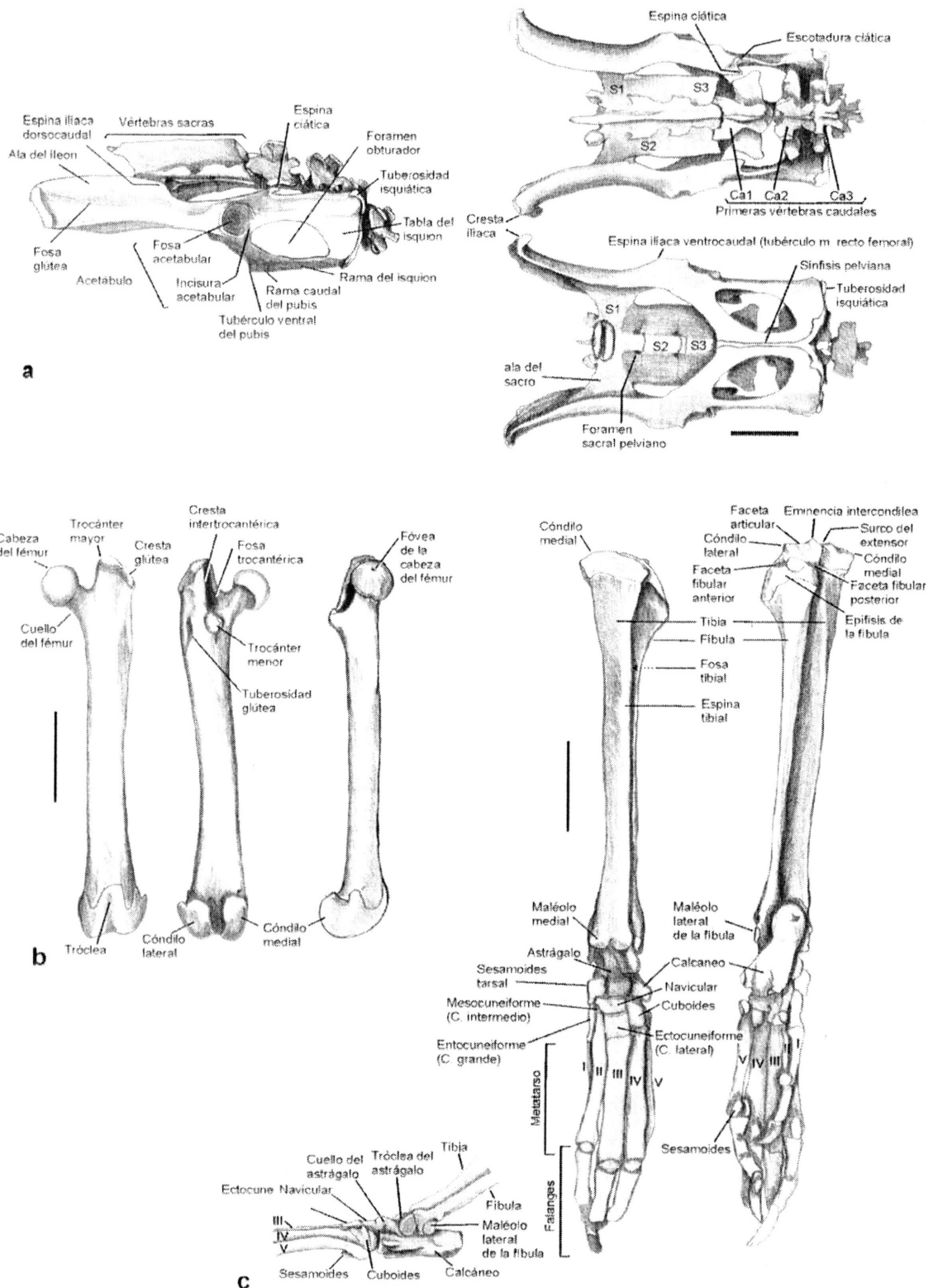


Figura 23. Rasgos anatómicos del miembro posterior, a. vista lateral, dorsal y ventral de la pelvis, b. vista anterior, posterior y medial del fémur izquierdo, c. vista anterior y posterior del zeugopodio y autopodio izquierdo, y vista lateral de la porción distal de zeugopodio y proximal de autopodio posterior izquierdo. Los dibujos, realizados en cámara clara, corresponden al ejemplar UnB 190 de *Trichomys apereoides*. Escala: 1 cm.



Figura 24. Cintura pélvica y miembro posterior; a-b. vista lateral de pelvis derecha de *Thrichomys apereoides* UnB 189 y *Eumysops chapalmalensis* MACN-Pv 100, respectivamente, c. vista lateral y medial de pelvis derecha de *E. chapalmalensis* MMP 455-S, d, e, f. vista anterior fémur derecho de *E. chapalmalensis* MMP 4102-M, *Trinomys yonenagae* UFBA 467 y *T. apereoides* UnB 190, respectivamente, g. vista medial y lateral de la porción distal de la fibula derecha de *E. chapalmalensis* MACN-Pv 100, h. vista lateral de la articulación entre zeugo- y autopodio posterior derecho de *E. chapalmalensis* MACN-Pv 100, i. vista anterior del zeugopodio posterior derecho y vista dorsal del autopodio posterior izquierdo, invertido, de *E. chapalmalensis* MACN-Pv 100, j. vista anterior del zeugo- y dorsal del autopodio posterior derecho de *Proechimys*. Ver texto para una descripción de los rasgos.

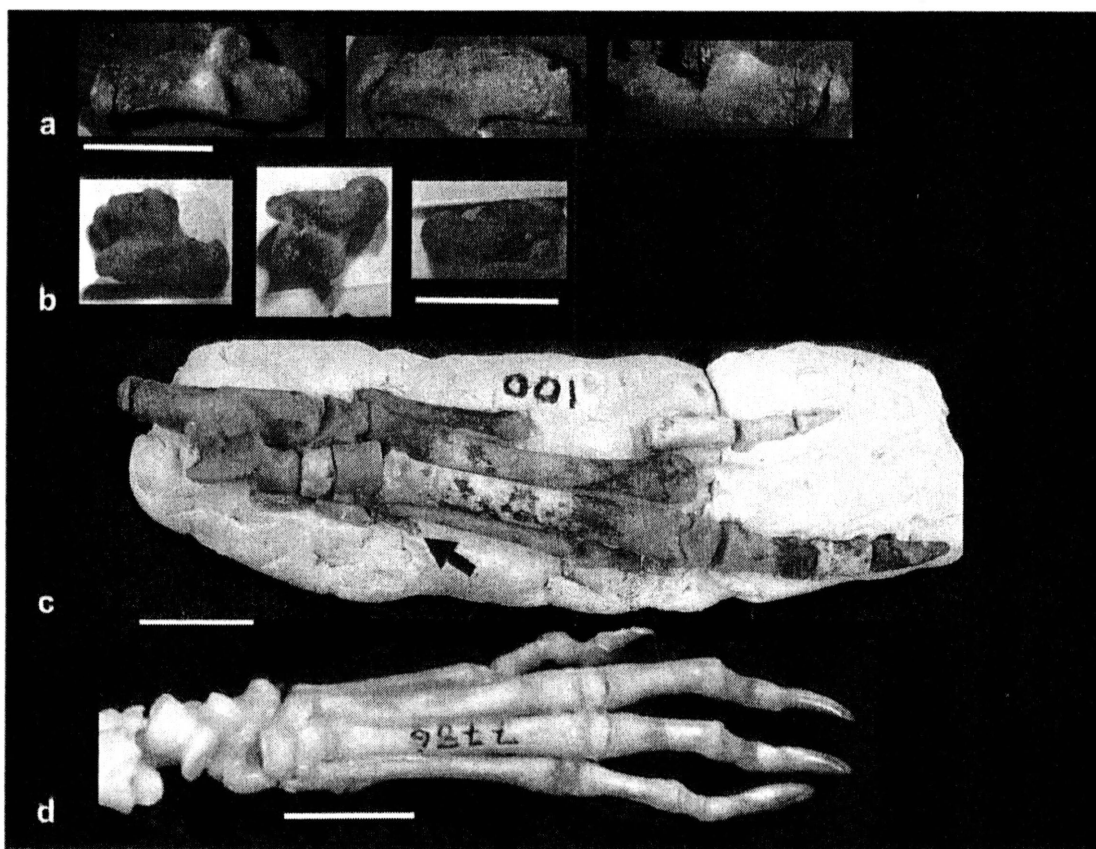


Figura 25. Autopodio posterior de *Eumysops* MACN-Pv 100, a.vista dorsal, ventral y lateral de calcáneo izquierdo, b. vista dorsal, ventral y lateral de astrágalo izquierdo, c. vista dorsal de autopodio posterior izquierdo, la flecha indica la porción proximal del metatarsiano I; d. vista dorsal de autopodio posterior izquierdo de *Proechimys*. Escala: 1 cm. Ver texto para una descripción de los rasgos.

#### Comentarios:

Gran cantidad de restos de *Eumysops* han sido colectados con posterioridad a las descripciones originales. Esto ha resultado en una muy rica colección de materiales que permite evaluar más adecuadamente la variabilidad de este género. El resultado de la revisión de la diversidad morfológica de estos materiales, y de los taxones previamente incluidos por distintos autores en *Eumysops*, nos lleva a considerar que dicho género se restringe a cinco especies representadas en yacimientos pliocénicos y pleistocénicos de las provincias de Buenos Aires, Córdoba y Entre Ríos (Fig. 2). Esta distribución temporal y geográfica más restringida es consistente con la señalada por Vucetich *et al.* (2005: 63).

En el presente trabajo se consideran sinónimos de *Eumysops* a los géneros *Proaguti* y *Proatherura*, como anteriormente fuera sugerido por Reig (1950), y aceptado y propuesto informalmente por Kraglievich (1957). Un homónimo de *Eumysops*, utilizado por Wilson (1935a: 26-32) para un roedor extinto del Suborden Myomorpha (Eoceno medio, América del Norte), fue reemplazado por *Simimys* (Wilson, 1935b: 179-180).

A continuación se brinda una diagnosis enmendada y ampliada, así como una descripción y comparación detallada, de cada una de las especies de *Eumysops* consideradas válidas en esta tesis. Estas diagnosis son politéticas (Reig, 1987); es decir, consideran tanto caracteres exclusivos como compartidos, asumiendo el valor diagnóstico de su combinación. De todos modos, se pone énfasis en los primeros.

### 3.2. ESPECIES QUE INTEGRAN EL GÉNERO *Eumysops*

#### ***Eumysops laeviplicatus* Ameghino, 1888**

Figura 26 y apéndices III, IV, V

1888. *Eumysops laeviplicatus* Ameghino: 5-6

1914. *Eumysops laeviplicatus*: Rovereto: 135, fig. 58

**Holotipo:** MACN 1623-A, resto craneano muy deteriorado con ambas series dentarias completas y la región rostral, arco cigomático izquierdo e incisivos parcialmente conservados.

**Material referido:** *restos craneanos*, MACN 1626-A, MACN 7337, MACN 7339. MLP 48-XII-16-234, MLP 60-X-4-61, MMP 857-M; *restos mandibulares*, MACN 7314, MACN 7322, MACN 9560, MLP 48-XII-16-233, MMP 857-M, MD 1 (ver tipo de material y procedencia en el Apéndice I).

**Distribución cronológica y geográfica:** Formación Monte Hermoso, Montehermosense-Chapadmalalense inferior, Plioceno temprano, Farola Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires); "Formación" Irene, Plioceno temprano, Cascada Grande, Río Quequén Salado (provincia de Buenos Aires).

**Diagnosis ampliada:** especie de tamaño medio. Foramen interpremaxilar pequeño y algo más cercano a los incisivos que a los forámenes incisivos. Márgenes laterales de los forámenes incisivos levemente cóncavos. Septo premaxilar ancho, formado exclusivamente por premaxilares. Porción anterior del puente palatal al mismo nivel o sólo ligeramente más dorsal respecto de los bordes alveolares de los DP4; su extremo anterior, vertical y con cresta media. Foramen nutricio en la superficie dorsal de la raíz cigomática. Apófisis paraorbitaria formada exclusivamente por el escamosal. Lacrimal ancho y corto; sólo la parte anterior forma parte del canal nasolacrimal. Foramen de exposición del canal nasolacrimal dorsal al foramen accesorio. Foramen esfenopalatino subcircular, ubicado al nivel de la parte anterior del M2 y posterior a los forámenes de exposición del canal nasolacrimal y accesorio. Foramen etmoideo pequeño, posterodorsal a la fenestra posterior al foramen esfenopalatino. Cresta masetérica marcadamente saliente en su origen. Cóndilo mandibular ligeramente por encima del nivel oclusal de la serie molar. Molariformes de corona más baja que en las demás especies de *Eumysops*. Lofos alargados. Fondo del hipoflexo orientado hacia la cara anterior del molar en M1-2 con fosetas labiales cerradas. Metafléxico ligeramente más persistente que el mesofléxico. Incisivos superiores cortos,

con la base anterodorsal a la raíz cigomática anterior.

**Descripción:** *E. laeviplicatus* es de tamaño algo mayor que *E. gracilis* y menor que *E. chapalmalensis*.

**Cráneo.- Región rostral.-** El foramen interpremaxilar es de tamaño pequeño y se encuentra más cerca de los incisivos que de los forámenes incisivos. Los forámenes incisivos son ovalados y de tamaño medio. Los márgenes anteriores a los forámenes incisivos, por delante de la sutura premaxilo-maxilar, son cóncavos, a diferencia de las demás especies. Entre el foramen interpremaxilar y los forámenes incisivos hay un par de forámenes pequeños. El septo premaxilar es ancho y está formado exclusivamente por premaxilares. La porción anterior del puente palatal se dispone al mismo nivel, o sólo ligeramente más dorsal, respecto de los bordes alveolares de los DP4; su extremo anterior, que forma la pared posterior de los forámenes incisivos, está bien definido por una pared vertical de los maxilares y posee una cresta media. Sobre dicha porción anterior hay dos forámenes nutricios.

**Regiones cigomática y orbital.-** La raíz cigomática es amplia en vista ventral y la tuberosidad masetérica es circular. En la cavidad orbitaria hay un foramen esfenopalatino alargado y posterodorsal al foramen accesorio. Comparado con otras especies, el foramen esfenopalatino se ubica más posteriormente, ya que se dispone al nivel de la porción anterior del M2. El foramen accesorio se dispone al nivel de la porción media del M1. El foramen de exposición del canal nasolacrimal está dispuesto dorsalmente al foramen accesorio y anterodorsalmente al esfenopalatino. Esta disposición de los tres forámenes es característica de *E. laeviplicatus*. La porción orbital del lacrimal no contacta con el foramen lacrimal. Existe una fosa suborbitaria en la porción dorsal del yugal.

**Región basicraneana.-** En los restos referidos a esta especie provenientes de Formación Montehermoso no se conservan las regiones basicraneana ni la bóveda craneana. Estas regiones se conservan parcialmente en el material MLP 60-X-4-61 de la "Formación" Irene, de la localidad de Cascada Grande. En este material se observa que las bulas de *E. laeviplicatus* son grandes. El foramen postglenoideo se encuentra en un canal anteroposterior, parcialmente conservado, formado dorsalmente por una parte del escamosal (este canal es muy semejante al que se observa en *E. chapalmalensis*, ver detalle en la descripción de dicha especie). La base de la porción mastoidea de la bula está comprimida entre la cresta nucal y el proceso lateral del supraoccipital. La parte interna de la bula auditiva presenta una amplia cavidad con escasos tabiques. El promontorio se

encuentra parcialmente roto, pero puede inferirse su morfología y tamaño; abarca 1/3 del largo total de la cavidad de la bula y está levemente inclinado anteromedialmente. Posteriormente se hace transversal, dirigiendo su extremo al MAE; en el extremo del promontorio se encuentra la ventana redonda de gran tamaño. Por delante y levemente dorsal a la ventana redonda se encuentra la ventana oval de menor tamaño. Por delante de estas aberturas las paredes internas de la bula están muy dañadas. El promontorio está unido totalmente a la pared dorsal de la bula y anteromedialmente, en el ápice del promontorio, se observa un septo correspondiente al “septo A” de Gardner y Emmons (1984), que bordea el *ostium tympanicum tubae* (OTT, Vucetich, 1975). La parte dorsal de la cavidad de la bula, alrededor del promontorio, está dividida en 3 partes. Por delante del promontorio hay una cavidad grande limitada por la pared anterior del MAE y el septo A; posteromedialmente hay dos cavidades más pequeñas, una opuesta al MAE y limitada anteriormente por el septo A y posteriormente por un pequeño septo medial, el “septo M” de Gardner y Emmons (1984); finalmente, una cavidad posterior, delimitada entre este último septo y la pared posterior del MAE (Fig. 26). El resto de esta región está dañada, lo que no permite visualizar otros septos. En este material puede observarse la espiral del promontorio, con cuatro vueltas al eje principal, aproximadamente de igual tamaño y agrupadas en dos pares.

**Mandíbula.**- La cresta masetérica es muy saliente desde su origen; dicho origen es indiferenciable respecto de la muesca para el tendón del m. masetero medial anterior. El cóndilo es ligeramente más alto, con respecto al nivel oclusal de la serie molar, que en las restantes especies.

**Serie dentaria.**- Los molares poseen corona más baja que en el resto de las especies, y son más anchos que largos. Los flexos/idos son más largos que en las especies restantes. Existe poca diferencia entre el cierre de los flexos/idos labiales y el hipoflexo/ido. En los juveniles el para- y el mesoflexo están presentes en los DP4-M3 (Fig. 26); es decir, son más persistentes que en las otras especies. La porción labial del último lofo está engrosada, evidenciando la presencia de un quinto lofo. En una vista labial de los molares inferiores se observa menor diferencia de profundidad del hipofléxido entre m1 y m2 que en las demás especies. El mesofléxido cierra poco antes que el metafléxido. La base del i1 forma un abultamiento en la rama mandibular, posteroventral a la apófisis coronoides.

**Postcráneo.**- De esta especie se conoce sólo parte de su esqueleto postcraneano. El húmero de *E. laeviplicatus* presenta una cresta deltoidea con forma de arco poco saliente y el epicóndilo medial poco prominente en comparación con las otras especies. La ulna,

parcialmente conservada, no muestra notables diferencias con aquella del resto de las especies.

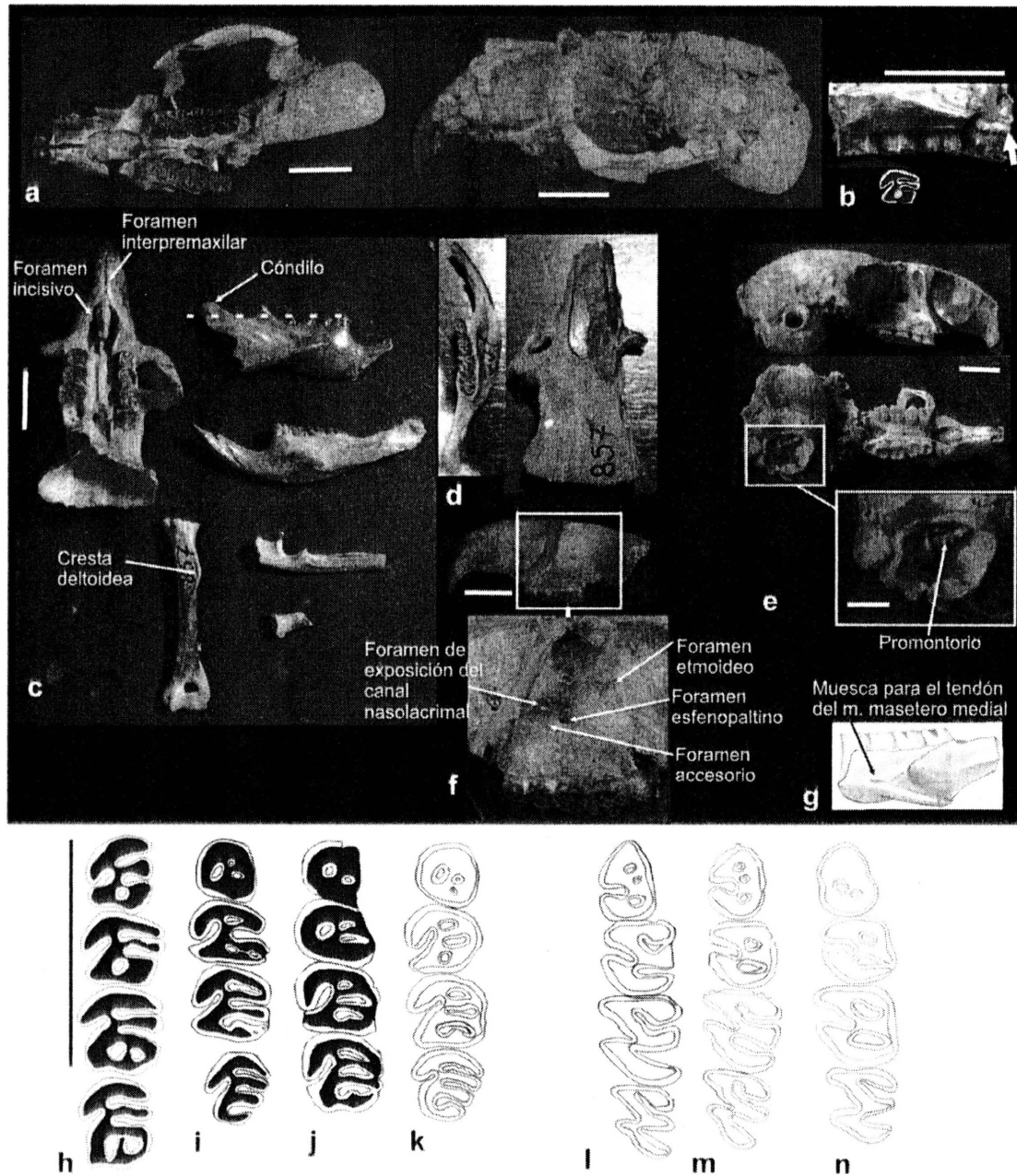


Figura 26. *E. laeviplicatus*, a. vista ventral y lateral del cráneo (MACN-A 1623, holotipo), b. detalle de la vista lateral del maxilar izquierdo (MACN-A 1623, holotipo); la figura oclusal corresponde al M1 y la flecha indica el límite entre la corona y la raíz del M3, c. vista ventral del cráneo, lateral de las hemimadíbulas derecha e izquierda, vista anterior del húmero izquierdo (parcialmente conservado), vista lateral de porción proximal de ulna izquierda y vista anterior de la porción proximal del radio izquierdo (MMP 857-M), d. vista dorsal de la hemimandíbula izquierda y del cráneo (MMP 857-M), e. vista lateral del cráneo (MMP 857-M) y detalle de la región orbital izquierda; f. vista lateral y ventral del cráneo, y detalle de morfología interna de la bula auditiva (MLP 60-X-4-61); g. vista lateral de hemimandíbula izquierda (MD1). Vista oclusal de molares superiores e inferiores ordenados de acuerdo a su estado de desgaste, h-k. DP4-M3 izquierdos, l-n. dp4-m3 izquierdos, h. MACN-A 1623 (holotipo), i. MMP 857-M, j. MLP 48-XII-16-234, k. MLP 60-X-4-61, l. MLP 48-XII-16-233 (invertido), m. MMP 857-M (invertido), n. MD1. Escala: 1cm.

Comentarios: La descripción original de Ameghino (1888: 5-6) y la ilustración provista posteriormente (Ameghino, 1889, Lám. VI; utilizada como evidencia externa *sensu* CINZ, 2000: 82) brindan datos inequívocos que permiten aceptar al ejemplar MACN 1623-A como holotipo de esta especie por monotipia (CINZ, 2000: 82, artículo 73.1.2). La descripción de *E. laeviplicatus* realizada por Ameghino (1888) no aporta caracteres diagnósticos de la especie válidos para el contexto sistemático actual. Rovereto (1914: 135, fig. 58) describe e ilustra una serie dentaria inferior que asigna a *Eumysops laeviplicatus*. De acuerdo a esta revisión, el material al que Rovereto hace referencia, MACN 7315, es atribuible a *E. formosus* (ver abajo). Materiales craneomandibulares asociados, como MMP 857-M, permiten reconocer la morfología dentaria inferior de *E. laeviplicatus*. Como se describe arriba, los molares inferiores tienen poco desfasaje en el cierre del mesofléxido con respecto al metafléxido. En cambio, en el material que ilustra Rovereto existe un marcado desfasaje en el cierre de estos fléxidos, característico de *E. formosus*.

Kraglievich (1957) sitúa a *Eumysops laeviplicatus* en el área de Chapadmalal y lo excluye del Montehermosense. Nosotros, coincidiendo parcialmente con Ameghino (1888) y Kraglievich (1965), consideramos que esta especie se encuentra en el Montehermosense-Chapadmalalense inferior y la extendemos al “Irenense”.

El ejemplar MLP 60-X-4-61 de la “Formación” Irene de la localidad Cascada Grande es un resto craneano muy completo. Asignamos este material a *E. laeviplicatus* porque comparte con el holotipo caracteres que lo diferencian del resto de las especies. Estos caracteres son la morfología y disposición de los forámenes premaxilar e incisivos, y de los forámenes esfénopalatino, accesorio y de exposición del canal nasolacrimal. Además, el lacrimal tiene morfología semejante a la de *E. laeviplicatus* de Formación Monte Hermoso.

El material MACN 7314 de Formación Monte Hermoso posee un dp4 con la primer fosétida más grande que las demás, y el m2 con meso-y metafléxido cerrando casi sincrónicamente. Aunque estos caracteres son diferentes a los observados en el resto de la muestra de *E. laeviplicatus*, consideramos que representan parte de la variabilidad individual de esta especie.

*Eumysops formosus* (Ameghino, 1906)

Figura 27 y apéndices III, IV, V

1906. *Proatherura formosa* Ameghino: 413, fig. 2901914. *Eumysops laeviplicatus*: Rovereto: 135, fig. 58 (non Ameghino, 1888)1957. *Eumysops formosus*: Kraglievich: 37-38.

Holotipo: MACN-A 7327, porción anterior de cráneo con ambas series molariformes e incisivo derecho, y las regiones rostral y orbital parcialmente preservadas.

Hipodigma: los restos mandibulares MACN-Pv 7313, MACN-Pv 7315, MD 9 (ver tipo de material y procedencia en el Apéndice I).

Distribución cronológica y geográfica: Formación Monte Hermoso, Chapadmalalense inferior, Plioceno temprano, Farola Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires.

Diagnosis ampliada: especie de *Eumysops* de tamaño medio. Foramen interpremaxilar amplio, con su extremo posterior ubicado entre los extremos anteriores de los forámenes incisivos. Márgenes laterales de los forámenes incisivos subparalelos. Septo premaxilar angosto y corto, completado por el vómer por detrás de la sutura premaxilo-maxilar. Porción anterior del puente palatal marcadamente más dorsal respecto de los bordes alveolares de los DP4, formando una fosa profunda sin una cresta media. Fosa yugal angosta y larga, con el límite dorsal subhorizontal. Lacrimal alargado, estrecho y cóncavo, participando en su totalidad de la porción dorsal del canal nasolacrimal. Forámenes nutricio y esfenopalatino en una hendidura del maxilar al nivel del M1. El primero es redondeado, ubicado en la porción ventral de la hendidura y el segundo es alargado posterodorsalmente. Foramen de exposición del canal nasolacrimal redondeado e inmediatamente dorsal a dicha hendidura. Superficie dorsal de los frontales plana. Fosa masetérica de la mandíbula con su margen anterior más profundo y claramente delimitado que en las demás especies. Molares altos y con lofos cortos. Flexos/idos poco penetrantes en vista oclusal. Metafléxico claramente más persistente que el mesofléxico. Incisivos largos, con la base dorsal al alvéolo del DP4 y posterodorsal a la raíz anterior del cigoma.

Descripción: *Eumysops formosus* presenta un tamaño ligeramente menor al de *E. laeviplicatus*. Estas dos especies se distinguen principalmente por la morfología del rostro, especialmente a nivel de los forámenes incisivos e interpremaxilar, y por la morfología y disposición del lacrimal y de los forámenes en la región orbital. También se hallan

marcadas diferencias en la morfología molar y el grado de hipsodoncia.

#### **Cráneo.-**

*Regiones rostral, orbital y cigomática.-* El rostro está parcialmente conservado. Puede observarse parte del foramen interpremaxilar, que es de mayor tamaño que el de *E. laeviplicatus* y semejante al de *E. chapalmalensis*. Este foramen se encuentra inmediatamente por delante de los forámenes incisivos e incluso los extremos anteriores de estos últimos son laterales al foramen interpremaxilar. Los márgenes laterales de los forámenes incisivos son rectos a subparalelos, a diferencia de *E. laeviplicatus*, *E. chapalmalensis* y *E. gracilis*. La porción del septo premaxilar formada por los premaxilares es más corta que en *E. laeviplicatus*. Una delgada lámina del vómer completa el septo; esta está dispuesta al mismo nivel que premaxilares, al menos en la porción adyacente a estos últimos. La porción anterior del puente palatal es marcadamente más dorsal respecto de los bordes alveolares de los DP4, formando una fosa profunda, sin una cresta media. Su extremo anterior, que forma la pared posterior de los forámenes incisivos, se curva suavemente en dirección anterodorsal. El margen medial de la profunda fosa maxilar forma una lámina orientada ventralmente.

La región orbital se conoce sólo parcialmente, especialmente la morfología del foramen etmoideo, ya que esa zona se halla deteriorada en el material tipo. Los forámenes accesorio y esfenopalatino se encuentran en una hendidura del maxilar al nivel del M1; el primero está ubicado en la porción ventral de la hendidura, y el segundo es alargado y está orientado posterodorsalmente. El foramen de exposición del canal nasolacrimal es dorsal a dicha hendidura. Esta ubicación de los forámenes está influenciada por la mayor hipsodoncia de los molares que invaden la región orbital. La porción orbital del lacrimal no contacta con el foramen lacrimal. La porción anterior de la fosa yugal es dorsal a la sutura maxilo-yugal. Existe una fosa suborbitaria en la porción dorsal del yugal. La porción anterior del yugal asciende a través de la parte posterior de la barra anterorbitaria como en *E. chapalmalensis*.

*Regiones basicraneana y bóveda craneana.-* No están conservadas.

*Región palatal.-* El puente palatal es angosto comparado con las otras especies.

**Mandíbula.-** La fosa masetéica es más profunda, en su porción anterior, que en las demás especies. Su margen anterior está bien delimitado y claramente separado de la muesca para el tendón del m. masetero medial anterior. No se conoce la región condilar de esta especie.

**Serie dentaria.**- Los molares superiores sólo se conocen en avanzado grado de desgaste (Fig. 27). Son semejantes a los de *E. gracilis* y *Eumysops* sp. nov., y más altos que los de *E. laeviplicatus* y *E. chapalmalensis*. Las fosetas y flexos labiales son más estrechos y menos conspicuos que en *E. laeviplicatus* y *E. chapalmalensis*. En vista oclusal, el fondo del hipoflexo es menos penetrante que en las demás especies, y se dirige hacia el paraflexo en todos los molares. El fondo del hipoflexo y el del paraflexo están más separados entre sí que en *E. laeviplicatus*, *E. gracilis* y *Eumysops* sp. nov. Existe un marcado defasaje entre el cierre del mesofléxido y del metafléxido, como en *E. gracilis*. La morfología oclusal de los molares inferiores de *E. formosus* y *E. gracilis* son semejantes, pero en *E. formosus* los fléxidos y fosétidas linguales son menos penetrantes que en *E. gracilis*. Además, en *E. formosus* la profundidad de los fléxidos, en vista lateral, es menor que en *E. gracilis*.

**Postcráneo.**- No se conocen restos postcraneos referibles a esta especie.

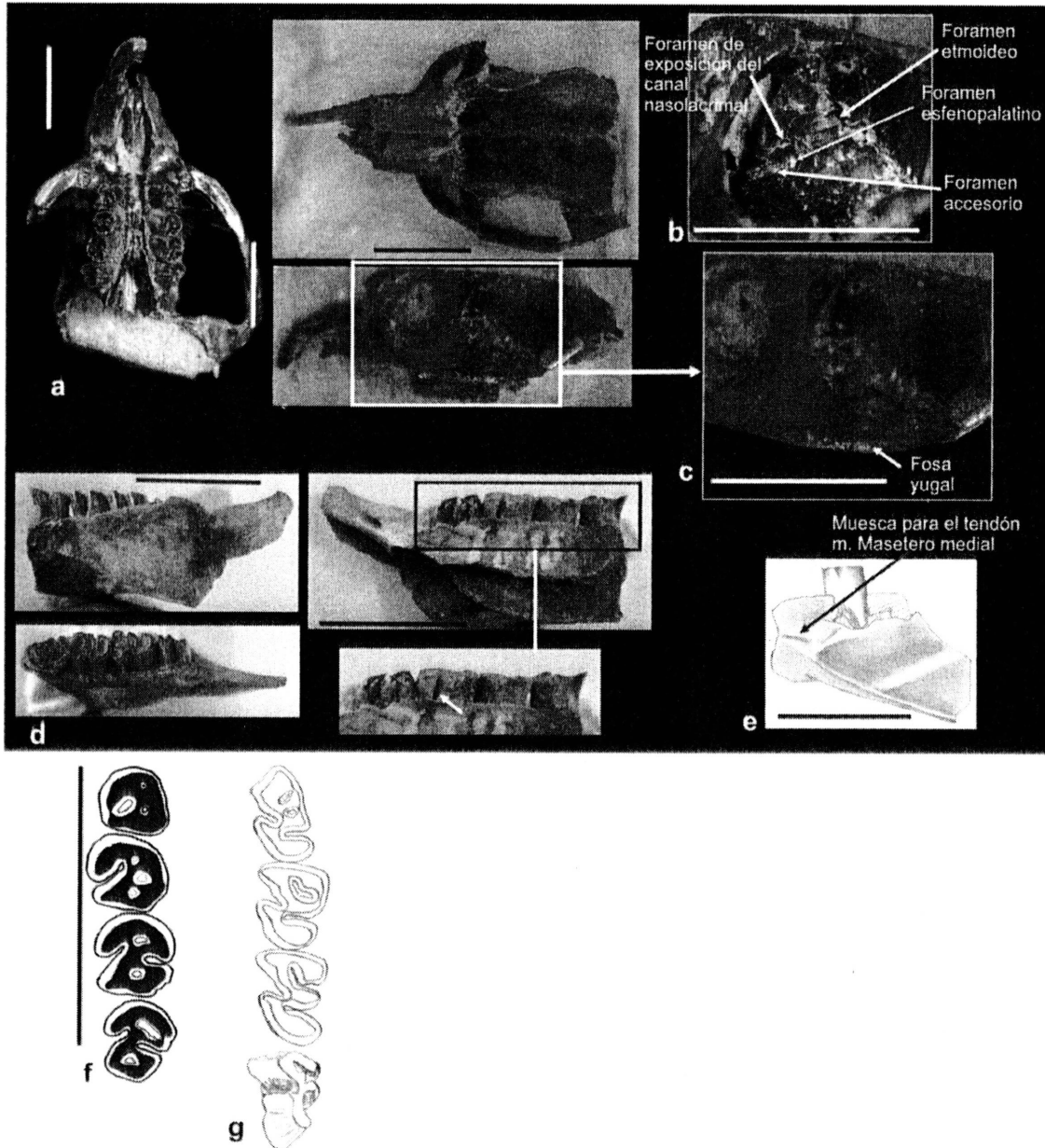


Figura 27. *E. formosus*, a. vista ventral, dorsal y lateral del cráneo MACN-A 7327, holotipo, b. detalle de la región orbital izquierda en vista laterodorsal MACN-A 7327, c. detalle del arco cigomático en vista lateral izquierda MACN-A 7327; d. vista lateral, dorsal y medial de la hemimandíbula izquierda MACN-Pv 7315, la flecha señala el metafléxico, e. vista lateral de la hemimandíbula izquierda MD 9; f. vista oclusal de DP4-M3 izquierdos MACN-A 7327, holotipo, g. vista oclusal de dp4-m3 izquierdos MACN-Pv 7315. Escala: 1 cm. Ver texto para una descripción de los rasgos.

Comentarios:

La especie *Eumysops formosus* está basada en un material craneano, sin mandíbula asociada, descrito e ilustrado por Ameghino (1906: 413, fig. 290). La ilustración corresponde a la serie de molariformes superiores izquierdos. Esta figura es utilizada como

evidencia externa *sensu* CINZ, 2000: 82, la que brinda datos inequívocos que permiten aceptar a MACN 7327-A como holotipo de esta especie por monotipia (CINZ, 2000: 82, artículo 73.1.2). La descripción de *E. (=Proatherura) formosus* realizada por Ameghino (1906) es muy breve y no aporta caracteres diagnósticos de la especie válidos para el contexto sistemático actual.

En la muestra analizada proveniente de Monte Hermoso hay dos morfotipos mandibulares. Uno de ellos es asignado a *E. laeviplicatus*. El restante es asignado a *E. formosus* por su tamaño, morfología mandibular, morfología oclusal, y mayor hipsodoncia; estos caracteres son consistentes con los observados en el resto craneano correspondiente al holotipo (ver arriba). De acuerdo a este criterio, la mandíbula izquierda que Rovereto (1914: 134, fig. 57) asigna a *Eumysops plicatus* (ejemplar MACN 7313) se reasigna a *E. formosus* en este trabajo.

Vucetich y Verzi (1995) extendieron la distribución cronológica de esta especie al Chapadmalalense superior y Barrancalobense, con dudas; en esta revisión se considera a *E. formosus* una especie restringida a la Formación Montehermoso, al menos a los niveles correspondientes al Chapadmalalense inferior (ver Bioestratigrafía).

***E. chapalmalensis* (Rovereto, 1914)**  
Figura 28, 29 y apéndices III, IV, V

1908. *Proaguti chapalmalensis* Ameghino: 424 (*nomen nudum*)  
1914. *Proaguti chapalmalensis* Rovereto: 188, fig. 73  
1914. *Proaguti cavioides* Rovereto: 189  
1965. *Eumysops chapalmalensis*: Kraglievich: 259-266, fig. 2  
2000. *Eumysops* sp. Tauber: 239, fig. 3  
2005. *Eumysops chapalmalensis*: Verzi y Quintana: 310-311 (partim)

**Holotipo:** MLP 15-20a, resto de maxilar izquierdo con la serie molar completa y hemimandíbula izquierda con los m1-3.

**Material referido:** A esta especie se refieren 185 especímenes (ver tipo de material y procedencia en Apéndice I).

**Distribución cronológica y geográfica:** formaciones Chapadmalal, Barranca de los Lobos, Vorohué y San Andrés, Chapadmalalense superior-Sanandresense, Plioceno temprano-Plioceno tardío, acantilados costeros entre Mar del Plata y Miramar, provincia de Buenos Aires; Formación Las Caleras, Chapadmalalense superior, Las Caleras, provincia de Córdoba.

**Diagnosis ampliada:** especie de *Eumysops* de tamaño mediano a grande. Foramen interpremaxilar largo y angosto, cercano posteriormente a los forámenes incisivos. Forámenes incisivos subromboidales, con los márgenes laterales más amplios en la parte media. Lámina del vómer formando parte del septo premaxilar. Porción anterior del puente palatal marcadamente más dorsal respecto de los bordes alveolares de los DP4, formando una fosa profunda sin una cresta media. Foramen esfenopalatino alargado en dirección posterodorsal al nivel de M1-2; foramen accesorio anteroventral a este último, al nivel del M1. Foramen de exposición del canal nasolacrimal, dorsal al foramen esfenopalatino. Lacrimal alargado y angosto. Foramen etmoideo pequeño y posterodorsal respecto de la fenestra posterior al foramen esfenopalatino. Extremo anterior del orbitosfenoides inmediatamente por detrás de esta última fenestra. Frontales levemente hundidos en la porción media entre las órbitas. Senos paranasales bien desarrollados. Apófisis paraorbitaria formada por yugal y escamosal. Fosa yugal amplia, extendida sobre el maxilar inmediatamente por delante de la sutura maxilo-yugal. Foramen masticatorio de gran tamaño. Medialmente a éste, en la sutura palatino-alisfenoides, existe un canal extendido posteriormente hasta un pequeño foramen buccinador. Foramen postglenoideo en la parte anterior de un canal sigmoideo formado entre la apófisis posterior del escamoso

y el MAE. Molariformes superiores con flexos mayormente transversos. Fondo del hipoflexo orientado hacia la cara anterior del molar en M1-2 con fosetas labiales formadas. Molares inferiores con figura oclusal subcuadrangular; cierre de los fléxidos casi sincrónico. Base del incisivo superior al nivel del DP4, posterodorsal a la raíz del cigoma.

**Descripción:** Esta especie es la que alcanza mayor tamaño dentro del género.

#### **Cráneo.-**

*Región rostral.-* El foramen interpremaxilar es largo y amplio, semejante al de *E. formosus*. Los forámenes incisivos se encuentran inmediatamente por detrás del foramen interpremaxilar. Los márgenes anteriores a los forámenes incisivos, por delante de la sutura premaxilo-maxilar son rectos y divergentes. Al igual que en *E. formosus*, la lámina del vómer se dispone al mismo nivel que el septo premaxilar, al menos en la porción adyacente al mismo. La porción anterior del puente palatal es marcadamente más dorsal respecto de los bordes alveolares de los DP4; su extremo anterior, que forma la pared posterior de los forámenes incisivos, no presenta cresta media como en *E. formosus* y *E. gracilis*. Esta morfología es similar a la de *E. formosus*, aunque en *E. chapalmalensis* la parte anterior del puente palatal es más corta. El margen medial de la profunda fosa maxilar forma una lámina orientada ventralmente como en *E. formosus*.

*Región orbital.-* La posición de los forámenes de exposición del canal nasolacrimal, esfenopalatino y accesorio es esencialmente semejante a la observada en *E. formosus*. El foramen etmoideo es pequeño y se encuentra en posición posterodorsal a una gran fenestra posterior al foramen esfenopalatino, que expone parte de los etmoturbinales como sucede en *E. laeviplicatus*. Esto puede observarse, por ejemplo, en MLP 163-S. Los turbinales llegan hasta esta región ya que la placa cribiforme se encuentra aproximadamente al nivel de la mitad de la región orbital. Posteriormente, el punto de contacto de frontal, maxilar y orbitosfenoides se dispone inmediatamente por detrás de la fenestra posterior al foramen esfenopalatino, como sucede en *E. laeviplicatus*. La porción orbital del lacrimal no contacta con el foramen lacrimal. Los senos paranasales forman prominencias visibles externamente sólo en esta especie. La porción anterior de la fosa yugal es dorsal a la sutura maxilo-yugal. Existe una fosa suborbitaria en la porción dorsal del yugal, como en todas las restantes especies, excepto *Eumysops* sp. nov. La porción anterior del yugal asciende en la parte posterior de la barra anteorbitaria, al igual que en *E. formosus*.

*Región basicraneana.-* La disposición de los forámenes en esta región es semejante a la observada en *Proechimys*. El foramen buccinador es redondeado y pequeño, ubicado

posteriormente al foramen masticatorio en la pared lateroexterna de la fosa pterigoidea. El canal anterior a este foramen es poco profundo. El foramen masticatorio es mucho más grande que el buccinador. El foramen postglenoideo se observa en el interior del canal anteroposterior formado entre el escamosal y el MAE. Este foramen abarca casi toda la extensión del canal. Esto es semejante a lo que se observa en *E. laeviplicatus*, aunque en esta última especie esta zona se encuentra parcialmente conservada.

**Bóveda craneana.**- La porción mastoidea de la bula asciende como una cuña, angosta en su base, entre el proceso lateral del supraoccipital y la cresta nugal; es semejante a la observada en *E. laeviplicatus*. El arqueamiento posterior del cráneo está acompañado en algunos casos por parietales abovedados.

**Mandíbula.**- El proceso postcondíleo (MLP 91-IV-6-15, MMP 4201-M) es saliente, y en vista posterior su extremo se orienta ventrolateralmente de modo muy similar a como ocurre en *Clyomys*.

**Serie dentaria.**- Los molares son más altos que los de *E. laeviplicatus* y más bajos que los de *E. gracilis* y *Eumysops* sp. nov. La morfología oclusal se asemeja a la de *E. gracilis*, especialmente en molares con foseta linguales formadas; pero los molares de *E. chapalmalensis* son proporcionalmente más grandes que en esta última especie. El fondo del hipoflexo se dirige al borde anterior del molar en los M1-2 con fosetas labiales formadas, como ocurre en *E. laeviplicatus*. El fondo del hipoflexo y el del paraflexo están más separados entre sí que en *E. laeviplicatus*, *E. gracilis* y *Eumysops* sp. nov. Cuando emerge el M3, el DP4 ya tiene formada la anterofoseta como en las demás especies, excepto *E. laeviplicatus*, en donde el anteroflexo es más persistente. En *E. chapalmalensis*, cuando las fosetas labiales están formadas en el M1, el hipoflexo es poco profundo en vista lateral y está próximo a cerrarse (hipofoseta); en *E. gracilis*, en cambio, el hipoflexo es más profundo y sin indicios de cierre. Por otro lado, en el momento en que comienza a cerrar el hipoflexo en el M2, en el M1 sólo persisten las hipo- y mesofosetas; en *E. laeviplicatus*, en cambio, además de la hipofoseta, persisten dos fosetas labiales alargadas, y en *E. gracilis* y *Eumysops* sp. nov. sólo persiste la hipofoseta. Los molares inferiores de *E. chapalmalensis* poseen figura oclusal subcuadrangular, con los lófidios mayormente transversos; los meta- y mesofléxidos cierran casi sincrónicamente, como ocurre en *E. laeviplicatus* y *Eumysops* sp. nov. En *E. chapalmalensis*, el hipofléxido es profundo y no muestra evidencias de su cierre cuando las fosétidas linguales del m1 están formadas; en *E. laeviplicatus* en similar estadio de desgaste, la hipofosétida está cerrada o cerca de formarse.

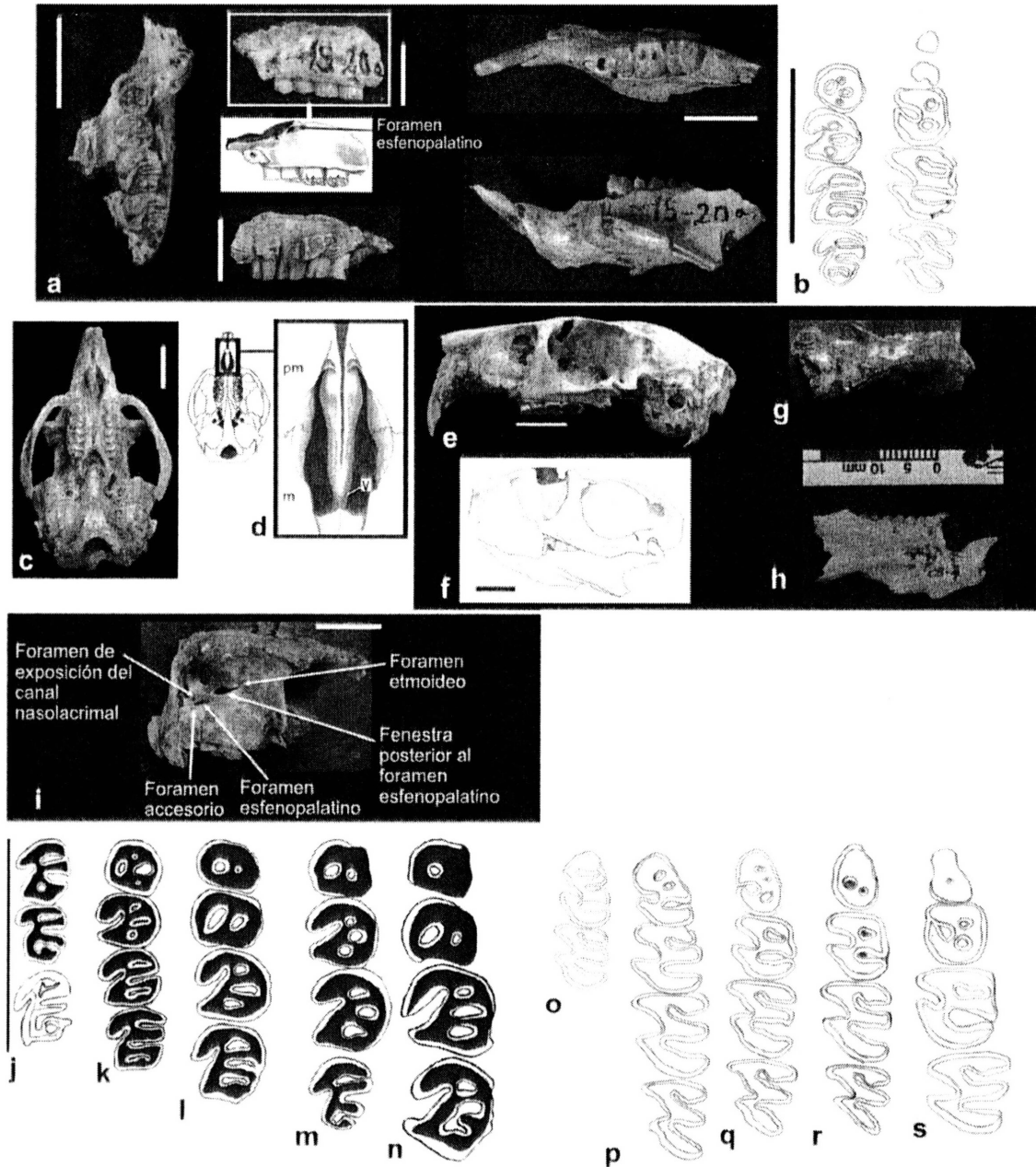


Figura 28. *E. chapalmalensis*, a. vista ventral, lateral y medial del maxilar izquierdo, y vista dorsal y lateral de la hemimandíbula izquierda MLP 15-20a, holotipo, b. vista oclusal de DP4-M3 y m1-3 izquierdos MLP 15-20a, holotipo; c. vista ventral del cráneo MMP 834-M, d. detalle de los forámenes incisivos, pm, premaxilar, m, maxilar, v, vómer; e. vista lateral del cráneo MMP 4201-M; f. vista lateral del cráneo y de la mandíbula articulados MMP 1053-M; g. vista lateral de la hemimandíbula derecha MMP 4201-M; h. vista lateral de la hemimandíbula derecha MMP 03-1; i. vista posterodorsal de la órbita izquierda. Vista oclusal de los molares superiores e inferiores ordenados de acuerdo a su estado de desgaste, j, DP4-M2 izquierdos, k-n DP4-M3 izquierdos, o, dp4-m1 izquierdos, p-s dp4-m3 izquierdos, j. MMP 4172-M, k. MMP 834-M, l. MMP 832-M, m. MMP 568-S, n. MMP 03-1, o. MMP 634-M, p. MMP 623-M (invertido), q. MACN-Pv 10963, r. MMP 595-M (invertido), s. MMP 1670-M (invertido). Escala: 1 cm. Ver texto para una descripción de los rasgos.

Los materiales provenientes de las formaciones Vorohué y San Andrés presentan algunas diferencias con respecto a los de la Formación Chapadmalal. Estas diferencias incluyen mayor tamaño e hipsodoncia. Los materiales de esta especie registrados en las Formaciones Vorohué y San Andrés son de mayor tamaño. La mayor hipsodoncia modifica la disposición de los forámenes en la región orbital por influencia del empuje de los alvéolos dentarios; especialmente, el foramen esfénopalatino se hace más vertical; esto se observa en (MLP 96-II-2-1). Un cambio similar ocurre independientemente en especies de las familias Octodontidae y Ctenomyidae, también por influencia del empuje de los alvéolos dentarios (e.g. Verzi, 2001, 2008).

**Postcráneo.**- Para esta especie se conoce casi la totalidad del esqueleto, sobre el cual se ha basado la descripción del género provista en el apartado 3.1 (Fig. 29).

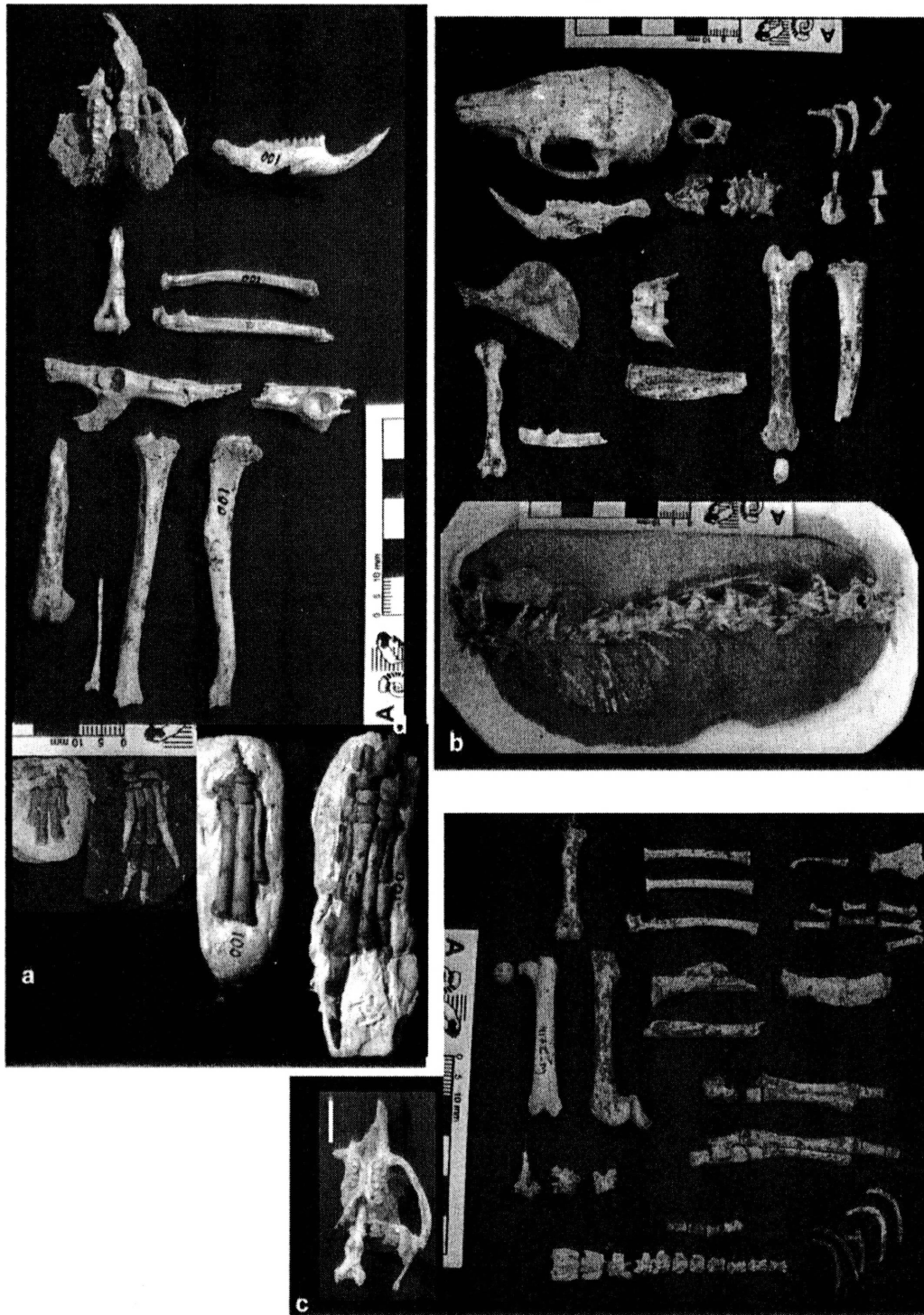


Figura 29. Ejemplares con mejor representación de elementos esqueléticos de *E. chapalmalensis*, a. MACN-Pv 100, b. MMP 4201-M, c. MMP 4172-M. a. porción anterior de cráneo, hemimandíbula derecha, porción distal de húmero derecho, radio y ulna derechos, pelvis derecha e izquierda (parciales), porción distal de fémur izquierdo, porción distal de fibula derecha y tibia derecha e izquierda, autopodios anteriores y posteriores, b. cráneo, hemimandíbula izquierda, atlas, axis, vértebras cervicales (parcial), y primera sacra, manubrio del esternón, esternobras y costillas, escápula izquierda, húmero izquierdo, radio y ulna derechos, porción anterior de pelvis, fémur derecho, porción proximal de tibia derecha, rótula, vértebras torácicas y lumbares c. cráneo, húmero derecho, ambos radios, ulna derecha, clavícula, porción de escápula derecha, metacarpos (parcial), fémures izquierdo y derecho, porción de pelvis derecha e izquierda, porción de tibia, autopodios posteriores (parciales), vértebras torácicas, lumbares, sacras y caudales (parcial), costillas.

Comentarios:

"*Proaguti*" *chapalmalensis*, definida originalmente por Ameghino, fue sinonimizada con *Eumysops laeviplicatus* por Kraglievich (1957). Sin embargo, posteriormente Kraglievich (1965) volvió a utilizar el nombre *E. chapalmalensis* entre las seis especies que reconoce para *Eumysops*. Incluso mencionó la subespecie *E. chapalmalensis mendocinus* para las Huayquerías de Mendoza (Kraglievich, 1965: 259). Esta subespecie nunca fue descrita, ni se le asignó ningún material, por lo que es considerada *nomen nudum*. Vucetich y Verzi (1995) sinonimizaron, con dudas, esta especie con *E. laeviplicatus*.

De acuerdo con observaciones de Rovereto (1914), *Eumysops cavioides* podría representar un sinónimo de *E. chapalmalensis*. Ameghino (1908: 424) erigió el nombre *Eumysops cavioides*, pero este taxón no se encuentra figurado ni descrito, por lo que también representa un *nomen nudum*. Posteriormente, Rovereto (1914) describió la especie "*Proaguti*" *cavioides* y brindó escasos caracteres diagnósticos, pero destacando que la serie superior difiere poco de aquella de la especie tipo del género "*Proaguti*" *chapalmalensis*. Sin embargo, tampoco existen ilustraciones del material estudiado por Rovereto, por lo que es imposible también en este caso asignar un material a este taxón. De este modo, la inclusión de *Eumysops* (= *Proaguti*) *cavioides* Rovereto (1914) en la sinonimia de *E. chapalmalensis* es de carácter tentativo.

Kraglievich (1965) propuso una serie filética de *Eumysops* formada por las especies *E. formosus* - *E. chapalmalensis* - *E. paracavioides* y enfatizó la existencia de una intergradación entre las dos últimas. De acuerdo a características sugeridas, es posible que Kraglievich (1965) haya asignado el nombre específico *E. paracavioides* a los materiales de mayor tamaño y desgaste de la especie *E. chapalmalensis* sin tener en cuenta diferencias debidas a ontogenia. Más allá de esto, *E. paracavioides* no fue definida formalmente por Kraglievich (1965), quien no brindó una descripción de la misma ni le asignó un material tipo, por lo que representa un *nomen nudum*. La invalidez de esta especie fue advertida por Verzi y Quintana (2005).

De acuerdo a las ilustraciones del material de Formación Las Caleras (Plioceno temprano-tardío), Córdoba, brindadas por Tauber (2000), asignamos este material a *E. chapalmalensis*.

*Eumysops gracilis* (Rovereto, 1914)

Figura 30 y apéndices III, IV, V

1908. *Proaguti gracilis* Ameghino: 424 (*nomen nudum*)  
 1908. *Proaguti complicatus* Ameghino: 424 (*nomen nudum*)  
 1914. *Proaguti gracilis* Rovereto: 190  
 1914. *Proaguti complicatus* Rovereto: 190  
 1957. *Proaguti gracilis*: Kraglievich: 37-38.  
 1957. *Proaguti complicatus*: Kraglievich: 37-38.  
 2005. *Eumysops* sp. Vucetich, Vieytes, Verzi, Noriega y Tonni: 59-60.  
 2007. *Eumysops* sp. Candela, Noriega y Reguero: 479-480, fig. 7.

**Holotipo:** MACN-A 53-2. Resto mandibular izquierdo muy fragmentado con los m1-3.

**Material referido:** *Restos craneanos* MACN-Pv 17320, MACN-Pv 17846, MACN-Pv 19319, MACN-Pv 19335, MACN-Pv 17938, MMP 264-?, MMP 323-S, MMP 410-M, MMP 504-M, MMP 798-M, MMP 799-M, MMP 1058-M, MMP 2365-M, MMP 2077-M, MLP 62-VII-27-75, MLP 62-VII-27-77, MLP 62-VII-27-96, MLP 91-IV-5-190, MLP 91-IV-5-224, MLP 94-VI-5-7b, MLP 91-IV-5-191, MLP 91-IV-6-1, MLP 91-IV-6-8, MLP 97-V-1-14, MLP 97-V-1-15. *Restos mandibulares* MACN-Pv 5839, MACN-Pv 5912, MACN 6012 (holotipo de *P. complicatus*), MACN-Pv 9808, MACN-Pv 10245, MACN-Pv 10373, MACN-Pv 14289, MACN-Pv 17772, MACN-Pv 17840, MACN-Pv 17849, MACN-Pv 17905, MACN-Pv 19433, MACN 19449, MACN 19455, MACN 19479, MACN 19531, MACN 19532, MMP 264-S, MMP 403-M, MMP 451-S, MMP 628-M, MMP 636-M, MMP 782-M, MMP 798-M, MMP 559-M, MMP 405-M, MMP 1342-M, MMP 2055-M (ver tipo de material y procedencia en el Apéndice I).

**Distribución cronológica y geográfica:** Formaciones Chapadmalal, Barranca de Los Lobos, Vorohué y San Andrés, Chapadmalalense superior-Sanandresense, Plioceno temprano-Plioceno tardío; acantilados costeros entre Mar del Plata y Miramar, provincia de Buenos Aires; Formaciones Alvear y Hernandarias, Plio-Pleistoceno; Diamante, provincia de Entre Ríos.

**Diagnosis:** la especie más pequeña del género. Foramen interpremaxilar pequeño, separado ligeramente de los forámenes incisivos. Contorno de los forámenes incisivos, ovalado. Septo premaxilar abarcando todo el largo del foramen, formado exclusivamente por premaxilares. Porción anterior del puente palatal al mismo nivel o sólo ligeramente más dorsal respecto de los bordes alveolares de los DP4; su extremo anterior, vertical y sin

cresta media. Foramen esfenopalatino alargado en los juveniles y redondeado en los adultos. Foramen etmoideo pequeño. Porción orbital del lacrimal alcanzando el borde del foramen lacrimal. Apófisis paraorbitaria formada por el yugal. Porción anterior de la fosa yugal, posterior a la sutura maxilo-yugal. Fosa yugal corta en la porción posterior del yugal. Proceso yugal inferior bien desarrollado y dirigido hacia atrás, levemente por delante de la apófisis paraorbitaria. Borde inferior del cigoma recto. Foramen masticatorio y/o buccinador formando un tubo lateroventral al foramen oval. Receso epitimpánico pequeño. Foramen postglenoideo pequeño. La extensión lateral del supraoccipital en la región auditiva no sobrepasa la mitad dorsal del MAE. Foramen estilomatoideo oculto entre la extensión lateral del supraoccipital y el MAE. Base de la porción mastoidea de la bula ancha y con un borde horizontal marcado en su base. Puente palatal angosto. Molariformes superiores de corona alta, con morfología oclusal muy similar a la de *E. chapalmalensis*, pero aproximadamente de la mitad del tamaño. Molares inferiores subrectangulares a cuadrangulares. dp4 con el cierre del antero- y mesofléxido casi simultáneo. En m1-m3 el cierre del metafléxido es posterior al del mesofléxido; unión del metalofúlido I con el protocónido muy estrecha; mesofosétida de forma arriñonada; posterolofido marcadamente oblicuo en juveniles y transversal en molares con mayor desgaste.

Descripción: Es la especie más pequeña del género.

#### **Cráneo.-**

*Región rostral y orbital.-* El foramen premaxilar es pequeño y se encuentra ligeramente separado de los forámenes incisivos. El septo premaxilar está formado sólo por los premaxilares; el vómer está en posición dorsal al septo y no interviene en su formación. Los márgenes anteriores de los forámenes incisivos, por delante de la sutura premaxilo-maxilar, son rectos y divergentes. La porción anterior del puente palatal se dispone al mismo nivel, o sólo ligeramente más dorsal, respecto de los bordes alveolares de los DP4; su extremo anterior, que forma la pared posterior de los forámenes incisivos, está bien definido por una pared vertical de los maxilares, y no posee cresta media como en *E. formosus* y *E. chapalmalensis*. El margen medial de la moderadamente profunda fosa maxilar forma un borde orientado medialmente o ventromedialmente como en *E. laeviplicatus* y *Eumysops* sp. nov. El foramen esfenopalatino es alargado en los juveniles, porque el alvéolo del M1 invade la órbita, y redondeado en los adultos cuando los molares, más bajos, ya no invaden la órbita. El foramen esfenopalatino es más pequeño en esta

especie que en *E. chapalmalensis*, llegando a ser casi de igual tamaño que los forámenes de exposición del canal nasolacrimal y accesorio. El foramen de exposición del canal nasolacrimal es dorsal al foramen esfenopalatino. La porción orbital del lacrimal alcanza el borde del foramen lacrimal.

*Región cigomática y basicraneana.* La porción anterior del yugal es marcadamente ascendente en la parte posterior de la barra anterorbitaria, y la proyección posterior del maxilar, dorsal al yugal, está muy reducida como en *Eumysops* sp. nov. La fosa yugal está bien desarrollada y es más posterior que en el resto de las especies. La porción anterior de la fosa yugal es posterior a la sutura maxilo-yugal. El borde ventral del cigoma es recto, ya que la apófisis yugal inferior está dirigida posteriormente. Existe una fosa suborbitaria en la porción dorsal del yugal, al igual que en las restantes especies, excepto *Eumysops* sp. nov. Por delante de la bula hay una pequeña concavidad que incluye a la fosa postglenoidea y a la apófisis postglenoidea. El foramen postglenoideo es pequeño, con el borde dorsal subhorizontal y el ventral convexo.

**Mandíbula.-** La morfología de la muesca para el tendón del m. masetero medial anterior y del origen de la cresta masetérica es semejante a la de *E. formosus*, aunque en esta última la cresta es más saliente. La región condilar no se encuentra preservada en los materiales asignados a esta especie. Existe cierta variabilidad en la morfología mandibular de esta especie; la hemimandíbula izquierda MMP 2055-M de Formación San Andrés presenta un cresta masetérica más saliente, y la mandíbula es más alta a nivel de m1-2, que en los materiales provenientes del Chapadmalalense.

**Serie dentaria.-** Los molares superiores poseen una morfología oclusal muy semejante a la de *E. chapalmalensis*, pero son aproximadamente de la mitad del tamaño que en esta última especie. Los molares de *E. gracilis* presentan el fondo del hipoflexo dirigido hacia el paraflexo, y los fondos de ambos flexos son muy cercanos; esta morfología es similar a la de *E. laeviplicatus* y *Eumysops* sp. nov. En vista oclusal, el hipoflexo es muy penetrante en molares con fosetas labiales formadas. Este flexo es muy profundo en vista lingual cuando las fosetas labiales del M1 están formadas; se transforma en hipofoseta cuando el M2 posee fosetas labiales formadas. La morfología de los molares inferiores se asemeja a la de *E. formosus* en que su metafléxico es marcadamente más persistente que el mesofléxico; A diferencia de esta última especie, los fléxicos son más persistentes, y son más penetrantes en vista oclusal, especialmente el mesofléxico.

**Postcráneo.-** Como ocurre con los restos craneomandibulares, las porciones preservadas de las extremidades anteriores y posteriores son de menor tamaño que en el

resto de las especies, y presentan la morfología ya descrita para el género. La cabeza del radio se preservó sólo parcialmente en el material MMP 798-M; ésta parece ligeramente suboval, a diferencia de *E. laeviplicatus* y *E. chapalmensis* en las cuales es subrectangular.

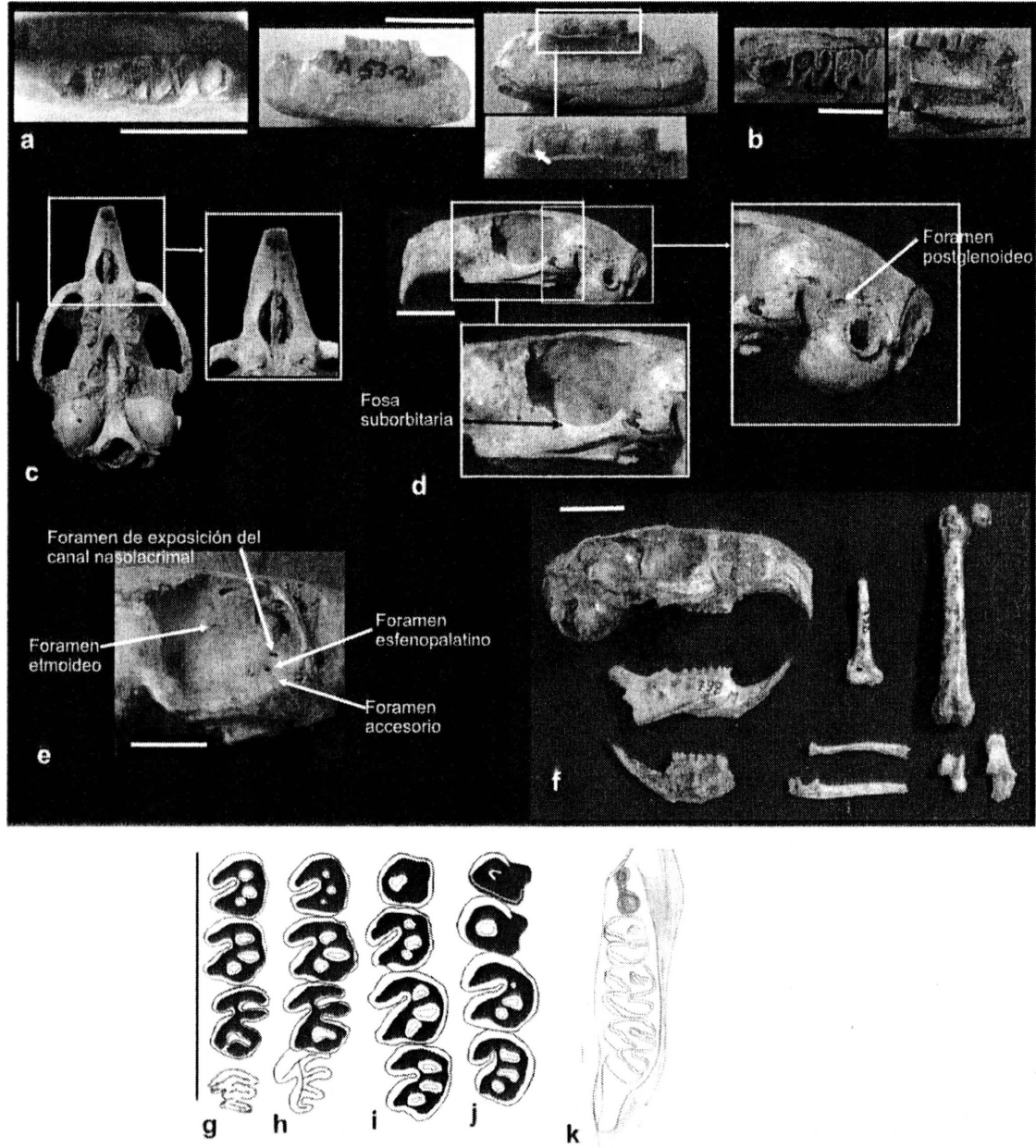


Figura 30. *E. gracilis*, a. vista dorsal, medial y lateral de la hemimandíbula izquierda MACN MACN-A 53-2, holotipo con m1-3, la flecha señala el metafléxido, b. vista dorsal y medial de la hemimandíbula izquierda MACN 6012 (holotipo de *P. complicatus*), c. vista ventral de cráneo y detalle de la región rostral MMP 410-M, d. vista lateral del cráneo y detalle del arco cigomático y de la bóveda craneana MMP 1058-M, e. detalle de la región orbital derecha MMP 1058-M, f. vista lateral del cráneo y de las hemimandíbulas derecha e izquierda (parcial), porción distal del húmero derecho, porción proximal del radio y de la ulna derechos, fémur, astrágalo y calcáneo derechos, g-j. vista oclusal de los DP4-M3 izquierdos ordenados según su estado de desgaste, g. MMP 325-S, h. MMP 504-M, i. MLP 62-VII-27-75 (invertido), j. MMP 410-M, k. vista oclusal de m1-m3 izquierdos MACN-A 53-2 holotipo. Escala: 1 cm.

### Comentarios:

Ameghino (1904) no brindó descripción de esta ni de ninguna de las restantes cuatro especies que asignó al género "*Proaguti*". Posteriormente Rovereto (1914) describió brevemente "*P.* *gracilis*", "*P.* *complicatus*" y "*P.* *intermixtus*". En la descripción del resto mandibular asignado a "*P.* *gracilis*", este último autor señala que el último lofo del último molar "... es mucho menos ancho que el anterior, y más entrado externa e internamente." Esta descripción concuerda tanto con el material MACN-A 53-2, tipo de la especie "*P.* *gracilis*", como también con el material tipo de "*P.* *complicatus*" MACN 6012; asimismo, aunque este carácter depende en parte del grado de desgaste de la serie molar, lo encontramos en la mayoría de los materiales que se asignan aquí a *E. gracilis*. Dado que no existen diferencias morfológicas que lo justifiquen, consideramos, a "*P.* *complicatus*" sinónimo de *E. gracilis*, coincidiendo con Rovereto (1914: 190).

Los materiales de *Eumysops* sp. CICyTTP-PV-M-1-18 y 98 provenientes de las formaciones Hernandarias (Pleistoceno) y Alvear (Plioceno tardío) (provincia de Entre Ríos), respectivamente, ilustrados en los trabajos de Vucetich *et al.* (2005) y Candela *et al.* (2007), son asignados aquí a *E. gracilis*. Esto es parcialmente coincidente con la propuesta de Candela *et al.* (2007) en la aceptación de que este material es similar a lo que Rovereto (1914) llamó *P. complicatus*. Sin embargo, a diferencia de lo propuesto en el presente trabajo, Candela *et al.* sugieren que esta última especie sería sinónimo de *E. formosus*.

***Eumysops* sp. nov.**  
Figura 31 y Apéndices III, IV, V

2005. *Eumysops* sp. Verzi y Quintana: 310-316 (partim)

**Holotipo:** MMP 482-S, maxilar con ambas series de molares completas, parte del arco cigomático derecho y fragmentos del izquierdo; rama mandibular derecha con serie dentaria completa. Porción acetabular de la pelvis izquierda; fémur izquierdo sin epífisis distal; metatarso III derecho. Baliza San Andrés, Partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires; Formación San Andrés, Marplatense tardío, Sanandresense, Plioceno tardío.

**Hipodigma:** el holotipo y los siguientes ejemplares: *restos craneanos*, MACN 19700, MACN 19701, MMP 484-S, MMP 1052-M, MMP 1055-M, MMP 1056-M; *resto mandibular*, MACN 19702 (ver tipo de material y procedencia de cada resto en el Apéndice I).

**Distribución cronológica y geográfica:** Formaciones Vorohué (Vorohuense) y San Andrés (Sanandresense), Plioceno tardío; acantilados costeros entre Mar del Plata y Miramar, provincia de Buenos Aires.

**Diagnosis:** especie de *Eumysops* de tamaño medio. Foramen interpremaxilar muy angosto. Forámenes incisivos con márgenes laterales rectos a subparalelos. Porción más robusta del septo premaxilar formada por premaxilares; posterodorsalmente el vómer completa el septo. Porción anterior del puente palatal al mismo nivel o sólo ligeramente más dorsal respecto de los bordes alveolares de los DP4; su extremo anterior presenta cresta media. Porción anterior de la fosa yugal, posterior a la sutura maxilo-yugal. Margen dorsal del extremo anterior de la fosa yugal fuertemente ascendente. Fosa suborbitaria en la porción dorsal del yugal, ausente. Apófisis paraorbitaria formada por el escamoso. Apófisis yugal inferior al nivel de la mitad de la órbita. Foramen masticatorio lateroanterior al oval. Foramen buccinador representado por un tubo lateroventral al foramen oval. Mandíbula robusta. Fosa para inserción del tendón del m. masetero medial anterior y porción anterior de la cresta masetérica salientes; fosa masetérica profunda. Hipoflexo de los molariformes superiores muy entrante; protocono muy amplio, abarcando la mitad lingual del molar. Anterolofos marcadamente más cortos que los demás lófos. Parafoseta más efímera que en

las demás especies. Molariformes inferiores angostos y con esmalte delgado.

**Descripción:** Esta especie posee una morfología peculiar en el contexto del género; posee un cráneo de tamaño mediano pero robusto, y la morfología molar es claramente diferente a la de las restantes especies.

#### **Cráneo.-**

*Región rostral.-* El rostro sólo está conservado en el juvenil MMP 1052-M. El foramen interpremaxilar es alargado y angosto; por detrás, los premaxilares conforman una cuarta parte de la porción ventral del rostro por delante de los forámenes incisivos. Los márgenes anteriores de los forámenes incisivos, por delante de la sutura premaxilomaxilar, son rectos y divergentes como en las demás especies, excepto *E. laeviplicatus*. La porción anterior del puente palatal se dispone al mismo nivel o sólo ligeramente más dorsal respecto de los bordes alveolares de los DP4; el extremo anterior del puente palatal es vertical y presenta una cresta media como en *E. laeviplicatus*. El margen medial de la moderadamente profunda fosa maxilar forma un borde orientado medialmente o ventromedialmente, como en *E. laeviplicatus* y *E. gracilis*.

*Regiones orbital y cigomática.-* La región orbital está conservada solamente en el juvenil MMP 1052-M, el cual muestra la órbita invadida por el alvéolo del M1, y por lo tanto esta región está modificada por la base de los molares. Los forámenes esfenopalatino y accesorio se disponen en una hendidura levemente oblicua en dirección posterodorsal. El foramen etmoideo parece ser pequeño; no existe fenestra posterior al foramen esfenopalatino, y los forámenes, accesorio, esfenopalatino y de exposición del canal nasolacrimal se encuentran en la porción anterior de la órbita, inmediatamente por delante del alvéolo del M1. El arco cigomático es marcadamente más robusto que en las demás especies. La barra anteorbitaria es ancha. La porción anterior del yugal es marcadamente ascendente en la parte posterior de la barra anteorbitaria, y la proyección posterior del maxilar dorsal al yugal está muy reducida como en *E. gracilis*. La fosa yugal es profunda y su porción anterior es marcadamente alta, de morfología semejante a la que presentan *Clyomys* y *Euryzygomatomys*. Dicha parte anterior de la fosa se dispone posteriormente a la sutura maxilo-yugal como en *E. gracilis*. La superficie ventral del arco cigomático correspondiente al origen del m. masetero lateral incluye también al yugal, además del maxilar; en las otras especies esta área está restringida al maxilar.

*Región basicraneana y bóveda craneana.-* están muy deterioradas en el único ejemplar que las conserva, el MMP 1052-M. A pesar de esto, se puede observar que las bulas auditivas son redondeadas y de tamaño pequeño.

**Mandíbula.-** La muesca para el tendón del m. masetero medial anterior es muy saliente, tiene una superficie muy rugosa y es tan prominente como el origen de la cresta masetérica. La fosa masetérica es más profunda que en las demás especies. La región condilar no se ha preservado.

**Serie dentaria.-** Los molares son tan altos como los de *E. gracilis*. La morfología oclusal es netamente diferente a la de las demás especies. El anterolofos es marcadamente más corto que los demás lofos, por lo que la porción anterior de los molares con fosetas labiales formadas es más estrecha, y su borde anterolabial más curvo. La parafoseta es más efímera que en las demás especies. El protocono es más amplio, en cualquier estado de desgaste, que en las demás especies. El hipoflexo es muy penetrante en vista oclusal. El M3 presenta cierta evidencia de reducción, ya que los últimos dos lofos son muy cortos. El fondo del hipoflexo se orienta hacia el paraflexo, o se dispone por detrás de éste; los fondos de ambos flexos son muy cercanos como en *E. laeviplicatus* y *E. gracilis*. Los molariformes inferiores son más estrechos, en relación a su largo anteroposterior, que en las demás especies, y la cara labial es más recta. Los lófidos son más cortos que los de las demás especies. El incisivo inferior describe una curva más cerrada, por lo que su base, y el foramen mandibular que la acompaña, son más anteriores que en las demás especies, en las que se ubican más próximos a la porción posterior del m3.

**Posteráneo.-** Los restos postcraneos del holotipo consisten en fragmentos que no permiten diferenciarlos de otras especies. Para esta especie sólo se conoce parte de la cintura pélvica y miembro posterior. El fémur de un individuo adulto de esta especie es más grácil que el de un individuo de igual tamaño y grado de desgaste dentario equivalente de la especie *E. chapalmalensis*. Además, la diáfisis es de sección subrectangular, aplanada anteroposteriormente. Presenta un tercer trocánter (Horovitz, 1991) formando una apófisis muy desarrollada, más sobresaliente y distalizada en comparación con las restantes especies. El trocánter mayor no sobrepasa la cabeza del fémur.

**Comentarios:** Esta especie está basada en materiales que no habían sido descriptos ni ilustrados previamente. Verzi y Quintana (2005) mencionan para la Formación San Andrés al 'morfotipo 2' (= *E. laeviplicatus*=*E. chapalmalensis*?) y 'morfotipo 3' (= *E. cavioides*?) de Vucetich y Verzi (1995). Los materiales listados por Verzi y Quintana (2005), MMP 482-S, MMP 484-S, MMP 1052-M, MACN 19700, MACN 19701, MACN 19702 (ver Apéndice I) son asignados a *Eumysops* sp. nov.; los restantes materiales mencionados en dicho trabajo son reasignados aquí a la especie *E. chapalmalensis* y a *E. gracilis* (MMP

2055-M).

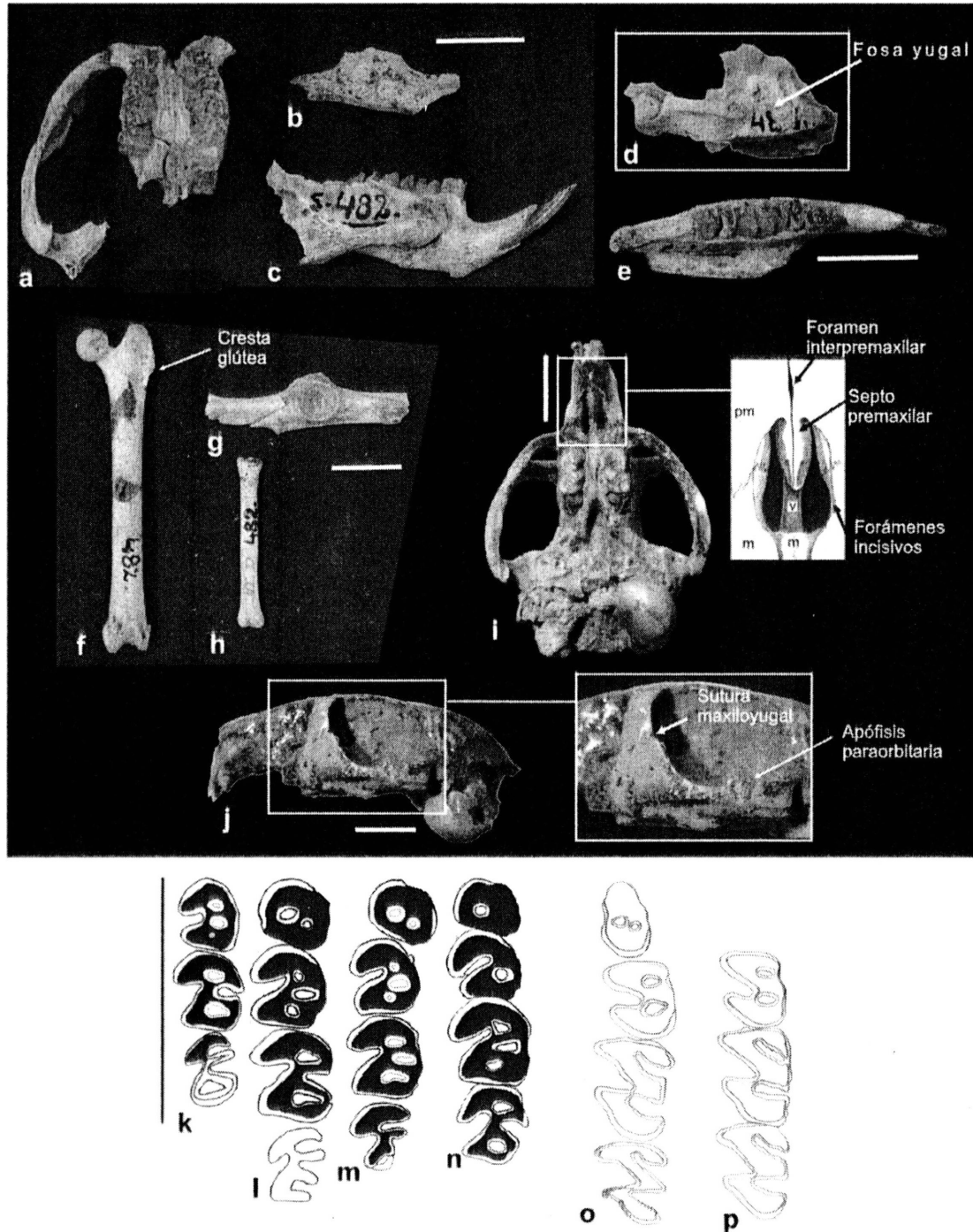


Figura 31. *Eumysops* sp. nov., a-h. MMP 482-S holotipo, a. vista ventral del cráneo, b. porción del arco cigomático izquierdo, c. vista lateral de la hemimandíbula derecha, d. detalle en vista lateral del arco cigomático derecho, e. vista dorsal de la hemimandíbula derecha, f. vista anterior del fémur izquierdo, g. porción de la pelvis derecha, h. vista dorsal de metatarso III de MMP 482-S holotipo; i. vista ventral del cráneo y detalle de los forámenes incisivos MMP 1052-M, pm, premaxilar, m, maxilar, v, vómer; j. vista lateral izquierda del cráneo y detalle del arco cigomático MM P 1052-M. Vista oclusal de molares superiores e inferiores ordenados de acuerdo a su estado de desgaste, k. DP4-M2 MMP 1052-M, l-n. DP4-M3, l. MMP 1056-M, m. MMP 1055-M, n. MMP 482-S (holotipo), o. dp4-m3 MMP 482-S (holotipo), p. m1-3 MACN-Pv 19702. Escala: 1 cm.

**"*Eumysops*" *intermixtus* (Rovereto, 1914)**

1908. *Proaguti intermixtus* Ameghino: 424 (*nomen nudum*)

1914. *Proaguti intermixtus* Rovereto: 190

1957. *Eumysops intermixtus* Kraglievich: 37

Comentarios: Esta especie fue nominada por Ameghino (1908), pero al no brindar una descripción de la misma, ésta toma la categoría de *nomen nudum*. Posteriormente, el nombre fue validado mediante la descripción de Rovereto (1914: 190): "Los dientes inferiores tienen forma redondeada, pero carecen de la lesión en el lado interior y presentan apenas visible sólo en la parte de arriba, hacia la corona, la correspondiente al lado exterior. Falta sobre todo la lesión posterior del lado interno del último diente inferior". Se infiere que el material conserva más de un molar inferior, posiblemente muy desgastados. No pudo encontrarse un resto que pueda vincularse a esta descripción; por otro lado, dicha descripción resulta insuficiente tanto para relacionar este nombre con las especies reconocidas de *Eumysops*, como para desvincularlo de ellas. Por esto, "*Eumysops*" *intermixtus* posee al momento sólo un estatus de nombre disponible.

### 3.3. ESPECIES ORIGINALMENTE ASIGNADAS A *Eumysops*, EXCLUIDAS DEL GÉNERO.

A continuación se detalla cada una de las especies nominales no asignadas a *Eumysops* (Tabla 4). Su reasignación fue propuesta previamente en algunos casos, o bien se realiza de acuerdo a los resultados de este trabajo; dichas especies se ordenan a continuación por épocas y se discute su estatus taxonómico.

Tabla 4: Especies nominales del género *Eumysops*; en recuadro gris, especies aceptadas en esta tesis como integrantes del género; ver arriba.

<u>Mioceno</u>	11. <i>E. formosus</i> Ameghino, 1906
1. <i>E. parvulus</i> Rovereto, 1914	12. <i>E. chapalmalensis</i> (Rovereto, 1914)
2. <i>E. ponderosus</i> Rovereto, 1914	13. <i>E. cavioides</i> (Rovereto, 1914)
3. <i>E. intermedius</i> Rovereto, 1914	14. <i>E. gracilis</i> (Rovereto, 1914)
4. <i>E. parvidens</i> Rovereto, 1914	15. <i>E. complicatus</i> (Rovereto, 1914)
5. <i>E. serridens</i> Rovereto, 1914	16. <i>E. intermixtus</i> (Rovereto, 1914)
6. <i>E. parodii</i> Kraglievich, 1945	17. ? <i>E. incertus</i> Rusconi, 1935
7. " <i>E. scalabrinianus</i> " (Kraglievich, 1965)	18. " <i>E. paracavioides</i> " Kraglievich, 1965
<u>Plioceno</u>	19. <i>Eumysops</i> sp. Tauber, 2002
8. <i>E. laeviplicatus</i> Ameghino, 1888	20. <i>Eumysops</i> sp. Candela <i>et al.</i> 2007
9. <i>E. plicatus</i> Ameghino, 1888	<u>Pleistoceno</u>
10. <i>E. robustus</i> Ameghino, 1888	21. <i>Eumysops</i> sp. Vucetich <i>et al.</i> , 2005

#### 3.3.1. Mioceno tardío

De las seis especies asignadas al género *Eumysops* para el Mioceno tardío de las provincias de Mendoza, Catamarca (Rovereto, 1914) y Entre Ríos (Kraglievich, 1945), dos han sido formalmente transferidas a otros géneros de las familias Echimyidae (Vucetich, 1995) y Octodontidae (Verzi *et al.*, 1999). Las restantes, aunque no formalmente, también han sido reasignadas a otros géneros (Kraglievich, 1957; Bond, 1977; Olivares *et al.*, 2005). A continuación se comentan brevemente.

#### Familia Octodontidae

*Neophanomys biplicatus* Rovereto, 1914

Figura 32a

1914. *Neophanomys biplicatus* Rovereto: 60-61, fig. 26

1914. *Eumysops parvidens* Rovereto: 219, fig. 87

1965. *Cercomys parvidens*: Kraglievich: 262

1999. *Neophanomys biplicatus*: Verzi, Montalvo y Vucetich: 84, fig. 2A

#### Comentarios:

El holotipo de "*Eumysops*" *parvidens* (MACN 8565-Pv) proviene de la Formación Tunuyán (Huayquerías de San Carlos, provincia de Mendoza; Mioceno tardío-Plioceno temprano; Verzi *et al.*, 1999). Dicho ejemplar, el único conocido, fue reinterpretado como un individuo juvenil de la especie de Octodontidae *Neophanomys biplicatus* (Verzi *et al.*, 1999).

### Familia Echimyidae

#### *Theridomysops parvulus* (Rovereto, 1914)

##### Figura 32b

1906. *Theridomysops* sp. Ameghino, 1906 (*nomen nudum*)

1914. *Eumysops parvulus* Rovereto: 68, fig. 33

1977. *Carterodon parvulus*: Bond: 312

1995. *Theridomysops parvulus*: Vucetich: 168, fig. 1C.

### Comentarios:

El nombre del género *Theridomysops* fue propuesto por Ameghino (1906), pero sin brindar una descripción del mismo. Este nombre genérico fue validado por Vucetich (1995) sobre la base de un maxilar y un resto mandibular provenientes del "Araucanense" (Mioceno tardío) de Andalhualá, Catamarca. El resto mandibular MACN-Pv 8379 fue originalmente descrito como "*Eumysops*" *parvulus* Rovereto, 1914. La morfología del dp4, tetralofodonte con fosétida dividida por un spur unido al metalofúlido I (Fig. 32b), y la reducción del protofofo de los molares superiores lo relacionan directamente con los equimidos vivos *Clyomys* y *Euryzygomatomys* (Vucetich, 1995: fig. 1).

#### *"Eumysops" intermedius* Rovereto, 1914

##### Figura 32c

1914. *Eumysops intermedius* Rovereto: 67, fig. 34

1977. *Thrichomys intermedius*: Bond: 312 (partim)

Holotipo: MACN-Pv 8378, fragmento hemimandibular izquierdo con m1-2.

Distribución cronológica y geográfica: Valle de Santa María, "Araucanense" (*sensu* Rovereto, 1914), Mioceno tardío; provincia de Catamarca.

Diagnosis enmendada: tamaño pequeño, comparable al de *Thrichomys*. Molares inferiores cuadrangulares, trilofodontes y con ligera hipsodoncia. Lófidos estrechos anteroposteriormente y de largo transverso semejante. Posterolófido semilunar. Hipofléxido poco penetrante, abarcando menos de la mitad de ancho del molar, y con su fondo enfrentado al metafléxido; marcadamente más profundo en vista lateral que los fléxidos linguales, y con poca diferencia de profundidad entre m1 y m2. Metafléxido más largo que el mesofléxido. Mesofléxido ligeramente menos persistente que el metafléxido. Diastema ligeramente por debajo de la serie dentaria. Cresta lateral extendida posterodorsalmente, desde la porción anterior del m1 hasta la posterior del m2; apófisis coronoides al nivel del m3.

Descripción: El material sobre el que Rovereto (1914) basó la especie "*E.* *intermedius*", tiene molares con poco desgaste, correspondiente a un individuo juvenil. Dicha condición se tiene en cuenta en dicha descripción original. Es un equímido de tamaño pequeño, comparable a *Thrichomys* y cerca de la mitad del tamaño de *Eumysops laeviplicatus*. Los m1-2 son trilofodontes y hay una ligera diferencia de tamaño entre ellos; en cambio, en *Eumysops* el m2 es más grande que el m1 y posee un spur en el ectolófido, entre el metalofúlido I y el hipolófido. Los lófidos son estrechos anteroposteriormente, a diferencia de *Eumysops* que presenta el metalofúlido I ensanchado lingualmente. En molares con poco desgaste, el ectolófido entre el protocónido y el posterolófido puede no estar formado; esto no ha sido observado en *Eumysops*, pero sí en juveniles de *Thrichomys*. El fondo del hipofléxido está enfrentado al metafléxido, como en *Thrichomys*, pero es diferente al de *Eumysops*, en el que el hipofléxido se enfrenta al hipolófido. El mesofléxido cierra ligeramente antes que el metafléxido. En vista lateral, el hipofléxido y los fléxidos linguales poseen poca diferencia de profundidad entre los m1 y m2, como ocurre en *Thrichomys*; por el contrario, en *Eumysops* los fléxidos del m2 son más profundos que los del m1. Los molares de "*Eumysops*" *intermedius* son más bajos que los de *Eumysops*. La cresta lateral se origina al nivel del m1 y se dirige posterodorsalmente hasta la parte posterior del m2. Por detrás de ésta se observa un indicio de la base del proceso coronoides al nivel del m3; en *Eumysops* este proceso se ubica por detrás del m3. La fosa masetérica

es marcadamente semicircular en su origen, condición que no ha sido observada en *Eumysops* pero sí en *Thrichomys*.

Comentarios:

Coincidimos con Bond (1977) en que esta especie debe ser removida del género *Eumysops*. Sin embargo, su pertenencia a *Thrichomys*, sugerida por este autor, debería ser revisada más profundamente (Reig, 1989), por lo que sugerimos la utilización de nomenclatura abierta y su asignación como *Thrichomys? intermedius*.

**"*Eumysops*" *serridens* Rovereto, 1914**

Figura 32d

1914. *Eumysops serridens* Rovereto: 219, fig. 88

1965. *Cercomys serridens*: Kraglievich: 262

1977. *Thrichomys intermedius*: Bond: 312 (*partim*)

Holotipo: MACN-Pv 8564, fragmento hemimandibular derecho con m1-2.

Distribución cronológica y geográfica: Huayquerías de San Carlos, Formación Tunuyán, Mioceno tardío; provincia de Mendoza.

Diagnosis enmendada: tamaño ligeramente mayor que el de *Thrichomys? intermedius*. Molares cuadrangulares trilofodontes menos hipsodontes que en *Thrichomys? intermedius*. Lófidios con extremos notablemente redondeados y de largo y ancho similar. Borde anterior del metalofúlido I recto. Hipofléxido poco penetrante, con su fondo ligeramente por delante del metafléxido; en vista lateral, poco más profundo que los fléxidos linguales. Fléxidos linguales de largo similar. Muesca para el tendón del masetero medial al nivel de la porción posterior del dp4; su borde ventral continuo con la cresta masetérica que se origina al nivel del m1.

Descripción: Tamaño pequeño, comparable al del viviente *Thrichomys* y mayor que el de *Thrichomys? intermedius*. Los molares son trilofodontes y, a diferencia de *Eumysops*, no poseen el spur en el ectolófidio. El m1 es ligeramente más pequeño que el m2, aunque esta diferencia no es tan marcada como en *Eumysops*. Además, es diferente de lo que ocurre en *Thrichomys? intermedius* donde no hay diferencia de tamaño. En vista oclusal, el

metalofúlido I de "*E.* *serridens* es más ancho en su extremo lingual, pero en menor medida que en *Eumysops*. El fondo del hipofléxido es ligeramente anterior a la base del metafléxido, similar a la morfología que presenta *E. laeviplicatus* y diferente de lo que ocurre en *Thrichomys* y *Thrichomys? intermedius*. El mesofléxido cierra ligeramente antes que el metafléxido. En vista lateral, el hipofléxido y los fléxidos linguales poseen poca diferencia de profundidad entre m1 y m2, como ocurre en *Thrichomys* y *Thrichomys? intermedius*; en *Eumysops*, en cambio, son más profundos los fléxidos del m2 que los del m1. Los molares de *E. laeviplicatus* y *Thrichomys? intermedius* son ligeramente más hipsodontes que los de la especie aquí descrita. La muesca para el tendón del masetero medial se ubica al nivel de la porción posterior del dp4 y su borde ventral es continuo con la cresta masetérica como en *Thrichomys? intermedius*, y en los equímidos analizados incluyendo a *Eumysops*. La fosa masetérica está bien marcada y es semicircular en su origen, como ocurre en *Thrichomys* y *Thrichomys? intermedius*; en *Eumysops laeviplicatus* está sólo sutilmente marcada y presenta un desarrollo homogéneo en toda su extensión. La disposición de la muesca y el origen de la cresta masetérica observada en "*E.* *serridens* es similar a la observada en los juveniles del viviente *Thrichomys* con m3 sin erupcionar (MN 61659) y *E. laeviplicatus* (MACN 9560). La cresta lateral se origina al nivel del m1 y se dirige posterodorsalmente hasta la parte posterior del m2; en *E. laeviplicatus* se ubica entre el m2 y m3.

#### Comentarios:

Rovereto (1914) describió para el Mioceno de las Huayquerías de San Carlos tres especies que asignó al género *Eumysops*: "*E.* *intermedius*", "*E.* *serridens*" y "*E.* *parvidens*". "*E.* *serridens*" presenta algunas similitudes con "*E.* *intermedius*" (ver arriba); pero a diferencia de lo sugerido por Bond (1977), éstas no parecen ser suficientes como para incluirlas en una misma especie. Coincidimos con Kraglievich (1965) y Bond (1977) en que esta especie debe ser removida de *Eumysops*. Sin embargo, aunque podría estar cercanamente relacionada a *Thrichomys* y a *Thrichomys? intermedius*, la asignación a este género debe ser cuidadosamente revisada.

**"*Eumysops*" *ponderosus* Rovereto, 1914**

Figura 32e

1914. *Eumysops ponderosus* Rovereto: 67, fig. 32

1977. *Proechimys ponderosus*: Bond: 312

Holotipo: MACN-Pv 8377, fragmento hemimandibular derecho con m1-2.

Distribución cronológica y geográfica: Valle de Santa María, "Araucanense" (*sensu* Rovereto, 1914), Mioceno tardío; provincia de Catamarca.

Diagnos enmendada: Tamaño pequeño, similar al del equímido viviente *Thrichomys* y ligeramente más grande que el de las especies anteriormente descritas. Molares inferiores tetralofodontes y subcuadrangulares. Metalofúlido II corto y unido al borde posteromedial del metalofúlido I. Margen posterior del hipolófido recto y transversal al eje del molar. Mesofléxido largo y marcadamente curvado anterolabialmente; metafléxido ligeramente más largo que el mesofléxido. Hipofléxido poco penetrante, extendido a través de menos de la mitad de la cara oclusal; su fondo dispuesto ligeramente por delante del fondo del metafléxido. Hipofléxido verticalmente más profundo que los fléxidos linguales; metafléxido más persistente que el mesofléxido. Fléxidos del m2 ligeramente más profundos que los del m1. Incisivo angosto. Muesca para el tendón del masetero medial alargada y ubicada al nivel del m1. Cresta lateral extendida posterodorsalmente, al nivel del m2. Apófisis coronoides al nivel de la parte posterior del m3.

Descripción: Tamaño pequeño, comparable al de *Thrichomys* y menor que en *Eumysops laeviplicatus*. Los molares son tetralofodontes. En vista oclusal, el metalofúlido II está unido a la cara posteromedial del metalofúlido I, como en algunas especies de los vivientes *Proechimys* y *Trinomys*. El borde posterior del hipolófido es marcadamente recto y transversal al eje del molar; en *Trinomys* y *Proechimys*, en cambio, es ligeramente oblicuo. El fondo del hipofléxido es anterior a la base del metafléxido, similar a la morfología que presenta *Proechimys*. El metafléxido es el último fléxido en cerrar y, a diferencia de *Eumysops*, el hipofléxido y los fléxidos linguales poseen poca diferencia de profundidad entre m1 y m2. El m1 es ligeramente más chico que el m2. La muesca para el tendón del masetero medial se ubica al nivel del dp4 y su borde ventral es continuo con la cresta masetérica. La fosa masetérica, como en *Eumysops laeviplicatus* y *Proechimys*, comienza al nivel del m2; esto es, más atrás que en las especies antes descritas. La cresta lateral, a

diferencia de *Eumysops*, es corta, y se extiende en dirección posterodorsal, entre la parte anterior y la posterior del m2. La apófisis coronoides se ubica al nivel del m3.

#### Comentarios:

"*E.* *ponderosus* fue transferida informalmente al género *Cercomys* (= *Thrichomys*; Kraglievich, 1965) y posteriormente a *Proechimys* (Bond, 1977). Dadas las marcadas diferencias observadas con las especies de *Eumysops*, coincidimos con Kraglievich (1965) y Bond (1977) en que esta especie debe ser transferida a otro género. Esta especie presenta algunas similitudes con el género viviente *Proechimys*, especialmente en la morfología de metalofúlido I y II y en la configuración de la fosa masetérica. Sin embargo su asignación a este género debe ser cuidadosamente revisada (Reig, 1989). Sugerimos la utilización de nomenclatura abierta y su asignación como *Proechimys? ponderosus*.

#### **"*Eumysops*" *parodii* (Kraglievich, 1945)**

##### Figura 32f

1945. *Eumysops parodii* Kraglievich: 17-20, fig. 1-3

Holotipo: MLP 41-XII-13-272, fragmento anterior de cráneo con series dentarias completas, a excepción del DP4 derecho.

Distribución cronológica y geográfica: "Conglomerado osífero", Fm. Ituzaingó, Huayqueriense, Mioceno tardío (Cione *et al.*, 2000); provincia de Entre Ríos.

Diagnosis enmendada: Tamaño medio, semejante al de *Eumysops laeviplicatus*. Rostro corto. Incisivos superiores anchos, ligeramente proodontes y con bisel corto. Foramen interpremaxilar muy pequeño en el extremo anterior del diastema. Forámenes incisivos de tamaño medio, angostos y alargados, de márgenes laterales subparalelos; el margen posterior, maxilar, formando una pared subvertical. Septo premaxilar ancho y corto, formado principalmente por los premaxilares y posteroventralmente por una fina lámina del maxilar. Sutura premaxilo-maxilar en la porción anterior de los forámenes incisivos. Lacrimal ancho y corto. Foramen lacrimal dorsal a los forámenes esfenopalatino y accesorio; foramen de exposición del canal nasolacrimal anterior a éstos últimos. Foramen

esfenopalatino pequeño, subcircular y ligeramente posterodorsal al foramen accesorio, ambos ubicados al nivel de la parte anterior del M2. Foramen etmoideo dividido en dos pequeños forámenes posterodorsales a los forámenes esfenopalatino y accesorio, y vinculados a la sutura fronto-maxilar. Raíz cigomática anterior baja, ancha y ligeramente oblicua anterodorsalmente, con un foramen nutricio en su porción dorsal. Series dentarias ligeramente convergentes. Molariformes grandes, bajos, con hipsodoncia unilateral, tetralofodontes y subrectangulares. M2 de mayor tamaño. Lofos, excepto el anterolofos, ligeramente orientados anterolabialmente, y de ancho y largo semejantes.

Descripción: "*E.* *parodii* tiene tamaño medio, mayor que el de *Thrichomys* y similar al de *Eumysops laeviplicatus*. El rostro es más robusto que el de *Eumysops*. Los forámenes incisivos son cortos, angostos y con márgenes subparalelos; su ancho es mayor por detrás de la sutura premaxilo-maxilar, pero su ancho máximo no supera el ancho del puente palatal. En *Eumysops*, los forámenes son grandes y anchos en la zona media. La sutura premaxilo-maxilar se ubica en la mitad anterior de los forámenes incisivos, mientras en que *Eumysops* se dispone en la porción media de los mismos. El foramen interpremaxilar es más pequeño que en las especies de *Eumysops* y se ubica en la porción anterior del diastema. Lateralmente, el rostro es alto y corto y se observa una marcada impronta correspondiente al origen del m. masetero medial. Kraglievich (1945) menciona un foramen en el rostro que en realidad corresponde a una porción rota, asociada a los senos paranasales. En vista dorsal, las ramas de los premaxilares son anchas y sólo se observan en la mitad posterior del rostro; en la parte anterior, son verticales. Si bien los nasales no se conservaron, es posible suponer su forma a través de la de los premaxilares; habrían presentado márgenes laterales rectos en la mitad posterior, y convexos en la anterior, semejante a lo observado en algunos equiminos vivos (e.g. *Isothrix*). En la región orbital, la porción orbital del lacrimal tiene forma de una lámina ancha de morfología semejante a la observada en *E. laeviplicatus* y también en *Echimys*. El foramen esfenopalatino se ubica al nivel de la parte anterior del M2 y anteroventralmente se encuentra el foramen accesorio; en *E. laeviplicatus*, el foramen accesorio está más adelantado y se ubica al nivel de la parte anterior del M1. En "*E.* *parodii* el foramen de exposición del canal nasolacrimal es pequeño y se ubica al nivel del M1, por delante de los dos forámenes previamente mencionados; en *Eumysops* este foramen es de mayor tamaño y se ubica dorsalmente a los forámenes esfenopalatino y accesorio. El foramen etmoideo está en contacto con la fenestra posterior al foramen esfenopalatino, y ambos están

separados del foramen esfenopalatino como en *E. laeviplicatus*, *E. chapalmalensis* y *Eumysops* sp. nov. El orbitoesfenoides es más corto que en *Eumysops*. La raíz cigomática anterior es baja, notablemente ancha, y en vista lateral está inclinada anterodorsalmente; esta morfología es semejante a la que presenta "*E.*" *plicatus* (ver más adelante). En *Eumysops*, en cambio, la raíz es alta y angosta y se dispone horizontalmente. En la porción dorsal y media de la raíz del cigoma, "*E.*" *parodii* posee un foramen alveolar anterior, presente también sólo en el 40% de los materiales de *E. laeviplicatus* y en algunas especies de equiminos y octodontinos vivientes (ver 3.1). La región dorsal del cráneo, al nivel de la raíz superior de la barra anteorbitaria, se curva lateroventralmente como en *Echimys*.

Los molares son subrectangulares y tetralofodontes; en el último lofo se evidencia un pequeño engrosamiento que es menos marcado que en *Eumysops*. En este último se ve claramente la fusión del meta- con el posterolofos (Vucetich y Verzi, 1992). La superficie oclusal es ligeramente cóncava y los lofos son de largo semejante. En "*E.*" *parodii* el hipoflexo tiene una profundidad semejante en todos los molares, en cambio en *E. laeviplicatus* es más profundo en los M2-3. En los DP4-M3, los lofos, excepto el anterolofos, están ligeramente orientados en sentido anterolabial como en *Isothrix* y "*E.*" *plicatus*; esto es diferente en *Eumysops*, el cual posee lofos mayormente transversos. El anterolofos es semicircular, el mesolofos es recto y el meta- y posterolofos están unidos labialmente formando una gran foseta dirigida anterolabialmente en todos los molares; esta morfología es semejante a la que presentan *Isothrix* y "*E.*" *plicatus*. El mesoflexo es el único flexo que en toda la serie permanece abierto labialmente. En el DP4, el paraflexo es más persistente que en M1-M2; en el M3 es efímero. El fondo del paraflexo se dirige al hipoflexo o es ligeramente anterior, e incluso en el M3 no se ha formado el muro por lo que ambos flexos permanecen unidos. La secuencia de cierre de flexos es semejante a la de *Eumysops*. En *Eumysops* para- y mesoflexo son semejantes en profundidad, a diferencia de "*E.*" *parodii* en el que el paraflexo es el más profundo. "*E.*" *parodii* y *E. laeviplicatus* tienen un grado de hipsodoncia semejante. En los holotipos de ambas especies se visualiza el límite de la corona con la raíz en toda la serie dentaria. Los incisivos de "*E.*" *parodii* son ligeramente proodontes y más anchos que espesos; en *Eumysops*, en cambio, son más espesos que anchos. El bisel en "*E.*" *parodii* es corto y marcadamente cóncavo; en *Eumysops* es largo y levemente cóncavo. El incisivo es más largo en "*E.*" *parodii*, siendo su base posterodorsal a la raíz cigomática anterior mientras que es dorsal a esta última en *E. laeviplicatus*.

Es notable la similitud morfológica del holotipo de "*E.* *parodii*" con materiales de Octodontoidea de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío, La Pampa); se trata de dos restos de maxilares izquierdos, uno con la serie dentaria completa (GHUNLPam 5088, Laguna Chilhúe) y el otro sólo con M1 (GHUNLPam 14374, Quehué). Estos materiales se asemejan a "*E.*" *parodii* en la morfología oclusal, secuencia de cierre y grado de hipsodoncia. El hipocono se extiende labialmente más que el protocono. El anterolofos es semicircular como en "*E.*" *parodii*, pero a diferencia de éste, es más corto que el resto de los lófos. Se asemejan también en la orientación anterolabial de los lófos.

#### Comentarios:

La pertenencia de esta especie al género *Eumysops* fue puesta en duda en trabajos posteriores de revisión, ya sea del género (Kraglievich, 1957; 1965) como de los taxones representados en el "Conglomerado osífero" (Candela, 2005). Recientemente se propuso que "*E.*" *parodii* podría representar un remanente de más antiguos Octodontoidea; esto se basa en las señaladas semejanzas encontradas con materiales asignados a los Octodontoidea del Mioceno tardío de la Formación Cerro Azul (Olivares *et al.*, 2005). En el presente trabajo de tesis se encontraron llamativas semejanzas con algunas especies actuales del género *Isothrix*, así como con "*E.*" *plicatus*, una especie considerada aquí sinónimo *junior* de *Paramyocastor diligens* (ver abajo).

#### Familia indeterminada

##### ***Haplostropha scalabriniana* Ameghino, 1891**

##### Figura 32g

1891. *Haplostropha scalabriniana* Ameghino: 140, fig. 38

1965. *Eumysops scalabrinianus*?: Kraglievich: 259-266 *nomen nudum*

**Holotipo:** MACN-A 8892, fragmento hemimandibular derecho con serie dentaria completa.

**Distribución cronológica y geográfica:** "Conglomerado osífero", Formación Ituzaingó, Huayqueriense, Mioceno tardío (Cione *et al.*, 2000); Arroyo Espinillo a 25 km. al este de Paraná, provincia de Entre Ríos.

Descripción: De menor tamaño que *E. laeviplicatus*. Tiene molares con la superficie oclusal muy desgastada, incluso en el m3. En el dp4, el hipofléxido y el posterofléxido se han transformado en fosétidas y antero- y mesofléxidos, tienen muy poca profundidad. El molar con mayor desgaste lingual es el m1 y luego el m2. El m1 solo tiene hipofléxido, ya que lingualmente no hay señales de fosétidas. En el m2, además del hipofléxido, conserva dos pequeñas fosétidas que se corresponden al meso- y metafléxido, y el m3 presenta hipofléxido y se observa que el mesofléxido cierra antes que el metafléxido. El incisivo es más espeso que ancho. La cresta masetérica no se conserva en el material. El proceso coronoides se ubica por detrás del m3. Al compararse con "*E.*" *parodii* encontramos que ambos son de similar tamaño y poseen incisivos gruesos pero *H. scalabriniana* parece tener molares más bajos. Las diferencias más significativas en la comparación con *Eumysops* es que éste desgasta más el dp4 que el resto de los molares y que el hipofléxido es anterior al metafléxido.

Comentarios:

El resto mandibular descrito por Ameghino (1891) como *Haplostropha scalabriniana* posee sus molares muy desgastados, por lo que es difícil encontrar caracteres diagnósticos. En la revisión del género *Eumysops*, realizada por Kraglievich (1965), se menciona la especie "*Eumysops*" *scalabrinianus* proveniente de Paraná, Entre Ríos. Esta especie, al no haber sido descrita por Kraglievich (1965) tiene la categoría de *nomen nudum*. En dicho trabajo no se hace referencia al género *Haplostropha*, pero existe la posibilidad de que se haya sinonimizado dicho género con *Eumysops*, a través de "*E.*" *scalabrinianus*; pero esto no se hace explícito.

En el presente trabajo se considera que, de acuerdo a los caracteres preservados, no existen razones para transferir a *Haplostropha* al género *Eumysops*.

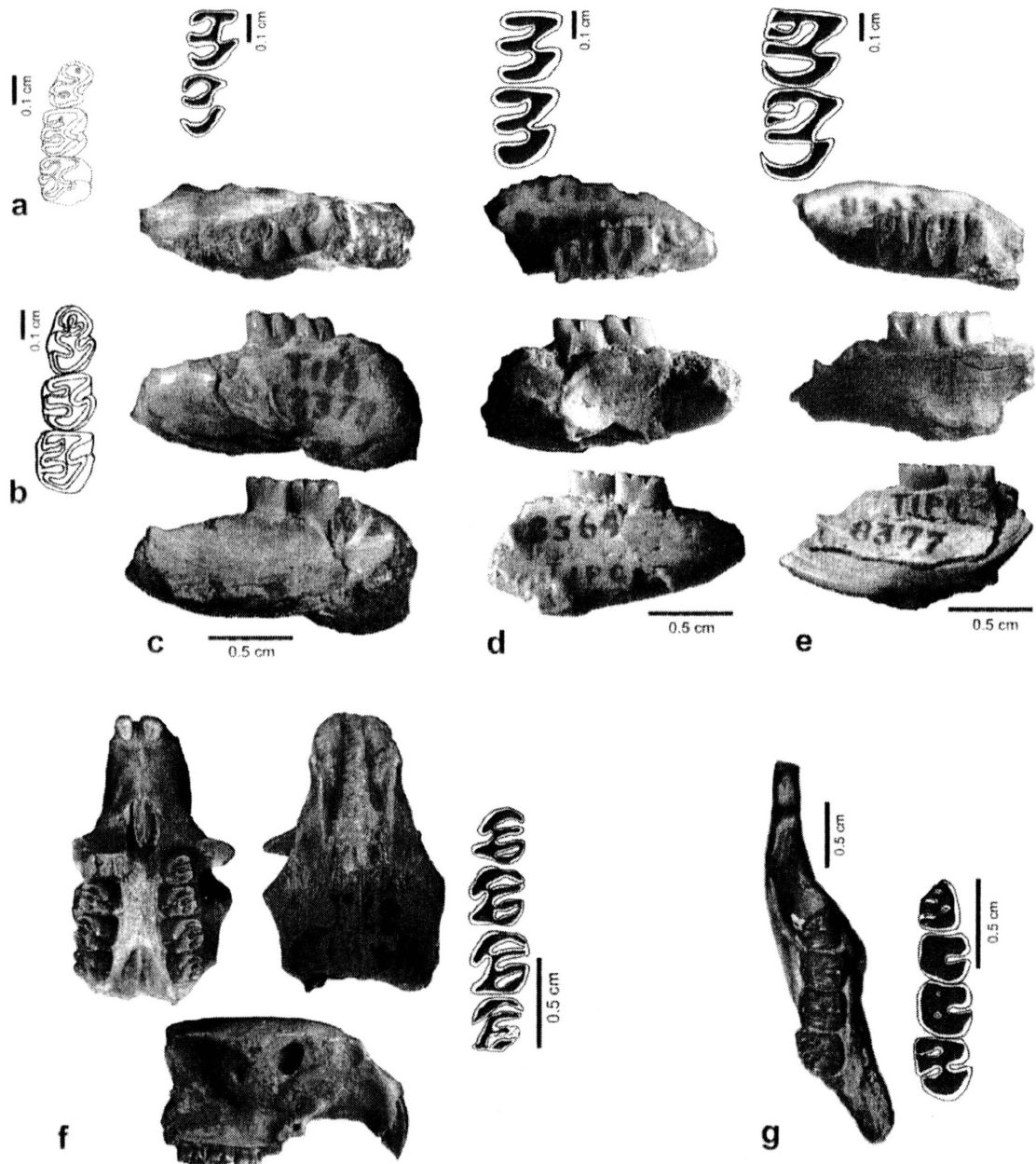


Figura 32. Series dentarias, restos mandibulares y craneanos de las especies originalmente asignadas a *Emmysops* y transferidas a otros géneros. a. "*E.* *parvidens*, dp4-m2 derechos MACN 8565 (holotipo), b. "*E.* *parvulus*, dp4-m2 derechos MACN 8379 (holotipo), c. "*E.* *intermedius* MACN 8378 (holotipo), m1-2 izquierdos invertidos (arriba) y vistas dorsal, lateral, y lingual invertida de la mandíbula (abajo), d. "*E.* *serridens* MACN 8564 (holotipo), m1-2 derechos (arriba) y vistas dorsal invertida, lateral invertida y lingual de la mandíbula (abajo), e. "*E.* *ponderosus* MACN 8377 (holotipo), m1-2 derechos (arriba) y vistas dorsal invertida, lateral invertida y lingual de la mandíbula (abajo), f. "*E.* *parodii* MLP 41-XII-13-272 (holotipo), vista ventral, dorsal y lateral del cráneo (a izquierda), y DP4-M3 izquierdos (a la derecha abajo), g. *Haplostropha scalabriniana* MACN-A 8892, holotipo, vista dorsal de la hemimandíbula derecha y dp4-m3. a. y b. modificados de Vucetich, 1995 y Verzi *et al.* 1999, respectivamente. Escala: 0,5 cm.

### 3.3.2. Plioceno

De las once especies asignadas al género *Eumysops* para el Plioceno de la provincia de Buenos Aires (Ameghino, 1888; 1908; Rovereto, 1914; Rusconi, 1935; Kraglievich, 1965), cinco han sido reasignadas informalmente a otros géneros por Kraglievich (1957) o consideradas *nomina nuda* (Verzi y Quintana, 2005). A continuación se comentan brevemente los resultados de la presente revisión.

#### Familia Echimyidae

##### **"*Eumysops*" *plicatus* Ameghino, 1888**

Figura 33 a

- 1888. *Myopotamus diligens*: Ameghino: 5
- 1888. *Eumysops plicatus* Ameghino: 6
- 1899. *Myocastor diligens* Ameghino: 7
- 1904. *Paramyocastor intactus* Ameghino: 103
- 1957. *Isomyopotamus plicatus*: Kraglievich: 37-38
- 1981. *Paramyocastor diligens* Marshall y Patterson: 72
- 2002a. *Paramyocastor diligens*: Verzi, Deschamps y Vucetich: 194

Holotipo: MACN-A 1624. Fragmento de maxilar derecho, con DP4-M1 y parte de la raíz cigomática anterior.

Distribución cronológica y geográfica: Formación Monte Hermoso, Montehermosense, Plioceno temprano; provincia de Buenos Aires.

Descripción: "*Eumysops*" *plicatus* presenta un tamaño similar al de *Paramyocastor diligens* (Verzi *et al.*, 2002a: fig. 2J). La raíz cigomática anterior es baja y notablemente ancha, ventralmente se observa una gran tuberosidad masetérica de forma circular, y lateralmente, dicha raíz está inclinada anterodorsalmente. Estos caracteres son semejantes a los de *Paramyocastor diligens* y marcadamente diferentes de los que presenta el género *Eumysops*. Los molares, con hipsodoncia unilateral, son rectangulares y tetralofodontes; aunque con evidencia de pentalofo doncia como en *P. diligens* y *Eumysops*. En vista oclusal, el hipoflexo se orienta hacia el paraflexo y el metaflexo, transformado en metafo seta, es largo como en *P. diligens*. En vista lateral, el hipoflexo del DP4 es más corto que el del M1 y los flexos linguales tienen largo semejante en ambos molares.

Comentarios:

El material MACN-A 1624 es asignado como holotipo de "*E.* *plicatus* por monotipia y evidencia externa (CINZ, 2000: 82; art. 73.1.2). Este material presenta similitudes con *Paramyocastor diligens* y significativas diferencias con *Eumysops*. Por lo que en este trabajo consideramos que "*E.* *plicatus* es sinónimo junior de *P. diligens*. Esto es parcialmente coincidente con la opinión de Kraglievich (1965), quien sugirió transferir esta especie al género *Isomyopotamus*, un sinónimo de *Paramyocastor* (Verzi *et al.*, 2002a). "*E.* *plicatus* y *P. diligens* fueron descritas por Ameghino en el mismo trabajo (1888), pero por prioridad de página el nombre válido es *P. diligens*.

Rovereto (1914: 134, fig. 57) describió y dibujó dos restos mandibulares (MACN-Pv 7313 y MACN-Pv 7314) como pertenecientes a "*E.* *plicatus*"; en el presente trabajo estos materiales son asignados a dos especies del género *Eumysops* (ver Capítulo 3.3).

**"*Eumysops*" *robustus* Ameghino, 1888**  
Figuras 33 b

- 1888. *Myopotamus diligens* Ameghino: 5
- 1888. *Eumysops robustus* Ameghino: 6
- 1899. *Myocastor diligens* Ameghino: 7
- 1904. *Paramyocastor intactus* Ameghino: 103
- 1914. *Eumysops robustus*: Rovereto: 136
- 1957. *Isomyopotamus plicatus*: Kraglievich: 37-38
- 1981. *Paramyocastor diligens* Marshall y Patterson: 72
- 2002a. *Paramyocastor diligens*: Verzi, Deschamps y Vucetich: 194

Holotipo: MACN-A 1625, m1 o m2 inferior izquierdo, aislado.

Distribución cronológica y geográfica: Formación Monte Hermoso, Montehermosense, Plioceno temprano; provincia de Buenos Aires.

Descripción: Es un molar rectangular y tetralofodonte, que podría corresponder a un ejemplar juvenil, ya que presenta meta- y mesofléxido abiertos. Posee un tamaño y morfología semejantes a *Paramyocastor* (Verzi *et al.*, 2002a: fig. 2). El borde anterior y lingual son rectos, como en *Paramyocastor*. El mesofléxido es poco penetrante y el margen lingual del hipolófidio es recto como en los m1-2 de *Paramyocastor*. El fondo del hipofléxido se orienta hacia la base del hipolófidio, como en este último género.

Comentario:

De acuerdo a los resultados de este trabajo, se concuerda con Kraglievich (1957) en que "*E*" *robustus* debe ser asignado al género *Paramyocastor*. Siguiendo a Verzi *et al.*, (2002a) y de acuerdo a la comparación morfológica, consideramos que "*E*" *robustus* es un sinónimo *junior* de *Paramyocastor diligens*.

**"?*Eumysops*" *incertus* Rusconi, 1935**

Figura 33 c

1935. ?*Eumysops incertus* Rusconi: 2, fig. 3

Holotipo: PVL 854, molar superior izquierdo aislado,

Distribución cronológica y geográfica: Depósitos arenosos del Puelchense, Plioceno temprano-Plioceno tardío; Villa Ballester, provincia de Buenos Aires.

Consideraciones:

?*Eumysops incertus* Rusconi, 1935 fue descrito sobre la base de un molar superior izquierdo aislado (PVL 854), protohypsodonte y con marcada hipsodoncia unilateral. En vista oclusal el molar es subrectangular, tetralofodonte y de esmalte delgado. El anterolofos es largo y angosto, y su extremo lingual se inclina posteriormente (Fig. 33 c). El protolofos es angosto y también se curva hacia atrás, haciéndose continuo con el hipocono en la porción media de la superficie oclusal en donde también se une al mesolofos. Este último es suboval, posee una ligera constricción medial en donde se une al hipocono. El borde anterior del mesolofos es curvo, de manera que hay un ligero ensanchamiento del fondo del mesoflexo. El hipocono es angosto y con el extremo lingual acuminado e inclinado posteriormente. Estas tres estructuras forman una "y" ubicada en el centro del molar, sin contacto con el antero- y posterolofos. Este último lofos es ancho anteroposteriormente y corto transversalmente; tiene forma de gota, con el extremo labial más acuminado. En vista latero-lingual se observa, además de un largo hipoflexo que llega hasta la base de la corona, un corto flexo posterior que se encuentra entre el hipocono y el posterolofos (Fig. 33 c). Dicho flexo atraviesa transversalmente el molar, siendo más profundo lingual que labialmente (Fig. 33 c). De todos modos es el menos profundo de los tres flexos que se distinguen en vista latero-labial, siendo el mesoflexo el más profundo. Esto permite inferir

que, con más desgaste, el posterolófulo y el mesolófulo quedarían unidos labialmente antes que lingualmente, como ocurre en *Myocastor*.

De acuerdo a la morfología de los lofos y la secuencia de cierre de los flexos, el molar asignado a "*Eumysops*" *incertus* (PVL 854) posee rasgos de miocastorino, diferenciándose claramente del género *Eumysops*. "*Eumysops*" *incertus* es similar a la especie viviente *Myocastor coypus*. Presenta un estado de desgaste similar al descrito para el primero de los 6 estados ontogenéticos descritos por Rusconi (1930, fig. 26: 25p). Ambas especies tienen en común que el mesolófulo se estrecha medialmente, pero en *Myocastor* la constricción es más conspicua y el extremo del mesolófulo es más espeso en su extremo posterolabial. Por otro lado, la especie aquí descrita se diferencia de la especie viviente en que es ligeramente más pequeña, en que los lofos son más angostos y el esmalte más delgado. Además, el hipoflexo es continuo con el paraflexo, como en *Paramyocastor* (Verzi *et al.*, 2002a); por el contrario, en *Myocastor coypus* existe un muro que separa hipo- de paraflexo, formado por una proyección posterior del anterolofa y una anterior del protolofa que se unen una vez que existe algo de desgaste. Otra diferencia es que en la especie actual, el mesolofa y el posterolofa entran en contacto labialmente con poco desgaste, mientras que permanecen separados por más tiempo en la especie extinta. Por lo antes mencionado este molar comparte más características con *Paramyocastor*, pero es de mayor tamaño y se diferencia principalmente en que los flexos atraviesan la superficie oclusal. Se comparó también con *Tramyocastor andiai* Rusconi, 1936, que proviene igualmente de depósitos arenosos del Puelchense. El M2 de *T. andiai* y el molar asignado a "*Eumysops*" *incertus* (Rusconi, 1935) tienen el mismo largo anteroposterior de 5,2 mm y un ancho transversal de 5 mm. Además, ambos materiales, se asemejan en que el hipoflexo se dirige al paraflexo y el metalofa es corto transversalmente.

#### Comentarios:

Por lo antedicho, "*E.*" *incertus* debe ser removida del género *Eumysops* y consideramos que esta especie representa un miocastorino; en este sentido, presenta similitudes con el género extinto *Tramyocastor*, al cual podría pertenecer o estar cercanamente relacionada. Sin embargo, la asignación de esta especie a dicho género debe ser cuidadosamente revisada sobre la base de más material comparativo.

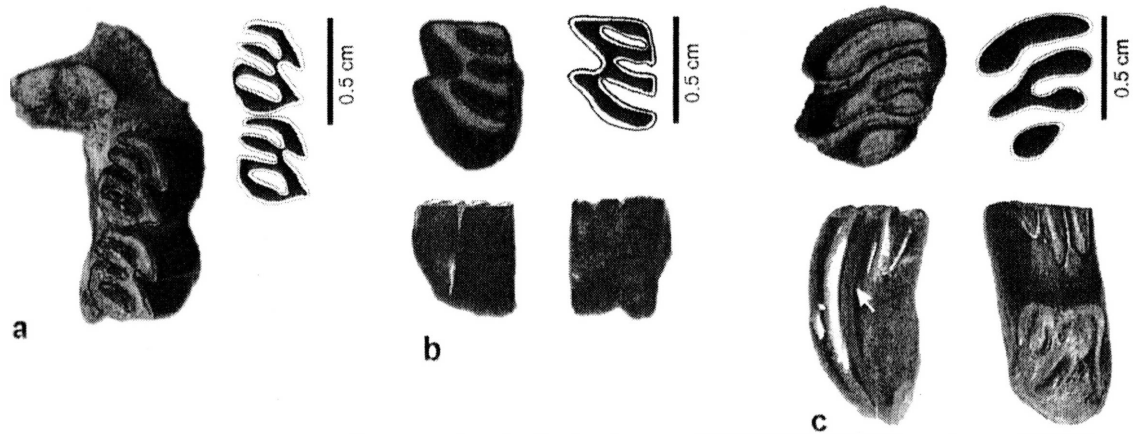


Figura 33. a. Porción de maxilar derecho de "*E.*" *plicatus* MACN-A 1624; b. m1 o m2 inferior derecho de "*E.*" *robustus* MACN-A 1625; c. molar superior izquierdo de "*E.*" *incertus* PVL 854. Escala: 0,5 cm.

CAPÍTULO 4

**FILOGENIA**

## CAPÍTULO 4

## ANÁLISIS FILOGENÉTICO

## 4.1. Antecedentes

La interpretación de las afinidades del género *Eumysops* (incluyendo sus sinónimos “*Proatherura*” y “*Proaguti*”) tuvo una historia compleja, a semejanza de otros géneros extintos de caviomorfos. Fue incluido alternativamente en diferentes familias dentro del suborden Hystricomorpha. Originalmente Ameghino lo relacionó más estrechamente con los coipos actuales y extintos (dentro de la compleja familia “*Echinomyidae*” Ameghino, 1889), lo que fue mantenido posteriormente por otros autores (e.g. Rovereto, 1914; Kraglievich, 1945; Landry, 1957). El género “*Proatherura*”, por su parte, fue considerado muy cercano a los géneros del viejo mundo *Trichys* y *Atherura* (Ameghino, 1906), e incluido en la Familia Hystricidae por Rovereto (1914). Por otro lado, varias especies de *Eumysops* y *Proaguti* fueron asignadas a las familias Dasyproctidae y Myocastoridae (Rovereto, 1914). Finalmente fue incluido dentro de la familia Echimyidae (con el sentido otorgado a esta familia por Miller y Gidley, 1918) por Reig (1950), Kraglievich (1957, 1965), Patterson y Pascual (1968), y autores posteriores hasta hoy. Dentro de esta familia, *Eumysops* ha sido agrupado alternativamente con distintos géneros.

## Subfamilia “Eumysopinae”

Rusconi (1935) erigió la familia Eumysopidae para agrupar a la especie ?*Eumysops incertus* junto a otras especies de *Eumysops*. Posteriormente a este grupo se le otorgó categoría subfamiliar, Eumysopinae, dentro de Myocastoridae (Kraglievich, 1945). Kraglievich (1957) consideró que la subfamilia Eumysopinae debía ser sinonimizada con Heteropsomyinae, por la vinculación de *Eumysops* con los heteropsominos de antillas y con los sudamericanos *Proechimys* y *Cercomys* (= *Thrichomys*; Reig, 1950; Kraglievich, 1957). La subfamilia Eumysopinae fue recuperada por Patton y Reig (1989), para separar un grupo de equímidos sudamericanos de los Heteropsomyinae antillanos; dicho grupo está integrado por los géneros: *Thrichomys*, *Clyomys*, *Euryzygomatomys*, *Carterodon*, *Proechimys*, *Hoplomys*, *Lonchothrix*, y dudosamente *Mesomys*. De este modo, los equímidos sudamericanos vivientes han sido clásicamente divididos en las siguientes subfamilias: Eumysopinae, Dactilomyinae y Echimyinae; muchos autores incluyen además Myocastorinae. Aunque este esquema clasificatorio es frecuentemente mantenido (e.g. McKenna y Bell, 1997; Woods y Kilpatrick, 2005), su validez ha sido ampliamente

discutida. Especialmente resultados de filogenias moleculares (Lara *et al.*, 1996; Leite y Patton, 2002; Galewski *et al.*, 2005), y análisis morfológicos (Carvalho y Salles, 2004) han mostrado que estos agrupamientos subfamiliares no serían monofiléticos. De hecho, según Leite y Patton (2002) y Galewski *et al.* (2005), varios de los integrantes de “Eumysopinae” estarían más relacionados a géneros pertenecientes a la subfamilia “Echimyinae” que a otros “Eumysopinae”. Alternativamente, sobre la base de datos morfológico, Emmons (2005) consideró que la subfamilia Echimyinae es monofilética si no se incluyen en ella géneros originalmente asignados a “Eumysopinae”.

En la Tabla 5 se resumen los principales trabajos que incluyen información sobre la posición de *Eumysops* y/o información filogenética de la familia Echimyidae

Tabla 5. Breve síntesis de las propuestas filogenéticas para Echimyidae

Landry (1957)	Wood y Patterson (1959)	Kragievich (1957, 1965)	Patterson y Pascual (1968), *Patterson y Wood (1982)
<u>Echimyidae</u> -Dactylomyinae -Echimyinae (equiminos y eumysopinos vivientes) -Capromyinae  <u>Myocastoridae:</u> <i>Myocastor</i> , <i>Eumysops</i>	<u>Echimyidae</u> ((( <i>Eumysops</i> , <i>Proechimys</i> ) <i>Protacaremys</i> ) <i>Protadelphomys</i> ) + Grupo <i>Dactylomys</i> , Grupo <i>Echimys</i> , Grupo <i>Spaniomys</i> , Grupo <i>Adelphomys</i>	<u>Echimyidae</u> <i>Eumysops</i> como descendiente directo de “ <i>Cercomys</i> ” (= <i>Thrichomys</i> )	<u>Echimyidae:</u> -Adelphomyinae -Myocastorinae -Dactylomyinae -Echimyinae -Heteropsomyinae (incluyendo <i>Eumysops</i> ) *Más Capromyinae y Plagiodontinae
Woods (1982)	Patton y Reig (1989)	Woods (1993)	Verzi <i>et al.</i> (1995) Vucetich y Verzi (1996)
<u>Echimyidae:</u> -Echimyinae (incluyendo a eumysopinos) -Dactylomyinae -Chaetomyinae (No incluye Heteropsomyinae)	-Recuperan Eumysopinae para diferenciarlos de los Heteropsomyinae antillanos	-Echimyinae -Eumysopinae -Heteropsomyinae -Dactylomyinae -Chaetomyinae	“Eumysopinae con molares simplificados” <i>Eumysops</i> relacionado a <i>Thrichomys</i> . Incluyen <i>Pampamys</i> , <i>Reigechimys</i> , “ <i>Mesomys</i> ” <i>mordax</i> , <i>Dicolpomys</i>
McKena y Bell (1997)	Leite y Patton (2002)	Carvalho y Salles (2004)	Emmons (2005)
-Adelphomyinae, -Myocastorinae, -Dactylomyinae, -Echimyinae, -Heteropsomyinae (ratas espinosas de las Antillas y América del Sur: incluye <i>Eumysops</i> )	Sugieren la no monofilia de Echimyinae y Eumysopinae  Vucetich y Kramarz (2003) ( <i>Massoiomys</i> , <i>Stichomys</i> , <i>Eumysops</i> ( <i>Chasicomys</i> ( <i>Chasicomys</i> , <i>Octomys</i> )))	<i>Eumysops</i> integrante de una politomia basal al crown-group de equimidos -Dactylomyinae como única subfamilia monofilética	Sugiere la monofilia de la subfamilia Echimyinae  Galewski <i>et al.</i> (2005) <u>Echimyidae:</u> Se sustenta la no monofilia de las subfamilias de las clasificaciones tradicionales.

## 4.2. Análisis filogenético

### 4.2.1. Descripción de caracteres y matriz del análisis filogenético de Echimyidae

Se realizó un análisis cualitativo de caracteres craneanos y mandibulares de equímidos vivos y de los extintos del Mioceno tardío-Plioceno conocidos a través de restos craneanos que conservan, al menos, parte de las regiones rostral, orbital, cigomática y palatal; dicha muestra incluyó las cinco especies reconocidas de *Eumysops*, "*E.*" *parodii*, *Pampamys emmonsae*, y los vivos *Thrichomys*, *Proechimys*, *Trinomys*, *Clyomys*, *Euryzgomatomys*, *Mesomys* ("Eumysopinae"), *Phyllomys*, *Isothrix* ("Echimyinae") *Kannabateomys*, *Dactylomys* ("Dactylomyinae") y *Myocastor* (Myocastorinae). De este modo, en la muestra estuvieron representadas las 4 subfamilias de equímidos vivos reconocidas, y la mayoría de los géneros vivos incluidos en "Eumysopinae". Las especies estudiadas para cada uno de los géneros vivos indicados se detallan en el Apéndice II. El vivo *Octodontomys gliroides*, de la hermana familia Octodontidae (ver Lessa *et al.*, 2008), fue utilizado como raíz, asumiendo que esta familia (incluyendo Ctenomyidae) y Echimyidae son recíprocamente monofiléticas (ver Verzi, 2008 y referencias allí citadas).

Los caracteres utilizados fueron seleccionados de acuerdo a trabajos previos (esencialmente Patton, 1987; Verzi *et al.*, 1995; Emmons y Vucetich, 1998; Verzi, 2001; 2008; Vucetich y Kramarz, 2003; Carvalho y Salles, 2004; Emmons, 2005), y al estudio cualitativo realizado en el presente trabajo. Como resultado se obtuvo una matriz integrada por 41 caracteres craneomandibulares y 19 taxones (Tabla 6). Dichos caracteres, sus estados, y la matriz resultante se describen a continuación.

#### .- Descripción de los Caracteres

##### 1. Bisel del incisivo superior (ver pág. 39):

(0) Corto.

(1) Largo, abarcando toda la porción extralveolar.

##### 2. Posición de la sutura premaxilo-maxilar (ver pág. 29):

(0) Aproximadamente al nivel de la parte media o anterior de los forámenes incisivos.

(1) Marcadamente posterior a la parte media.

##### 3. Foramen interpremaxilar (ver pág. 29):

(0) Amplio.

- (1) Muy estrecho o ausente.
- 4. Posición del foramen intepremaxilar:
  - (0) Ubicado en la mitad anterior de los premaxilares.
  - (1) En la mitad de los premaxilares o posteriormente.
- 5. Porción anterior del septo premaxilar por detrás de su origen:
  - (0) Ventral o al mismo nivel que los márgenes de los forámenes incisivos; lateralmente visible.
  - (1) Dorsal a los márgenes de los forámenes incisivos; no visible lateralmente.
- 6. Forma de los márgenes de los forámenes incisivos (ver pág. 29):
  - (0) Suavemente cóncavos; contorno de los forámenes, suboval.
  - (1) Rectos, subparalelos.
  - (2) Marcadamente divergentes al nivel de la mitad de los forámenes; contorno de los forámenes, subrómico.
- 7. Ancho de los forámenes incisivos al nivel de la sutura premaxilo-maxilar (ver pág. 29):
  - (0) Aproximadamente 1/3 del ancho del rostro al mismo nivel.
  - (1) Aproximadamente la mitad o más del ancho del rostro al mismo nivel.
  - (2) Aproximadamente 1/4 o menos del ancho del rostro al mismo nivel.
- 8. Longitud del foramen incisivo:
  - (0) Menor que la mitad de la longitud del diastema superior.
  - (1) Aproximadamente igual a la mitad de la longitud del diastema.
  - (2) Mayor que la mitad de la longitud del diastema.
- 9. Pared lateral interna de los forámenes incisivos, posterior a la sutura premaxilo-maxilar:
  - (0) Orientada lateralmente, escasamente o no visible en vista lateral.
  - (1) Orientada verticalmente, ventralmente visible.
- 10. Proyección del extremo anterior de los maxilares en los forámenes incisivos (modificado de Patton, 1987 y Verzi, 2001; ver pág. 29):
  - (0) Ausente o corta y separada del septo premaxilar.
  - (1) Corta y en contacto con el septo premaxilar.
  - (2) Corta y fuertemente unida al septo premaxilar.
  - (3) Larga y en contacto con el septo premaxilar, o muy cercana a éste.
- 11. Pared anterior del puente palatal que forma la pared posterior de los forámenes incisivos (ver págs. 37; 64; 69; 74; 81 y 86):
  - (0) Oblicua en sentido anterodorsal.
  - (1) Vertical.

- (2) Horizontal.
12. Porción anterior del puente palatal (ver págs. 37; 64; 69; 74; 81 y 86):
- (0) Al mismo nivel o sólo ligeramente más dorsal respecto de los bordes alveolares de los DP4, con o sin una cresta en la parte media.
  - (1) Marcadamente más dorsal respecto de los bordes alveolares de los DP4, formando una fosa profunda, sin una cresta.
13. Margen medial de la fosa maxilar (modificado de Patton, 1987; ver pág. 29):
- (0) Formando un borde orientado medialmente o ventromedialmente, fosa maxilar moderadamente profunda en su parte medial.
  - (1) Formando una lámina orientada ventralmente, fosa maxilar más profunda en su parte medial.
14. Márgenes mediales de las fosas maxilares (ver pág. 29):
- (0) Separados.
  - (1) Muy próximos o fusionados en la línea media, generalmente formando una cresta.
15. Márgenes mediales de las fosas maxilares:
- (0) Curvos, marcadamente convexos medialmente.
  - (1) Curvos, moderadamente convexos.
  - (2) Aproximadamente rectos, subparalelos.
16. Ancho de la porción ventral del rostro, por delante de los forámenes incisivos (ver pág. 29):
- (0) Aproximadamente igual que el del resto del rostro.
  - (1) Notablemente más estrecha.
17. Forma de los márgenes laterales de los nasales (ver pág. 30):
- (0) Subparalelos o escasamente ensanchados lateralmente.
  - (1) Ensanchados anteriormente.
18. Proyección anterior de los nasales (ver pág. 29):
- (0) Al nivel del extremo extralveolar, posterior, del I1 o ligeramente por delante.
  - (1) Marcadamente por delante, anterior a los incisivos y formando un tubo con la proyección anterior de los premaxilares.
19. Proyección anterior de los premaxilares por delante de los alvéolos de los incisivos (ver pág. 29):
- (0) Poco saliente.
  - (1) Más saliente y en algunos casos formando una cresta.

20. Alto de la raíz cigomática anterior (modificado de Verzi, 2001; ver pág. 30):
- (0) Moderadamente alta en relación a su ancho anteroposterior.
  - (1) Baja en relación a su ancho anteroposterior.
21. Fosa yugal (ver pág. 31):
- (0) Posterior al área plana ventral del maxilar (sitio de origen del m. masetero lateral, sensu Verzi, 1994), con su borde dorsal suavemente descendente hacia delante o subhorizontal.
  - (1) Su extremo anterior alcanza o es dorsal a la parte posterior del área plana ventral del maxilar, con borde dorsal suavemente descendente hacia adelante o subhorizontal.
  - (2) Posterior al área plana, con el borde dorsal marcadamente descendente hacia adelante en dirección a la parte posterior de la sutura maxilo-yugal.
  - (3) Fuertemente atrasada y alejada de la sutura maxilo-yugal.
22. Borde dorsal del extremo anterior de la fosa yugal (ver págs. 31 y 86):
- (0) Agudo.
  - (1) Ancho, redondeado a subcuadrangular.
23. Yugal (ver pág. 30):
- (0) Moderadamente alto, con su borde dorsal cóncavo, ascendente en la apófisis paraorbitaria.
  - (1) Marcadamente alto, con su borde dorsal muy ligeramente cóncavo o recto, no ascendente o sólo escasamente al nivel de la apófisis paraorbitaria.
24. Depresión suborbitaria en el yugal (modificado de Verzi, 2001; 2008; ver págs. 64; 74 y 82):
- (0) Ausente.
  - (1) Presente, de posición lateral.
  - (2) Presente, ubicada dorsalmente.
25. Forma del yugal (modificado de Emmons, 2005; ver pág. 30):
- (0) Más estrecho anteriormente que posteriormente.
  - (1) Más alto anteriormente o de altura subigual a la de la porción posterior.
26. Posición de la apófisis yugal inferior (modificado de Verzi, 1994; Emmons, 2005; (ver pág. 31):
- (0) Al mismo nivel o por delante de la apófisis paraorbitaria.
  - (1) Por detrás de dicha apófisis.
27. Relación entre la porción orbital del lacrimal y el canal nasolacrimal (ver pág. 32):

- (0) El lacrimal forma parte de la pared lateral, externa, del canal nasolacrimal.
  - (1) El lacrimal no forma parte de dicha pared.
28. Relación entre la porción orbital del lacrimal y el foramen lacrimal (ver págs. 32; 69):
- (0) El lacrimal integra el margen externo del foramen lacrimal.
  - (1) El lacrimal forma la parte posterior del margen externo del foramen lacrimal.
  - (2) El lacrimal no forma el margen externo del foramen lacrimal.
29. Parte dorsal ("first part" sensu Hill, 1935:123) del canal nasolacrimal (ver pág. 32):
- (0) Limitado por un margen posterior.
  - (1) Sin borde.
30. Punto de contacto entre frontomaxilar y lacrimal:
- (0) Ventral o posterior al foramen lacrimal.
  - (1) Dorsal al foramen lacrimal.
31. Posición del foramen esfenopalatino (ver pág. 32):
- (0) Al nivel del límite DP4-M1 o del M1.
  - (1) Al nivel del límite M1-2.
32. Fenestra posterior al foramen esfenopalatino (área de exposición de etmoturbinales; ver pág. 32):
- (0) En contacto con el foramen esfenopalatino.
  - (1) Separada del foramen esfenopalatino.
  - (2) Ausente.
33. Extremo anterior del orbitoesfenoides (modificado de Verzi, 1994):
- (0) Al nivel del M2 o del límite M2-M3.
  - (1) Al nivel o por detrás del M3.
34. Vacuidades esfenopalatinas (ver pág. 34):
- (0) Grandes.
  - (1) Reducidas o ausentes.
35. Lámina lateral del canal para el nervio infraorbital (Verzi, 2001; ver pág. 31):
- (0) Bien desarrollada.
  - (1) Ausente.
36. Constricción interorbitaria en los frontales por detrás de los lacrimales:
- (0) Presente.
  - (1) Ausentes o muy poco marcada.
37. Posición del cóndilo mandibular (ver pág. 37):
- (0) Aproximadamente al nivel ocusal de la serie molar, o por debajo de ésta.

(1) Marcadamente por encima.

38. Posición del margen anterior de la base del proceso coronoides (ver pág. 37):

(0) Al nivel de la parte anterior del m3 o por detrás de éste.

(1) Al nivel del m2.

39. Posición del extremo del proceso coronoides en relación al cóndilo (ver pág. 37):

(0) Al nivel o por debajo del cóndilo mandibular.

(1) Por encima del cóndilo mandibular.

40. Extremo dorsal de la apófisis coronoides (ver pág. 37):

(0) Orientado posteriormente o posterolateralmente; la muesca posterior es más fuertemente descendente en dirección anterior, desde el cóndilo.

(1) Orientado dorsalmente; la muesca posterior está poco excavada.

41. Porción dorsal del proceso postcondíleo en vista posterior (ver pág. 37):

(0) Orientado verticalmente.

(1) Oblicuo en dirección ventrolateral.

Tabla 6. Matriz analizada. Estados polimórficos: a=(01), b=(12); caracteres faltantes: “?”; caracteres no comparables: “-”.

	5					10					15					20				
<i>Octodontomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. laeviplicatus</i>	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>E. formosus</i>	1	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>E. gracilis</i>	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>E. chapalmalensis</i>	1	0	0	1	0	2	1	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Eumysops</i> sp. nov.	1	0	0	1	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Pampamys</i>	0	0	1	0	?	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0
<i>Thrichomys</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Proechimys</i>	0	0	0	0	a	0	0	2	0	3	2	0	a	0	a	0	0	1	1	0
<i>Trinomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	b	2	0	a	a	1	0	0	1	1	0
<i>Clyomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Euryzomatomys</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
“E.” <i>parodii</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	?	?	1
<i>Isothrix</i>	0	1	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	1	1
<i>Kannabateomys</i>	0	1	1	0	1	1	2	0	0	2	0	0	1	1	2	0	1	0	1	1
<i>Dactylomys</i>	0	1	1	0	1	0	2	0	-	2	0	0	1	1	-	0	1	0	1	1
<i>Myocastor</i>	0	1	1	0	1	0	2	0	0	2	2	0	-	1	-	0	0	0	1	1
<i>Phyllomys</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	1	0	1	1
<i>Mesomys</i>	0	1	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	1	1

	25					30					35					40				
<i>Octodontomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>E. laeviplicatus</i>	?	0	0	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	?	1	0	0	0	0	0
<i>E. formosus</i>	1	0	0	1	1	?	1	2	0	1	0	?	1	?	1	0	0	0	0	0
<i>E. gracilis</i>	1	0	0	1	1	0	1	2	0	1	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>E. chapalmalensis</i>	1	0	0	2	1	0	1	2	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Eumysops</i> sp. nov.	1	1	0	0	1	0	1	?	0	1	0	1	1	?	1	0	0	0	0	0
<i>Pampamys</i>	?	0	0	?	?	?	1	?	?	?	0	?	?	?	1	0	?	?	?	0
<i>Thrichomys</i>	1	0	0	2	1	0	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Proechimys</i>	1	0	0	0	1	0	1	2	1	1	0	2	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Trinomys</i>	a	0	0	0	1	0	1	2	1	1	1	2	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Clyomys</i>	1	1	1	0	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Euryzomatomys</i>	1	1	1	0	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
“E.” <i>parodii</i>	?	0	0	?	?	?	1	2	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?
<i>Isothrix</i>	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>Kannabateomys</i>	2	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>Dactylomys</i>	2	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>Myocastor</i>	3	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Phyllomys</i>	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>Mesomys</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1

Como resultado de una búsqueda exacta, mediante máxima parsimonia, se obtuvieron 10 árboles de 94 pasos, IC=0.56, IR=0.76 (Fig. 34). El árbol de consenso estricto y los valores de *Bremer Support* (BS) y BS relativo se muestran en la Fig. 35. Para analizar el soporte de los nodos (BS) se evaluaron hasta 500 árboles con 10 pasos más

largos que el óptimo; sin embargo, los valores definitivos resultaron a partir de árboles con 4 pasos más largos que el óptimo.

En todos los árboles se recuperaron dos clados principales (Fig. 34 y 35); uno de ellos integrado por ((*Trinomys*, *Proechimys*) ("E." *parodii* (*Kannabateomys*, *Dactylomys*, *Myocastor*))), y el restante por ((*Clyomys*, *Euryzygomatomys*) (*Thrichomys* (*Pampamys* (*Eumysops* spp.)))). Los clados que modificaron su topología fueron los integrados por *Myocastor*-*Dactylomys*-*Kannabateomys*, y el de las especies de *Eumysops* (Fig. 34).

*Eumysops* resultó monofilético en los 10 árboles obtenidos. La lista de sinapomorfias no ambiguas que sustentaron el clado de *Eumysops* en cada árbol se muestra en la Tabla 7. En todos los árboles, el género resultó sustentado por la forma del bisel del incisivo (estado de carácter 1<sup>1</sup>), la posición relativa del foramen interpremaxilar (4<sup>1</sup>) y la morfología de la parte anterior del rostro (16<sup>1</sup>).

Tabla 7. Lista de sinapomorfias no ambiguas que sustentan el clado de *Eumysops*.

Nodo	Carácter	Cambio	Descripción caracteres
20	1	0 → 1	Bisel del I1 largo.
	4	0 → 1	Foramen interpremaxilar ubicado en la mitad de los premaxilares o posteriormente.
	16	0 → 1	Ancho de la porción ventral del rostro, por delante de los forámenes incisivos, notablemente más estrecha.

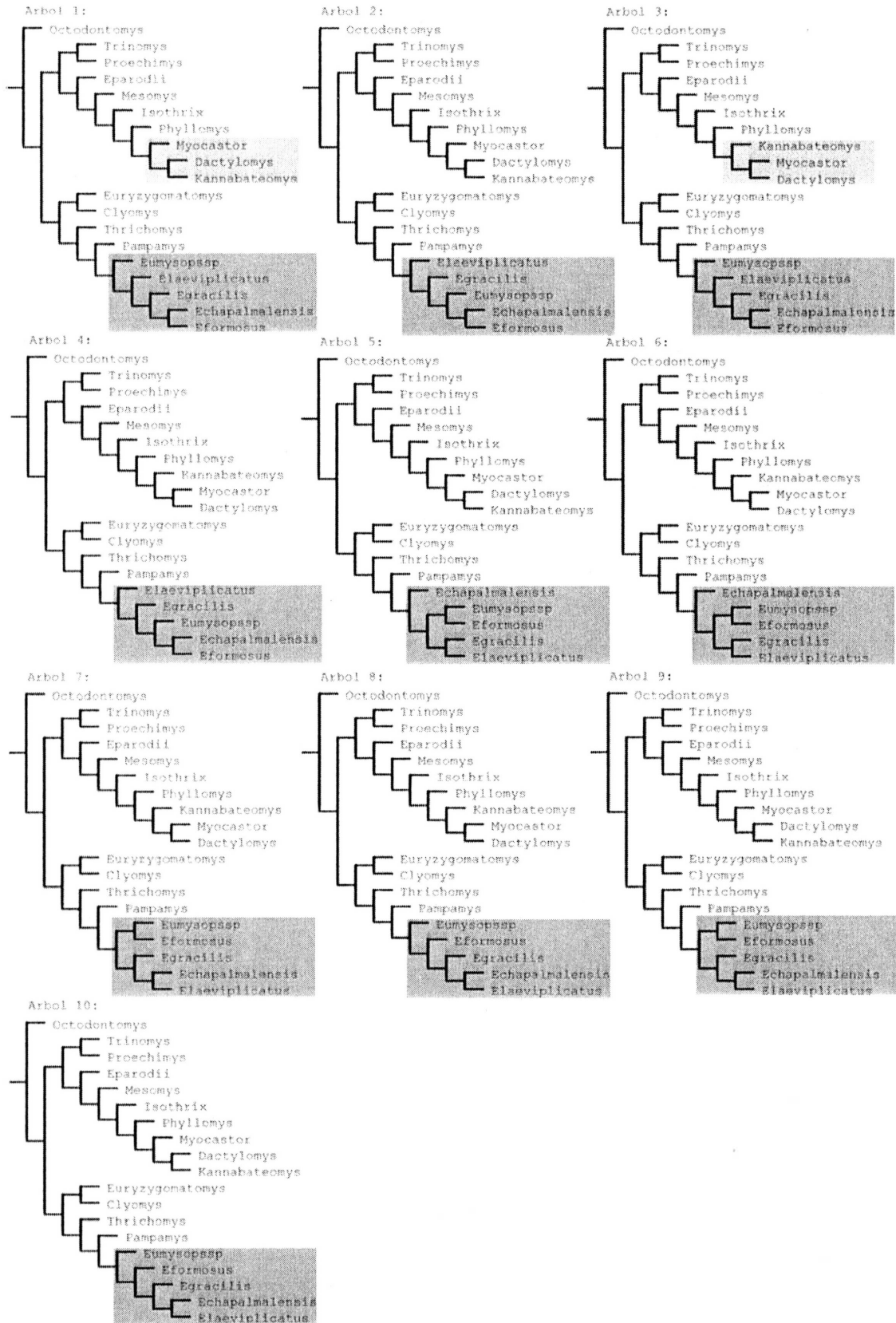


Figura 34. Árboles obtenidos por máxima parsimonia a partir del análisis de la matriz de la Tabla 6. Se sombrea los clados que modifican su topología.

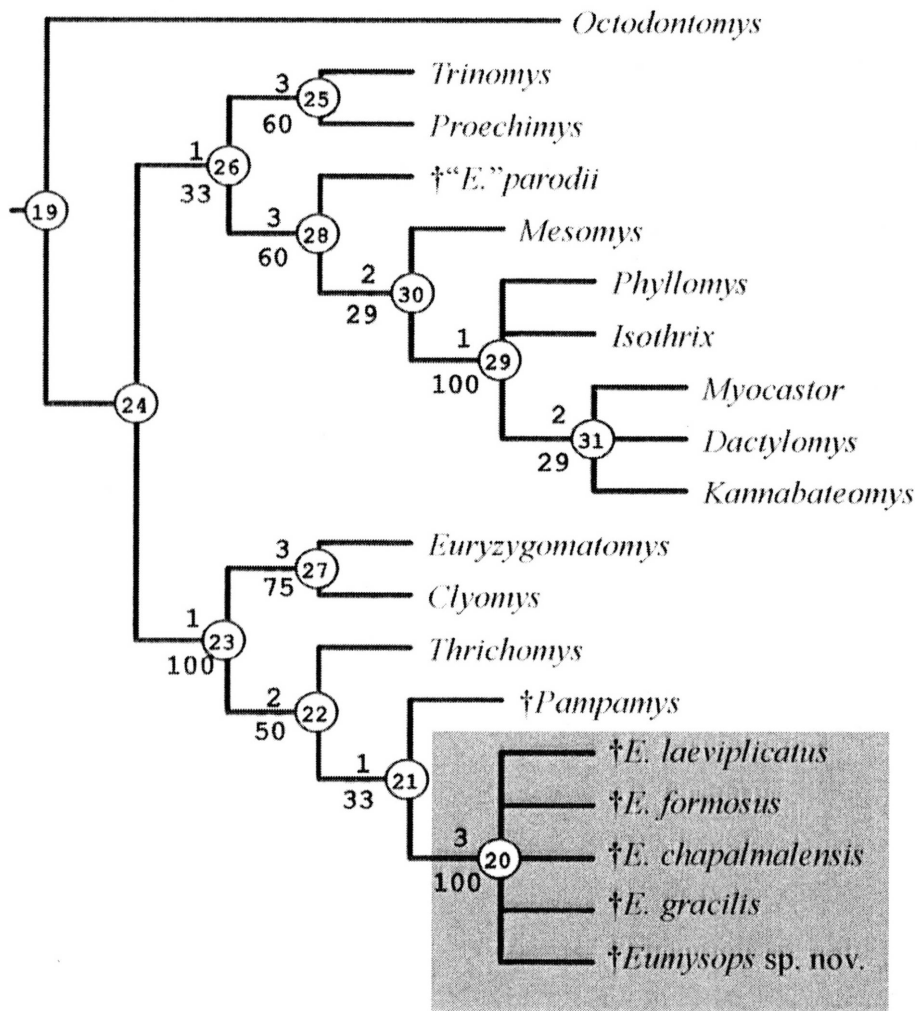


Figura 35. Consenso de los 10 árboles más parsimoniosos obtenidos a partir de la matriz realizada con 41 caracteres (Tabla 6). Los números encerrados en círculos indican los nodos; los números por encima y por debajo de las ramas indican los valores de *Bremer support* (BS) y de BS relativo, respectivamente.

En este análisis filogenético, las relaciones de las especies de *Eumysops* no fueron resueltas (Fig. 34 y 35). Sin embargo, el clado de *Eumysops* resultó bien sustentado (Fig. 35).

El clado (*Thrichomys* (*Pampamys* (*Eumysops* spp.))) resultó sustentado por los estados de carácter (7<sup>1</sup>), (24<sup>1</sup>), (33<sup>1</sup>) (Tabla 8). El género extinto *Pampamys*, del Mioceno tardío de La Pampa, formó un grupo monofilético con las especies de *Eumysops* (Fig. 35). Este género ha sido propuesto previamente como estrechamente vinculado (aún en relación de ancestralidad directa) con *Thrichomys* (Verzi *et al.*, 1995). Este análisis filogenético no sustenta dicha hipótesis. No obstante, el clado *Pampamys-Eumysops* posee un bajo

sustento (Fig. 35). Lamentablemente, parte de los caracteres utilizados en el análisis no están preservados en *Pampamys*; en este sentido, resulta especialmente significativa la ausencia de caracteres de la región orbital, los cuales han demostrado ser importantes en otros análisis de filogenias morfológicas de octodontoideos (e.g. Verzi, 2001, 2008; Carvalho y Salles, 2004). En todos los árboles este clado fue sustentado por el estado de carácter 35<sup>1</sup> (Tabla 8), el cual indica la ausencia de la lámina lateral del canal para el nervio infraorbital. Este carácter se comporta como una homoplasia sustentando también el clado ((*Proechimys*, *Trinomys*)(("E." *parodii* (*Mesomys* (*Phyllomys*, *Isothrix* (*Dactylomys*, *Kannabateomys*, *Myocastor*)))).

Más allá de la posición de *Pampamys*, la reunión de *Thrichomys* y *Eumysops* en un mismo clado es consistente con hipótesis sistemáticas y evolutivas previas que interpretaron a estos géneros como estrechamente relacionados (Kraglievich, 1957; Vucetich y Verzi, 1996), aún en relación de ancestralidad directa (Kraglievich, 1965).

Como se indicó arriba, el clado ((*Clyomys*, *Euryzygomatomys*) (*Thrichomys* (*Pampamys* (*Eumysops* spp.)))) fue recuperado en todos los árboles obtenidos. Este clado es sustentado en dichos árboles por la orientación vertical de la pared lateral interna de los forámenes incisivos por detrás de la sutura premaxilo-maxilar (estado de carácter 9<sup>1</sup>).

El segundo de los cladogramas mayores obtenidos estuvo integrado por *Trinomys* + *Proechimys*, conjuntamente con los géneros de "Echimyinae", Myocastorinae y "Dactylomyinae". El extinto "E." *parodii* resultó el grupo hermano de *Mesomys* + estos últimos.

Tabla 8. Lista de simapomorfias no ambiguas que sustentan los nodos 21, 22 y 28.

<i>(Pampamys(Eumysops spp.))</i>				Descripción caracteres
Árbol	Nodo	Carácter	Cambio	
1 – 10	21	35	0 → 1	Lámina lateral del canal para el nervio infraorbital ausente.
<i>(Thrichomys(Pampamys(Eumysops spp.)))</i>				Ancho de los forámenes incisivos al nivel de la sutura premaxilo-maxilar, la mitad del ancho del rostro al mismo nivel. Extremo anterior del órbita esfenoides, al nivel o por detrás del M3. Depresión de la fosa suborbitaria presente.
1-4, 7-10	22	7	0 → 1	
		33	0 → 1	
5 – 6	22	7	0 → 1	
		24	0 → 1	
		33	0 → 1	

Estos resultados son parcialmente consistentes con reconstrucciones filogenéticas previas. En el análisis morfológico realizado por Carvalho y Salles (2004; Fig. 36 a) sobre la base de caracteres esencialmente dentarios, *Proechimys-Trinomys* son recuperados como

parte de uno de los clados mayores, mientras que otro de los clados obtenidos está integrado por géneros de "Echimyinae"-Dactylomyinae-Myocastorinae. Aunque este análisis no resuelve las relaciones entre *Eumysops*, *Thrichomys*, *Pampamys*, *Clyomys* y *Euryzygomatomys*, en el total de los árboles obtenidos los últimos tres géneros forman parte de un mismo agrupamiento (Carvalho y Salles, 2004: 466). En la reconstrucción filogenética de Emmons (2005), basada en caracteres craneodontarios, también se recupera la relación de *Proechimys* y *Trinomys* con los géneros clásicamente considerados Echimyinae-Dactylomyinae (Fig. 36 b), así como el agrupamiento *Euryzygomatomys*-*Clyomys*. En dicho análisis, *Thrichomys* está más relacionado con los "equiminos"- "dactilominos" que con *Euryzygomatomys* y *Clyomys*.

Finalmente, como en la filogenia propuesta aquí, en las dos propuestas morfológicas previas, *Myocastor* resulta más estrechamente relacionado con los géneros clásicamente considerados Echimyinae y Dactylomyinae que con otros géneros (Carvalho y Salles, 2004; Emmons, 2005).

En la filogenia molecular de Galewski *et al.* (2005), los géneros *Kannabateomys*, *Dactylomys*, *Isothrix*, *Phyllomys*, *Mesomys*, *Myocastor* y *Proechimys* integraron unos de los dos clados mayores obtenidos; en el clado restante, *Clyomys* - *Euryzygomatomys* se agruparon con *Trinomys* (Fig. 36 c). La diferencia más saliente entre el estudio de Galewski *et al.* (2005) y los resultados de este trabajo se centra en la posición de *Thrichomys*, que en la propuesta molecular resultó vinculado al clado de Echimyinae-Dactylomyinae-Myocastorinae (incluyendo *Proechimys*) (Fig. 36 c). La filogenia molecular de Patterson y Velazco (2008) también recupera el clado *Clyomys* - *Euryzygomatomys*, agrupado con *Trinomys*.

A manera de síntesis, tanto las propuestas morfológicas como moleculares indican que es necesario continuar revisando la filogenia de equímidos con mayor cantidad de caracteres, y muestras que incluyan mayor número de taxones vivientes y extintos. Más allá de esto, los resultados obtenidos en el presente estudio sugieren la posibilidad de reconocer el clado ((*Clyomys*, *Euryzygomatomys*)(*Thrichomys*(*Pampamys*(*Eumysops* spp.)))) como subfamilia Eumysopinae. La composición de este clado subfamiliar es consistente con el agrupamiento propuesto por Verzi *et al.* (1995) y Vucetich y Verzi (1996) como "eumisopinos de molares simplificados".



Figura 36. Análisis filogenéticos previos; a. modificado de Carvalho y Salles (2004), b. modificado de Emmons (2005), c. modificado de Galewski *et al.*, 2005. Con barras verticales negras se señalan los taxones estudiados en el presente trabajo, y se sombrea a *Eumysops* (en a) y los grupos de taxones también recuperados en el presente trabajo (más allá de las diferencias en las topologías).

#### 4.2.2. Análisis filogenético de las especies de *Eumysops*

Las relaciones filogenéticas de las cinco especies de *Eumysops* reconocidas en esta tesis se estudiaron sobre la base de una matriz integrada por 13 caracteres craneodentarios y mandibulares (Tabla 9). Sobre la base de los resultados previos, el viviente *Thrichomys* fue utilizado como raíz. A continuación se brinda una descripción de los caracteres y sus estados, y la matriz resultante.

##### *.- Descripción de los caracteres*

1. Márgenes anteriores a los forámenes incisivos, por delante de la sutura premaxilomaxilar (ver págs. 64; 74; 81 y 86):

(0) Cóncavos.

(1) Rectos y divergentes.

2. Porción anterior del puente palatal, pared posterior de los forámenes incisivos (ver págs. 64; 74; 81 y 86):

(0) Con cresta media.

(1) Sin cresta media.

3. Margen medial de la fosa maxilar (modificado de Patton, 1987; ver págs. 69; 74; 81 y 86):

(0) Formando un borde orientado medialmente o ventromedialmente; fosa maxilar moderadamente profunda en su parte medial.

(1) Formando una lámina orientada ventralmente que limita la porción medial de la fosa maxilar, más profunda.

4. Posición de la lámina del vómer (ver págs. 96; 74 y 81):

(0) Dorsal al septo premaxilar.

(1) Al mismo nivel que el septo premaxilar, al menos en la porción adyacente al mismo.

5. Posición del foramen esfenopalatino (ver págs. 64; 69; 73 y 86):

(0) Ubicado marcadamente por detrás del foramen de exposición nasolacrimal.

(1) Ubicado ventralmente al foramen de exposición nasolacrimal.

6. Porción orbital del lacrimal (ver págs. 64; 74 y 82):

(0) Alcanzando el borde del foramen lacrimal.

(1) No contacta el foramen lacrimal.

7. Fosa suborbitaria en la porción dorsal del yugal (ver págs. 64; 74 y 82):

(0) Presente.

- (1) Ausente.
8. Porción anterior del yugal (ver págs. 69; 74; 82 y 86):
- (0) No ascendente en la porción posterior de la barra anteorbitaria; el maxilar posee una proyección posterior dorsal al yugal.
- (1) Ascendente en la parte posterior de la barra anteorbitaria; proyección posterior del maxilar, reducida.
- (2) Marcadamente ascendente en la parte posterior de la barra anteorbitaria; proyección posterior del maxilar muy reducida.
9. Porción anterior de la fosa yugal (ver págs. 64; 74; 82 y 86):
- (0) Dorsal a la sutura maxilo-yugal.
- (1) Posterior a la sutura maxilo-yugal.
10. Margen dorsal del extremo anterior de la fosa yugal (ver págs. 64; 74; 82 y 86):
- (0) Descendente o subhorizontal.
- (1) Fuertemente ascendente.
11. Base de la porción mastoidea (ver págs. 64 y 75):
- (0) Ancha.
- (1) Comprimida entre la cresta nucal y el proceso lateral del supraoccipital.
12. Fondo del hipoflexo en los M1-2 con fosetas labiales cerradas (ver págs. 63; 70; 75 y 82):
- (0) Orientado hacia la parafoseta.
- (1) Orientado hacia la cara anterior del molar.
13. Desarrollo de la muesca masetérica (para inserción del m. masetero anterior) y del origen de la cresta masetérica (ver págs. 65; 69; 82 y 87):
- (0) Moderado.
- (1) Muy fuerte.

Tabla 9. Matriz analizada. Caracteres faltantes: "?".

	5					10							
<i>Thrichomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. laeviplicatus</i>	0	0	0	?	0	1	0	?	?	0	1	1	0
<i>E. formosus</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	?	?	0
<i>E. gracilis</i>	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0
<i>E. chapalmalensis</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0
<i>Eumysops</i> sp. nov.	1	0	0	0	?	?	1	2	1	1	?	0	1

Como resultado de una búsqueda exacta, mediante máxima parsimonia, se obtuvo 1 árbol de 17 pasos, IC=0.82, IR=0.73 (Fig. 37). Los valores de BS y BS relativo se muestran en la Fig. 37; para la obtención de estos valores se exploraron hasta 500 árboles con 10 pasos más largos que el óptimo; los valores definitivos resultaron a partir de árboles subóptimos con 2 pasos más largos.

La lista de sinapomorfias no ambiguas que sustentaron los clados formados por las especies de *Eumysops* se muestra en la Tabla 10. El clado (*E. laeviplicatus* (*E. formosus*, *E. chapalmalensis*)) fue sustentado por sinapomorfias en la porción orbital del foramen incisivo (estado de carácter 6<sup>1</sup>), la base de la porción mastoidea (estado de carácter 11<sup>2</sup>) y el fondo del hipoflexo de M1-2 (estado de carácter 12<sup>1</sup>) (Fig. 37; Tabla 10). El clado *E. formosus*-*E. chapalmalensis* resultó sustentado por la porción anterior del puente palatal (estado de carácter 2<sup>1</sup>) y el margen medial de la fosa maxilar (estado de carácter 3<sup>1</sup>). Finalmente, el clado formado por las especies *E. gracilis*-*Eumysops* sp. nov. se sustentó por la ubicación de la porción anterior de la fosa yugal (estado de carácter 9<sup>1</sup>) (Fig. 37; Tabla 10). El clado *E. formosus*-*E. chapalmalensis* fue el mejor sustentado.

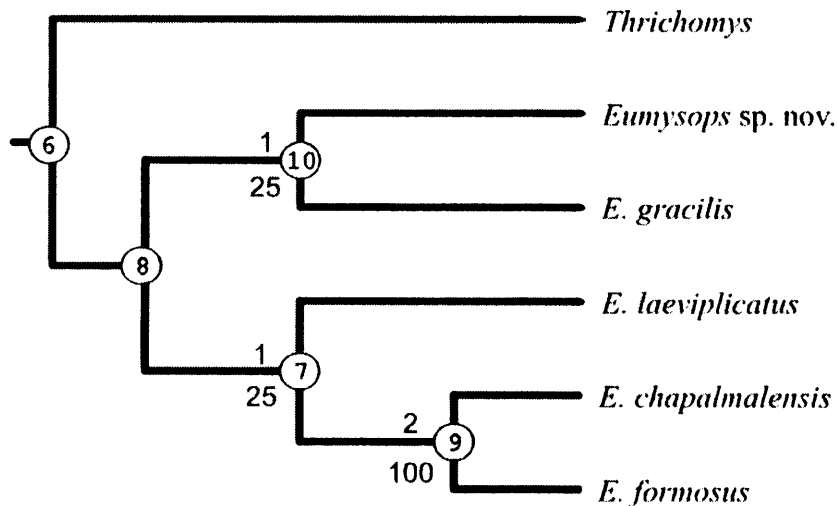


Figura 37. Árbol más parsimonioso obtenido con 13 caracteres craneodentarios y mandibulares. Los números encerrados en círculos indican los nodos; los números por encima y por debajo de las ramas indican los valores de *Bremer support* (BS) y BS relativo, respectivamente.

Tabla 10. Lista de sinapomorfias no ambiguas que sustentan las relaciones de las especies de *Eumysops*.

Nodo	Carácter	Cambio	Descripción de caracteres
7	6	0 → 1	La porción orbital del lacrimal no contacta con el foramen lacrimal.
	11	0 → 1	Base de la porción mastoidea comprimida entre la cresta nugal y el proceso lateral del supraoccipital.
	12	0 → 1	Fondo del hipoflexo en M1-2 con fosetas labiales cerradas, orientado hacia la cara anterior del molar.
9	2	0 → 1	Porción anterior del puente palatal sin cresta media.
	3	0 → 1	Margen medial de la fosa maxilar, formando una lámina orientada ventralmente, que limita la porción medial de la fosa maxilar, más profunda.
10	9	0 → 1	Porción anterior de la fosa yugal, posterior a la sutura maxilo-yugal.

Las afinidades entre las especies de *Eumysops* sólo habían sido tratadas previamente por Kraglievich (1957; 1965). La comparación de sus resultados con los presentados aquí es difícil dadas las diferencias en las especies reconocidas en uno y otro caso (ver Capítulo 3). De las seis especies que reconoce este autor, sólo se pudieron revisar los materiales que asignó a *E. chapalmalensis*; los criterios seguidos para la asignación de las demás especies no pudieron ser cotejados, ya que Kraglievich no brindó una lista del material sobre el que se basó. Este autor reconoció dos grupos de especies: *E. laeviplicatus*-*E. cavioides*, y *E. formosus*-*E. chapalmalensis*-*E. paracavioides*. Más allá de las diferencias sistemáticas, su hipótesis es probablemente consistente con la propuesta brindada aquí en el reconocimiento del agrupamiento de *E. formosus* y *E. chapalmalensis*.

CAPÍTULO 5

ANÁLISIS

ADAPTATIVO

## CAPÍTULO 5

## ANÁLISIS ADAPTATIVO

Los estudios de adaptación implican contrastación de cambios en el ajuste de organismos individuales, demes o poblaciones a determinados parámetros ambientales (Arnold, 1983; Grandcolas y D' Haese, 2002). En el contexto del presente trabajo, las especializaciones morfológicas son analizadas al nivel de patrón y en niveles jerárquicos por encima de los antes mencionados (Cracraft, 1990). En este sentido, dichas especializaciones ("adaptaciones") se asumen como vinculadas a un determinado ajuste sólo en términos de potencialidad (e.g. Smith y Redford, 1990).

En roedores caviomorfos se han realizado varios estudios de caracteres esqueléticos y dentarios con significado funcional; estos estudios se centraron principalmente en especializaciones vinculadas con modos masticatorios (Landry, 1957; Woods, 1972; Woods y Howland, 1979; Woods y Mckeen, 1989; Butler, 1980, 1985; Verzi, 1987, 2001; Wilkins y Cunningham, 1993; Vassallo y Verzi, 2001; Olivares *et al.*, 2004), modos de vida y tipos de locomoción (Fernández *et al.* 2000; De Santis y Moreira, 2000; Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Morgan y Verzi, 2006; Verzi y Olivares, 2006; Weisbecker y Schmid, 2007; Candela y Picasso, 2008; Seckel y Janis, 2008; Lessa *et al.*, 2008). Respecto de los estudios sobre los modos de vida, se ha avanzado mucho en la caracterización de morfotipos vinculados a modos de vida fosoriales a subterráneos, pero no de igual manera en la caracterización de hábitos epigeos cursoriales (e.g. Rocha-Barboza *et al.*, 1996)

Dentro de este contexto, son escasos los trabajos dedicados al estudio de adaptaciones morfológicas en los equímidos. En los últimos años se progresó en el conocimiento de la evolución de rasgos craneomandibulares, pero desde una aproximación taxonómica, filogenética o de variación geográfica (e.g. Gardner y Emmons, 1984; Patton y Emmons, 1985; Patton, 1987; dos Reis *et al.*, 2002; Emmons, 2005; Monteiro y dos Reis, 2005; Monteiro *et al.*, 2005). Los análisis adaptativos de rasgos postcraneos de los equímidos, aún considerando su inclusión en estudios comparativos más generales, son todavía más escasos que los estudios de cráneo (e.g. Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Weisbecker y Schmid, 2007; Candela y Picasso, 2008; Seckel y Janis, 2008; Lessa *et al.*, 2008).

Como se dijo anteriormente, los abundantes materiales de *Eumysops* permiten estudiar la morfología craneana casi en su totalidad, y cerca de un 90% del esqueleto postcraneano (ver 3.1). Parte de estos restos fueron analizados previamente por Horovitz (1991), quien brindó una descripción de gran parte del esqueleto y un análisis funcional de la porción apendicular. Nuevos hallazgos de restos craneanos y postcraneanos permitieron continuar el análisis, brindar detalles no estudiados, y realizar análisis comparativos no desarrollados previamente. El análisis de las especializaciones esqueléticas, relacionadas a estrategias masticatorias y modos de vida, se llevó a cabo mediante una comparación cuali-cuantitativa con caviomorfos vivientes con diferentes hábitos.

A continuación se brinda una breve reseña de los ambientes ocupados y modos de vida de dichos caviomorfos incluidos en el estudio, ordenados por categorías de acuerdo a sus hábitos.

#### Epigeos, ricochetes facultativos.-

*Trinomys yonenagae* (Echimyidae). Habita bancos de dunas costeras del tramo medio del Río São Francisco, en el NE de Bahía, Brasil. El ambiente pertenece al Dominio Morfoclimático de la Caatinga, con clima semiárido y cobertura vegetal escasa (Rocha, 1995, Rocha y Rodrigues, 2005). Excava extensas madrigueras comunales en suelo arenoso (Rocha, 1995). Presenta locomoción a saltos (Rocha, 1995), con marcha principalmente asimétrica con galope transversal y salto (Rocha *et al.*, 2007).

*Chinchilla-Lagidium* (Chinchillidae). Habitan ambientes áridos a semiáridos en áreas andinas y periandinas, hasta los 5000 m de altura. Trepan o saltan entre las rocas con gran agilidad, y se refugian en oquedades y grietas naturales preexistentes (Nowak, 1991; Spotorno *et al.*, 2004; Canevari y Vaccaro, 2007).

#### Epigeos, cursoriales.-

*Proechimys* (Echimyidae). Habita mayormente selvas y bosques en galería (menos frecuentemente bosques secos) en el norte de América del Sur y América central. Es terrestre, cursorial, con escasa capacidad para trepar en vegetación baja (Gardner y Emmons, 1984; Emmons y Feer, 1997).

*Cavia* (Caviidae). Habita ambientes húmedos y cálidos con abundante cobertura de vegetación herbácea, arbustiva o boscosa, desde el norte de América del Sur hasta Uruguay y este de Argentina. Es terrestre, cursorial y no excava madrigueras (Nowak, 1991; Canevari y Vaccaro, 2007).

-Cursoriales capaces de saltar.

*Thrichomys* (Echimyidae). Habita ambientes rocosos y xéricos en la Caatinga y Cerrado en Brasil, y el Chaco en Paraguay y Bolivia. Se refugia en grietas de rocas o debajo de cactus. En cautiverio se ha observado que salta únicamente sobre sus patas traseras (Nowak, 1991; dos Reis y Pessôa, 2004).

*Dasyprocta* (Dasyproctidae). Habita mayormente en selvas, aunque también en Cerrado y Caatinga, en América Central y norte de América del Sur. Es terrestre, con sus miembros adaptados para la marcha y la carrera; trota, galopa, y puede saltar verticalmente alrededor de dos metros, aún en el comienzo de la carrera (Nowak, 1991; Emmons y Feer, 1997).

*Dolichotis* (Caviidae). Habita zonas áridas y semiáridas del Monte y Patagonia en el oeste y sur de Argentina. Posee especializaciones morfológicas para la marcha y la carrera en ambientes abiertos; galopa a gran velocidad y salta realizando cortos brincos con sus cuatro patas al mismo tiempo (Nowak, 1991; Campos *et al.*, 2001).

-Cursoriales capaces de excavar sus madrigueras.

*Trinomys* (Echimyidae). La especie analizada, *T. dimidiatus*, habita áreas no perturbadas del bosque Atlántico en el este de Brasil. Se ha señalado que *Trinomys* puede excavar madrigueras (Emmons, 1982; Gardner y Emmons, 1984; Eisenberg y Redford, 1999).

*Microcavia* (Caviidae). La especie analizada, *M. australis*, habita zonas áridas y semiáridas en el oeste, centro y sur de Argentina. Excava madrigueras y usa corredores entre matorrales para desplazarse. Puede trepar arbustos para alimentarse (Nowak, 1991; Tognelli *et al.*, 2001).

*Cuniculus* (Cuniculidae). Habita bosques tropicales y subtropicales, usualmente cerca de cuerpos de agua. Es cursorial, y excava madrigueras o utiliza la de otras especies. Estas madrigueras están ubicadas debajo de raíces de árboles o bajo rocas, y son tubos simples con varias bocas (Nowak, 1991; Emmons y Feer, 1997; Canevari y Vaccaro, 2007).

#### Epigeos, arborícolas.-

*Isothrix* (Echimyidae). Habita bosques tropicales cercanos a ríos, y tiene hábitos netamente arborícolas, aunque puede encontrarse en tierra en huecos de la base de grandes árboles (Nowak, 1991; Emmons y Feer, 1997).

*Phyllomys* (Echimyidae). Habita en el bosque Atlántico al este de Brasil. Tiene hábitos marcadamente arborícolas; hace nidos a varios metros de altura sobre ramas o en huecos de árboles o palmeras (Emmons y Feer, 1997; Leite, 2003).

*Dactylomys* (Echimyidae). Restringido al bosque amazónico en el norte y noroeste de América del Sur. Sus hábitos son netamente arborícolas; puede tomarse de las ramas con el tercer y cuarto dígito y correr rápidamente sobre ellas. Se lo ha observado desprendiendo la corteza de tallos de bambú verde y comiendo la superficie interna (Nowak, 1991; Emmons y Feer, 1997).

*Kannabateomys* (Echimyidae). Habita el bosque Atlántico y bosques en galería en el sudeste de Brasil, este de Paraguay y noreste de Argentina. Está asociado al bosque húmedo, donde ocupa densos matorrales de bambú. Sus manos y pies son prénsiles (Emmons y Feer, 1997; Eisenberg y Redford, 1999).

*Mesomys* (Echimyidae). Habita el bosque amazónico hasta los 1900 m, cerca de ríos u otros lugares húmedos. Es arborícola, pero suele alimentarse en tierra (Nowak, 1991; Emmons y Feer, 1997; Eisenberg y Redford, 1999).

#### Fosoriales, semisubterráneos.-

*Euryzygomatomys* (Echimyidae). Habita el sudeste de Brasil, noreste de Argentina y Paraguay, preferentemente en áreas abiertas cerca de cursos de agua (Gonçalves *et al.*, 2007). Alho (1982) reportó la observación de individuos excavando sus madrigueras en un área próxima a un bosque en galería.

*Clyomys* (Echimyidae). Habita el Cerrado brasileño y Chaco paraguayo, en áreas abiertas. Tiene hábitos fosoriales; viven en colonias y sus madrigueras son muy elaboradas (Avila-Pires y Wutke, 1981; Nowak, 1991; Bueno *et al.*, 2004).

*Octodon – Aconaemys* (Octodontidae). Habitan zonas periandinas en el centro y sur de Chile y sur de Argentina. Los ejemplares analizados fueron colectados en ambiente de bosque y el ecotono con la estepa, en un área con más de 1000 mm de precipitaciones anuales. Excavan galerías complejas, pero pasan una importante parte del tiempo fuera de ellas (Verzi y Alcover, 1990; Nowak, 1991; Lessa *et al.*, 2008). *Aconaemys* es un fosorial morfológicamente más especializado que *Octodon* (Pearson, 1984; Lessa *et al.*, 2008).

*Lagostomus* (Chinchillidae). Habita la Pampasia, el Monte y el Chaco en el sur de América del Sur. Es colonial y excava extensos y complejos sistemas de cuevas, esencialmente con sus miembros anteriores. Puede correr a gran velocidad, alternando la carrera con saltos de 3 m y rápidos giros (Nowak, 1991; Jackson *et al.*, 1996).

### Subterráneos.-

*Spalacopus* (Octodontidae). Habita el centro de Chile, desde cordillera hasta la costa, en ambientes de estepas de altura, sabanas, y dunas costeras (Torres-Mura y Contreras, 1998). Pasa la mayor parte del tiempo bajo tierra; excava madrigueras comunales complejas (Begall y Gallardo, 2000), y posee marcadas especializaciones morfológicas para la excavación en el cráneo y el postcráneo (Reig, 1970; Lessa *et al.*, 2008).

*Ctenomys* (Ctenomyidae). La especie analizada, *C. talarum*, habita suelos arenosos, con vegetación arbustiva y talares en la costa de la provincia de Buenos Aires. *Ctenomys* excava galerías complejas donde pasa la mayor parte del tiempo (Nowak, 1991; Lessa *et al.*, 2008); posee marcadas especializaciones para la excavación en cráneo y postcráneo (e.g. Lessa, 1993; Stein, 2000; Lessa *et al.*, 2008)

### Semiacuáticos.-

*Myocastor* (Echimyidae). Se distribuye junto a cuerpos de agua permanente en muy diversos ambientes. Posee especializaciones morfológicas para la natación en los miembros anteriores y posteriores. Construye cuevas en las riberas, de 1 a 6 m de largo y con varias entradas (Woods *et al.*, 1992).

## **5.1. Modos de masticación**

Estudios previos en caviomorfos han aportado importantes resultados sobre la variación de los rasgos craneomandibulares y dentarios vinculados a diferentes modos de masticación (Wilkins y Cunningham, 1993; Koenigswald *et al.*, 1994; Vassallo y Verzi, 2001; Verzi, 2001; Olivares *et al.*, 2004). En molares de corona plana como los de *Eumysops* (esto es, con crestas a un mismo nivel, sin persistencia de cúspides; Butler, 1985), la asimetría en el desgaste de la dentina entre el borde de ataque (el que primero queda expuesto a la oclusión) y el de salida (en el lado opuesto) permite determinar el sentido de los movimientos masticatorios. En el primero, la interfase esmalte-dentina es continua porque la dentina se encuentra protegida de la abrasión por la banda de esmalte precedente. En el borde de salida, en cambio, la acumulación de partículas de alimento promueve el desarrollo de un escalón de esmalte por encima del nivel de la dentina. Las estrías de desgaste, presentes en el esmalte y en algunos casos en la dentina, permiten conocer la dirección de los movimientos masticatorios (Greaves, 1973; Verzi, 2001). Un modo de masticación oblicuo se expresa a través de estrías de desgaste que forman ángulos mayores a 30° (hasta cerca de 70°) con respecto al eje sagital del cráneo; en el modo

propalinal, los ángulos son cercanos a 30° o menores (Landry, 1957; Woods y Howland 1979; Butler, 1980; 1985; Woods y Mckeen, 1989; Wilkins y Cunningham, 1993; Olivares *et al.*, 2004).

El análisis del desgaste dentario en *Eumysops* mostró que este género poseía masticación oblicua. Las estrías de desgaste mostraron un ángulo con un valor promedio de 49° (Tabla 11). El valor de los ángulos para cada una de las especies del género puede verse en la Tabla 11 (los especímenes utilizados para tomar los ángulos de las estrías de desgaste dentario se señalan con asterísco en el Apéndice I).

Tabla 11. Ángulos de las estrías de desgaste en los molares de las especies de *Eumysops*

	Estrías promedio (°)	Estrías (n)	Especímenes (n)
<i>E. laeviplicatus</i>	50	17	2
<i>E. formosus</i>	55	16	1
<i>E. chapalmalensis</i>	45	135	10
<i>E. gracilis</i>	47	43	3
<i>Eumysops</i> sp. nov.	47	46	3

En ambas series dentarias sólo se encontraron estrías con una sola dirección, posterolabial-antero lingual, lo que sugiere que la masticación era unilateral. El desacople en la articulación del cóndilo mandibular propuesto para otros géneros con masticación oblicua unilateral (Olivares *et al.*, 2004) pudo ser reconocido en el ejemplar MMP 1053-S. Este ejemplar incluye cráneo y ambas hemimandíbulas asociadas; cuando las series superior e inferior izquierdas están en contacto y el cóndilo de dicho lado queda articulado en la fosa glenoidea, la series derechas no contactan.

A fin de comparar con los valores registrados en *Eumysops*, se cuantificaron los ángulos de las estrías en los géneros *Theridomysops*, *Pampamys*, "*E.*" *parodii*, *Sciamys*, *Thrichomys*, *Trinomys*, *Proechimys*, *Euryzygomatomys*, *Clyomys*, *Mesomys*, *Phyllomys*, *Dactylomys*, *Isothrix*, *Kannabateomys*. Los nueve primeros presentaron una estrategia masticatoria oblicua con valores promedios siempre mayores de 33°, mientras que los restantes mostraron una estrategia netamente propalinal (1° - 4,4°) a ligeramente oblicua (27° - 30°) (Tabla 12).

Tabla 12. Ángulos de estrías expresados en grados. (\*) Tomado de Woods y Mckeen (1989)

Géneros	Estrías (°)	Géneros	Estrías (°)
<i>Thrichomys</i>	33,57	<i>Phyllomys</i>	1,25
<i>Trinomys</i>	37	<i>Kannabateomys</i>	4,40
<i>Clyomys</i>	38	<i>Isothrix</i>	26,9
<i>Euryzygomatomys</i>	41	<i>Mesomys</i>	27,1
† <i>Theridomysops</i>	35,6	<i>Dactylomys</i>	30,3
†" <i>E.</i> " <i>parodii</i>	36,6	(*) <i>Capromys</i>	5,6
† <i>Pampamys</i>	37,9		
† <i>Sciamys</i>	38,3		

De acuerdo a la propuesta de Butler (1985) sobre la evolución de la masticación en roedores, el modo de masticación oblicuo es considerado primitivo respecto al propalinal; esto es válido para los clados de caviomorfos con molares de corona plana (e.g. Woods y Howland, 1979; Woods y Mckeen, 1989; Olivares *et al.*, 2004). De un modo general, la estrategia masticatoria propalinal se habría adquirido más de una vez independientemente en diferentes clados de caviomorfos, y aún de roedores (Butler, 1985; Woods y Howland, 1979; Woods y Mckeen, 1989; Olivares *et al.*, 2004). En la Fig. 38 los modos de masticación se mapean en los cladogramas publicados de la familia Echimyidae (Galewski *et al.*, 2005; Carvalho y Salles, 2004), y en el obtenido en este trabajo. Como puede observarse, la masticación propalinal resulta derivada en las tres reconstrucciones. En el caso del cladograma brindado por Galewski *et al.* (2005), que considera a *Capromys* dentro de Echimyidae, la masticación propalinal se habría originado dos veces independientemente. En otras reconstrucciones filogenéticas de la familia no mostradas aquí (Leite y Patton, 2002 y Emmons, 2005) se observa este mismo resultado. En la reconstrucción obtenida en este trabajo, la masticación propalinal o ligeramente oblicua también resultó derivada, aunque habría una reversión en *Myocastor*. De todos modos, estas reconstrucciones son parciales, y nuevos mapeos deberían realizarse sobre árboles que incluyan mayor cantidad de taxones.

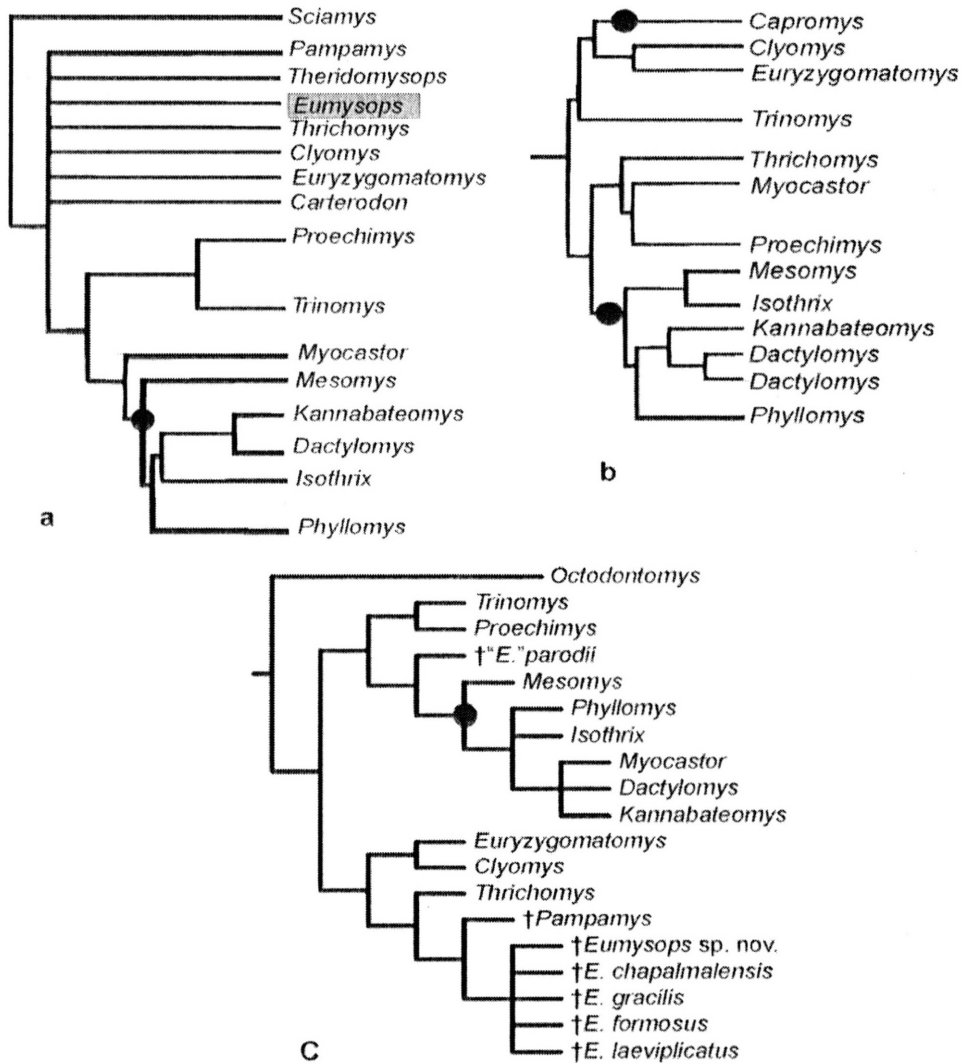


Figura 38. Mapeo del modo de masticación propalinal (círculo negro) en reconstrucciones filogenéticas de Echimyidae, a. modificado de Carvalho y Salles, 2004; b. modificado de Galewski *et al.*, 2005 c. este trabajo.

En *Eumysops*, las especies montehermosenses *E. laeviplicatus* y *E. formosus* presentaron los valores más altos (Tabla 11); esto podría sugerir cierta tendencia independiente a la disminución de los ángulos en especies más modernas, pero la disparidad de los *n* analizados requiere cautela en esta interpretación.

Más allá de esto, *Eumysops* y los restantes equímidos con masticación oblicua analizados poseen ángulos de estrías inferiores a los que presentan los géneros con masticación oblicua del grupo hermano Octodontidae + Ctenomyidae (50-61°; Olivares *et al.*, 2004). Los valores de *Eumysops* se acercan a los más bajos encontrados en dicha familia. Esto podría estar influido por la más marcada histricognatía en Octodontidae-Ctenomyidae de masticación oblicua, especialmente *Ctenomys*, lo cual brinda una mayor inclinación medial de los músculos masetero lateral (Tabla 13) y pterigoideo interno entre

su inserción y su origen (Olivares *et al.*, 2004, figs. 6 y 7). Estos músculos han sido interpretados como especialmente activos en la determinación de las direcciones masticatorias (Woods, 1972; Woods y Mckeen, 1989; Vassallo y Verzi, 2001; Olivares *et al.*, 2004). El ángulo de inclinación del m. masetero lateral (ML) pudo ser medido en *Eumysops* y los restantes caviomorfos analizados; este ángulo mostró los valores más bajos en géneros fosoriales a subterráneos (Tabla 13), coincidiendo con resultados previos (Olivares *et al.*, 2004). *Eumysops* (798-M, 4201-M, 832-M, 1053-M) presentó los mayores valores de los equimidos epigeos analizados (Tabla 13). Los valores de ML obtenidos sugieren que similares modos de masticación están asociados con diferentes inclinaciones del músculo; esto sustenta propuestas previas que señalan que la dinámica masticatoria es un mecanismo complejo, que se expresa sólo parcialmente en la morfología craneomandibular (Olivares *et al.*, 2004: 174). Por otro lado, sugiere un posible mayor compromiso de los m. pterigoideos en la determinación de las direcciones masticatorias (ver Olivares *et al.*, 2004), pero esto no pudo ser evaluado en *Eumysops* por el estado de preservación del material.

Tabla 13. Ángulos de inclinación del m. masetero lateral (ML) y de estrías de desgaste dentario. Se somborean los géneros con hábitos fosoriales a subterráneos.

	ML (°)	Ángulos de estrías (°)
<i>Ctenomys</i>	84	>60
<i>Euryzygomatomys</i>	98	41
<i>Clyomys</i>	100	38
<i>Dactylomys</i>	101	30,3
<i>Phyllomys</i>	105	1,25
<i>Trinomys</i>	107	37
<i>Isothrix</i>	108	26,9
<i>Mesomys</i>	108	27,1
<i>Proechimys</i>	112	36
<i>Thrichomys</i>	112	34
<b><i>Eumysops</i></b>	<b>115</b>	<b>49</b>
<i>Cavia</i>	146	14.3
<i>Microcavia</i>	152	51

## 5.2. Modo de vida

### 5.2.1. Análisis cráneo-mandibular

El estudio cualitativo de las especializaciones craneanas de *Eumysops*, realizado mediante un análisis comparativo con géneros vivientes con diferentes modos de vida (ver sección 2.1), sugirió que la mayor disparidad se encuentra en las regiones rostral, orbital, basicraneana y en el arco cigomático. Al evaluar estas regiones se tuvo en cuenta la variación posiblemente asociada al tamaño y estado ontogenético.

Para la caracterización cuantitativa de las especializaciones del género, se seleccionaron caracteres con presunto significado funcional. Las variables analizadas fueron en parte seleccionadas de trabajos previos (Vassallo, 1998; Stein, 2000; Mora *et al.*, 2003; Verzi y Olivares, 2006; Vassallo y Mora, 2007; Verzi, 2002; 2008; Lessa *et al.*, 2008). Se realizó un análisis comparativo con representantes actuales de las familias, y Caviidae con diferentes hábitos (ver caracterización en págs. 129-132): *Thrichomys*, *Trinomys*, *Proechimys*, *Euryzgomatomys*, *Clyomys*, *Mesomys*, *Isothrix*, *Kannabateomys*, *Phyllomys* (Echimyidae), *Octodontomys*, *Octodon*, *Aconaemys*, *Spalacopus* (Octodontidae), *Ctenomys* (Ctenomyidae), *Microcavia* y *Cavia* (Caviidae).

Las variables analizadas (ver Capítulo 2) se relacionan esencialmente con la generación de fuerzas a nivel de los incisivos (mediante los principales músculos masticatorios, i.e. m. maseteros), y el tamaño relativo de la órbita. Se incluyó, además, una medida que cuantifica el área de la sección transversal de la bóveda craneana, porque la morfología de dicha región resultó significativa en el estudio cualitativo tanto de *Eumysops* como de diversos caviomorfos vivientes (ver 3.1.). Una descripción de las medidas lineales craneomandibulares se encuentra en la Tabla 1. A continuación se brinda una breve reseña de su presunto significado funcional.

**ABM.** Ancho bicigomático máximo; un estimador de la masa de los m. maseteros; éstos son los principales músculos involucrados en la generación de fuerzas a nivel de incisivos (Olivares *et al.*, 2004).

**AINC.** Ancho de los incisivos; un estimador de la resistencia al estrés resultante durante la aplicación de fuerzas (Vassallo y Mora, 2007).

**AFI.** Ancho de los forámenes incisivos; un indicador de la aplicación de fuerzas en los incisivos (forámenes más estrechos ocurren en roedores que realizan importantes fuerzas con sus incisivos; Stein, 2000).

**AM.** Ancho de la mandíbula; un indicador de la masa de m. maseteros (Olivares *et al.*, 2004).

**HCO.** Altura del cóndilo; un estimador del brazo de palanca interno de los m. maseteros (Smith y Redford, 1990).

**PO.** Perímetro de la órbita; un estimador del tamaño del ojo, como indicador de hábitos epigeos a subterráneos (Pearson, 1984; Verzi, 2002).

**PROC.** Procumbencia de los incisivos; un indicador de la disposición de los incisivos, favorable o no para la dentoexcavación.

**SUPC.** Area de la sección transversal de la bóveda craneana; indicador del tamaño relativo de la caja craneana.

### *Análisis de Componentes Principales*

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) con las medidas transformadas en índices respecto del largo basilar (este último, representando una estimación del tamaño general; Verzi y Olivares, 2006), transformados mediante logaritmo en base 10. A través de este análisis se exploró el patrón de correlación entre las variables, así como la distribución de los géneros de acuerdo a sus modos de vida.

El PCA se realizó sobre la base de una matriz de correlación (Bookstein *et al.*, 1985; Legendre y Legendre, 1998), ya que la matriz de varianza-covarianza muestra que los valores de varianzas de algunas medidas varían en un orden de magnitud con respecto a otras.

Este PCA se llevó a cabo con 6 medidas craneanas y en él se analizaron, junto con *Eumysops*, 17 géneros de caviomorfos vivientes con diferentes modos de vida (familias Echimyidae, Octodontidae, Ctenomyidae y Caviidae, Fig. 39). Este análisis permitió incluir dos especies de *Eumysops*: *E. chapalmalensis* y *E. gracilis*.

El PCA mostró una buena discriminación entre los géneros con hábitos epigeos a subterráneos. Aunque el primer eje (PC1) comúnmente refleja variación en tamaño, en este caso las variables presentaron valores de correlación tanto positivos como negativos (Fig. 39), lo que permite asumir que dicho eje expresó forma, además de tamaño. El PC1 explicó un 46% de la variación total. Las variables con mayor carga fueron: el ancho de los incisivos (AINC), el perímetro de la cavidad orbitaria (PO), la superficie de la sección transversal de la bóveda craneana (SUPC) y el ancho de los forámenes incisivos (AFI) (Fig. 39). Las tres últimas variables mostraron correlación negativa con este eje. Los géneros se dispusieron en este primer eje según un gradiente de hábitos. *Eumysops*, parcialmente separado de los restantes géneros, se dispuso en el extremo negativo del eje junto al género esencialmente epigeo *Microcavia*, y el equímido epigeo *Thrichomys*, ambos habitantes de ambientes abiertos, áridos a semiáridos (ver pág. 130). Estos tres géneros presentan incisivos estrechos, una amplia bóveda craneana, perímetro de la cavidad orbitaria y forámenes incisivos grandes. En el extremo opuesto se ubicaron los octodontoideos con hábitos fosoriales a subterráneos y los arborícolas *Dactylomys* y *Kannabateomys*. Estos muestran incisivos anchos, y forámenes incisivos y perímetro orbitario reducidos; estos caracteres son reconocidos tradicionalmente como vinculados a

la producción de fuerzas en incisivos (los dos primeros) y reducción del globo ocular (el último), en géneros dentoexcavadores con hábitos fosoriales a subterráneos (Stein, 2000). Su presencia en géneros arborícolas debe ser más profundamente evaluada.

En el PC2, que explica un 20% de la variación total, el ancho bicigomático máximo (ABM) y el ángulo de procumbencia (PROC) mostraron los valores mayores, correlacionados negativamente con este eje. *Eumysops*, junto a *Microcavia* y a géneros fosoriales a subterráneos, se dispusieron en el cuadrante negativo de este eje, con los valores más altos en dichos índices. Estos dos rasgos también se asocian a hábitos fosoriales a subterráneos; un mayor ABM implica mayor masa de m. maseteros implicados en el desarrollo de fuerzas en incisivos, y una mayor PROC dispone los incisivos de modo favorable para el ataque al sustrato (Lessa *et al.*, 2008).

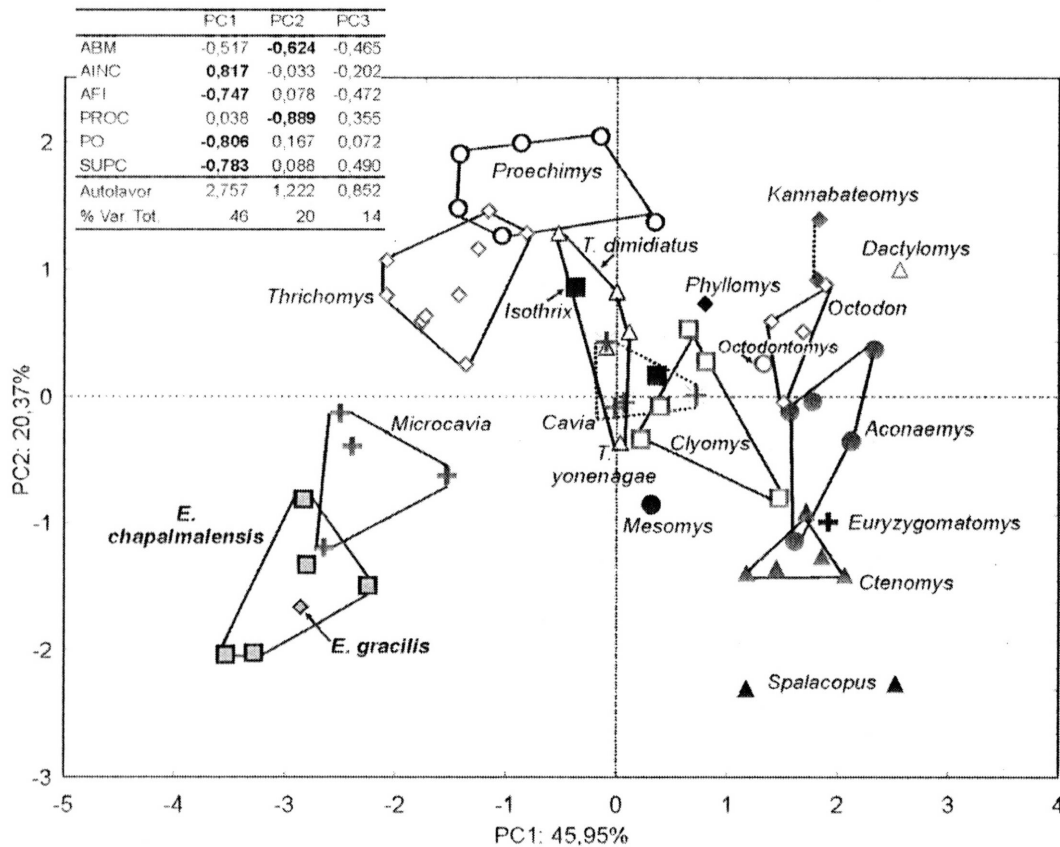


Figura 39. Análisis de componentes principales con variables craneanas.

### Análisis particular de algunos caracteres

La variación de algunos rasgos que resultaron importantes de acuerdo al análisis cuali-cuantitativo se analizó mediante gráficos de caja (media y desvío estándar; Fig. 40). Las medidas fueron estandarizadas con respecto al largo basilar, a excepción del ángulo que representa la procumbencia de los incisivos. En la estimación del tamaño relativo del

ojo se compararon los valores promedios de PO e IC. IC involucra a la apófisis parorbitaria, la cual no se desarrolla en *Cavia* y *Microcavia*; por este motivo sólo PO pudo ser estimado en estos géneros. En la Figura 40 a y b se muestran los valores de ambas variables en los distintos géneros categorizados según su modo de vida. Los resultados obtenidos son los esperados de acuerdo a propuestas previas (Pearson, 1984; Verzi, 2002; 2008), i.e. órbitas grandes vs. órbitas pequeñas para géneros con hábitos epigeos vs. fosoriales, respectivamente. Los valores promedio de PO de *E. chapalmalensis* y *E. gracilis* fueron los mayores de todos los géneros analizados. Los géneros epigeos cursoriales vivientes también presentaron valores altos; los arborícolas presentaron valores menores, y en algunos casos semejantes a los de géneros fosoriales a subterráneos. *Microcavia* presentó valores mucho más altos que los de *Cavia* (Fig. 40 a). *Trinomys* mostró una variación amplia en el tamaño del ojo, debido a que se incluyeron las especies *T. dimidiatus* y *T. yonenagae* las cuales habitan ambientes diferentes (Ver abajo 5.3.); esta última, que ocupa ambientes de dunas, posee una cavidad orbitaria mayor que la primera (Apéndice V). Al igual que PO, IC mostró un patrón general acorde a los hábitos. Los valores de IC resultaron diferentes de los de PO especialmente entre los géneros epigeos y arborícolas; estos valores fueron más cercanos, en cambio, en los géneros fosoriales y subterráneos. Esto sugiere que el grado de precisión de ambas medidas debería ser chequeado mediante comparación con valores del diámetro del globo ocular sobre material fresco.

Los valores promedio del ancho mandibular al nivel del m3 (AM) resultaron bajos en *Eumysops*. Esto es esperable en los géneros epigeos en comparación con los semisubterráneos y subterráneos (Fig. 40 c), dado que estos últimos poseen mandíbulas más anchas vinculadas con una mayor masa de los m. maseteros (e.g. Hildebrand, 1985; Nevo, 1999; Stein, 2000).

El ángulo de procumbencia de los incisivos superiores de *Eumysops* (PROC; Fig. 40 d; Tabla14) mostró los mayores valores promedio; estos valores resultaron más altos que los de los equímidos fosoriales y cercanos a los del octodóntido subterráneo *Spalacopus*.

Tabla 14. Ángulos de procumbencia promedio en Echimyidae con diferentes hábitos.

	PROC (°)		PROC (°)
<i>Eumysops</i>	110	<i>Clyomys</i>	91
<i>Trinomys</i>	78	<i>Euryzgomatomys</i>	102
<i>Proechimys</i>	70		
<i>Thrichomys</i>	76		
<i>Isothrix</i>	78		

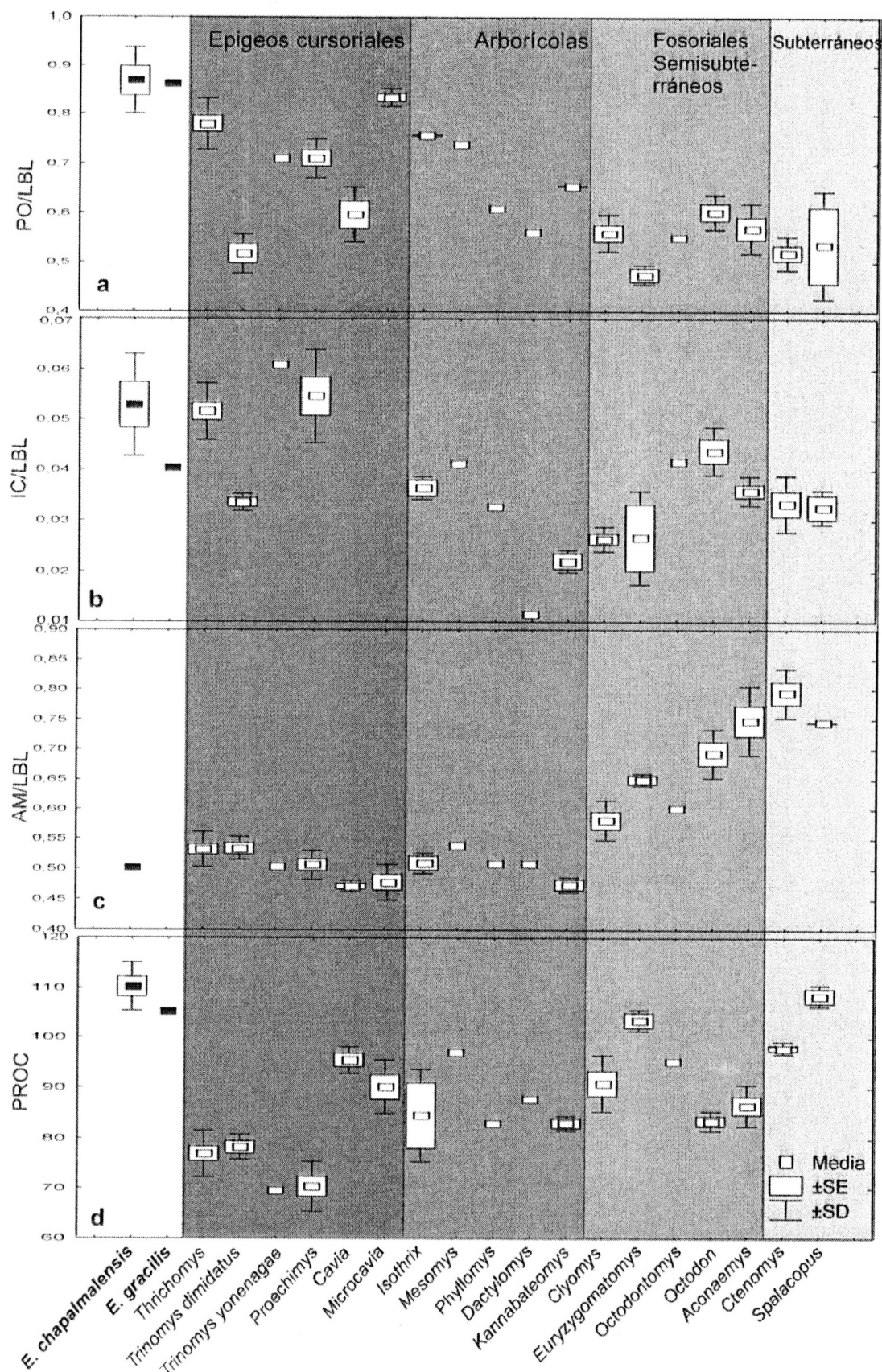


Figura 40. Gráficos de caja de a. PO/LB; b. IC/LB; c. AM/LB y d. PROC. Abreviaturas en 2.3.1.

De acuerdo al análisis de caracteres craneanos, *Eumysops* muestra mayores similitudes con géneros de hábitos epigeos. Dentro de estos, posee llamativas semejanzas con el cávido *Microcavia*, aún mayores que con los restantes "eumisopinos" analizados. Esto sugiere que *Eumysops* podría haber tenido hábitos epigeos en ambientes más abiertos que los ocupados por los actuales "eumisopinos". Por otra parte, el ancho bicigomático y la configuración de la fosa yugal indican cierta especialización en esta región craneana para el desarrollo de fuerzas a nivel de incisivos. Esto es especialmente marcado en *Eumysops* sp. nov., el cual muestra similitudes en esta región con los fosoriales *Euryzygomatomys* y *Clyomys*. Además, *Eumysops* posee incisivos muy procumbentes; aunque éstos son cortos, su alto grado de procumbencia los dispone de manera favorable para un potencial uso en la excavación. El 4% de los restos de *Eumysops* ha sido encontrado en cuevas; aunque esto podría representar una ocupación ocasional de madrigueras construidas por otros mamíferos, no puede descartarse cierta capacidad para la excavación.

## 5.2.2 Análisis del postcráneo

### 5.2.2.1 Análisis cualitativo

Un análisis cualitativo del esqueleto postcraneano de las especies de *Eumysops* (exceptuando *E. formosus*), comparado con otros géneros de equímidos, fue realizado en el apartado 3.1. Aquí se tratan únicamente caracteres con presunto significado funcional, y se incluyen en las comparaciones otros géneros de caviomorfos con hábitos diversos. Los caracteres tratados son tomados tanto de trabajos previos (ver citas abajo), como de las observaciones realizadas en este análisis.

#### *Vértebras.-*

En un estudio sobre el número de vértebras en los mamíferos, Narita y Kuratani (2005) indicaron que el número primitivo de vértebras cervicales y toracolumbares para los roedores es de siete y 19, respectivamente. De un modo general, las 19 vértebras toracolumbares pueden corresponder a la combinación 13+6 o 12+7. Hatt (1932) señaló que este último número es frecuente en roedores primitivos, e indicó que el número de vértebras toracolumbares no se ve modificado en géneros con distintos hábitos. Un análisis del número de vértebras post-cervicales en caviomorfos resultó consistente con estas observaciones. El número de vértebras toracolumbares no mostró un patrón que pueda ser asociado a distintos modos de locomoción (Tabla 15). Sin embargo, en octodontoideos fosoriales a subterráneos (*Euryzygomatomys*, *Clyomys* y *Ctenomys*) y semiacuáticos

(*Myocastor*) se observó un mayor número de vértebras sacras, las cuales por otra parte se encuentran fuertemente fusionadas (Tabla 15). Este número también se incrementa en algunos géneros cursoriales, pero el grado de fusión es menor. *Eumysops* posee tres vértebras sacras, el cual resultó el número más frecuente.

Tabla 15. Número de vértebras post-cervicales en caviomorfos

	n	Número de vértebras			
		Torácicas	Lumbares =T+L	Sacras	Caudales
<i>Eumysops</i>	1	12	7 =19	3	>10
<i>Trinomys yonenagae</i>	7	12	7 =19	3	28
<i>Trinomys dimidiatus</i>	3	12	7 =19	3	28
<i>Trichomys</i>	3	12 o 13	7 =19/20	3	26
<i>Proechimys</i>	2	13	7 =20	3	28
<i>Mesomys</i>	1	12	7 =19	3	>29
<i>Isothrix</i>	1	12	7 =19	3	35
<i>Phyllomys</i>	1	15	7 =22	3	>27
<i>Dactylomys</i>	1	14	6 =20	3	38
<i>Euryzygomatomys</i>	1	13	6 =19	4	>5
<i>Clyomys</i>	3	13	6 =19	5	>5
<i>Myocastor</i>	3	13	6 =19	4	24
<i>Ctenomys</i>	1	12	7 =19	4	>19
<i>Lagidium</i>	4	13	6 =19	3	>24
<i>Chinchilla</i>	3	13	6 =19	3	23
<i>Lagostomus</i>	2	12	7 =19	3	10
<i>Cuniculus</i>	1	13	6 =19	5	2
<i>Dolichotis</i>	4	12	7 =19	5	10
<i>D. salinicola</i>	1	13	7 =20	3	?
<i>Microcavia</i>	2	13	6 =19	3	>7
<i>Cavia</i>	1	13	6 =19	3	7
<i>Dasyprocta</i>	1	13	6 =19	5	8

En roedores con locomoción a saltos, la región presacra de la columna vertebral está acortada; esto contribuye a concentrar el peso corporal sobre los miembros posteriores (Hildebrand, 1988). Los cuerpos de las vértebras cervicales están acortados, y en algunos casos fusionados; esto reduce los movimientos de la cabeza durante el salto (Hatt, 1932; Hildebrand, 1988). En roedores ricochetales no caviomorfos [e.g. *Pedetes* (Anomaluromorpha, Pedetidae), *Jaculus*, *Dipus* (Myomorpha, Dipodidae); Hatt, 1932)], la región cervical representa algo menos del 18% de la toracolumbar (torácicas+lumbares). En los roedores caviomorfos analizados no se observa fusión entre cuerpos vertebrales en la región cervical, y la proporción cervical/toracolumbar es mayor (Tabla 16) (una fusión entre el axis y la tercera vértebra ocurre en Erethizontidae y *Dinomys*; en este último, aún otras vertebras cervicales muestran tendencia a la fusión de modo variable; Ray, 1958; Mones, 1997). Los géneros con diferentes modos de locomoción no presentaron diferencias en dicha proporción (Tabla 16). Si bien *Chinchilla* es el que presenta el menor

valor, este es semejante al del equímido cursorial *T. dimidiatus*; asimismo, el ricochetel facultativo *T. yonenagae* posee valores semejantes al cursorial *Proechimys*. *Eumysops* posee el valor más alto de los caviomorfos analizados; debe advertirse, sin embargo, que esto podría estar parcialmente influido por el hecho de que las medidas fueron tomadas en la porción dorsal de las vértebras y no sobre el cuerpo vertebral, ya que el material MMP 4201-M está en parte incluido en la matriz original (Figs. 20, 29).

Tabla 16. Longitud relativa (proporción) de la región cervical con respecto a la toracolumbar (expresada en porcentaje)

	(%)
<i>Eumysops</i>	23,63
<i>T. yonenagae</i>	22,80
<i>Proechimys</i>	22,63
<i>Lagidium</i>	21,96
<i>Thrichomys</i>	21,82
<i>Dasyprocta</i>	21,65
<i>Cavia</i>	21,12
<i>T. dimidiatus</i>	19,80
<i>Chinchilla</i>	19,45

Las apófisis neurales de la región torácica interescapular (generalmente 2º torácica) son cortas en roedores ricochetales. En general, se hacen más altas hacia la parte posterior de la región torácica y en la región lumbar (ver Hildebrand, 1988: fig. 24-23). *Eumysops* y los roedores caviomorfos analizados, incluyendo a los saltadores *Lagidium*, *Chinchilla* y *T. yonenagae*, poseen las espinas neurales altas en la región interescapular. Esto es consistente con un uso regular de los miembros anteriores, y más específicamente con el desarrollo de músculos nucales comprometidos en el mantenimiento de la postura de la cabeza cuando la columna cervical no está acortada (Hatt, 1932).

Las vértebras lumbares de los roedores ricochetales no caviomorfos presentan una cresta medioventral en el cuerpo (Hatt, 1932). Esta cresta marca el origen del m. psoas, que se inserta en el trocánter menor del fémur. Este músculo está involucrado principalmente en la flexión del muslo y contribuye de modo importante en el mecanismo del salto (Hatt, 1932; Liebich y König, 2005). Esta cresta está presente en las vértebras lumbares de *Eumysops*, así como también en *Proechimys*, *Isothrix*, *Dasyprocta*, *T. dimidiatus*, *T. yonenagae*, *Chinchilla*, *Lagidium*, *Lagostomus*, y en menor medida en *Myocastor* y *Thrichomys*. De acuerdo a esto, al menos en los caviomorfos, este rasgo podría estar vinculado a cierta capacidad para el salto, pero no estaría vinculado sólo con hábitos mayormente ricochetales.

Otro carácter funcionalmente significativo en los roedores ricochetales es la morfología anteroposteriormente estrecha de las espinas neurales de la región lumbar (Hatt, 1932). Esto se relaciona con un movimiento sincrónico de los movimientos posteriores; por el contrario, espinas neurales cortas y anchas son más eficientes frente a las tensiones laterales ejercidas por miembros posteriores con movimientos alternados (Hatt, 1932; Horovitz, 1991). En *Eumysops chapalmalensis* se observa que las espinas neurales de las últimas vértebras lumbares son relativamente angostas, semejantes a las de *Lagidium* y *Chinchilla* (Tabla 17). También son estrechas en *Microcavia australis*, aunque en este género son más cortas. En *Trinomys yonenagae* son relativamente angostas, aunque no esencialmente diferentes del cursorial *T. dimidiatus* o el arborícola *Isothrix*. Los cursoriales *Cavia* y *Proechimys* poseen espinas notablemente más anchas que el resto de los géneros analizados. Horovitz (1991: 57) interpretó este carácter como una especialización al salto bípedo incipiente en *Eumysops*.

Tabla 17. Ancho absoluto y relativo de la espina neural de la penúltima vértebra lumbar

	Ancho espina neural (a)	Largo cuerpo vertebral (b)	Proporción (a/b)
<i>Eumysops</i>	3,74	11,42	0,33
<i>Lagidium</i>	5,96	18,8	0,32
<i>Microcavia</i>	2,39	7,52	0,32
<i>Chinchilla</i>	3,17	9,72	0,33
<i>Isothrix</i>	3,08	7,94	0,39
<i>T. dimidiatus</i>	3,11	7,62	0,41
<i>Thrichomys</i>	3,61	8,53	0,42
<i>T. yonenagae</i>	2,66	6,2	0,43
<i>Cavia</i>	5,72	11,3	0,51
<i>Proechimys</i>	4,22	7,35	0,57

En las vértebras sacras, los ricochetales no caviomorfos, especialmente Dipodidae (Myomorpha) y Heteromyidae (Castorimorpha), poseen espinas reducidas y fusionadas (Hatt, 1932). En *Pedetes* éstas son largas y sólo parcialmente fusionadas, lo que podría relacionarse con el mayor tamaño corporal (Hatt, 1932). En caviomorfos no parece existir relación entre la fusión de las espinas neurales de las vértebras sacras y los hábitos. En *Eumysops chapalmalensis* las espinas no están fusionadas entre sí, al igual que en *Lagidium*, *Chinchilla*, *Dolichotis*, *Dasyprocta*, *Lagostomus* y *Mesomys*. En *T. yonenagae*, *Isothrix*, *Dactylomys*, *Myocastor*, *Microcavia* y *Cavia*, éstas presentan algún tipo de fusión, ya sea en la base o en el extremo dorsal de las mismas. En *Proechimys*, *Thrichomys*, *Clyomys*, *Euryzygomatomys*, *Phyllomys* y *T. dimidiatus* estas espinas están fusionadas. En

todos los casos, las espinas están bien desarrolladas, excepto en *Cavia aperea* y *Microcavia australis* en donde están muy reducidas.

*Cintura escapular y pélvica.*- La escápula de *Eumysops chapalmalensis* tiene la morfología típica de los octodondoideos; es decir, subtriangular, con una gran muesca escapular y un desarrollado proceso coracoides (Morgan, 2008: fig. 2; Fig. 22 a). No se observó ninguna diferencia importante con respecto a la morfología presente en otros equímidos con diferentes hábitos.

En la cintura pélvica, el rasgo más llamativo de *Eumysops* es la posición de la espina iliaca ventrocaudal, origen del m. recto femoral (Fig. 24 a). Este músculo, extensor de la extremidad posterior, forma parte del m. cuádriceps y se inserta en la rótula y espina tibial. Los músculos extensores, mediante una rápida contracción, participan de manera importante durante la primera fase del salto (James *et al.*, 2007). La espina iliaca de *Eumysops chapalmalensis* se ubica bien por delante del acetábulo, a una distancia equivalente al ancho del acetábulo (Tabla 18); esto aumenta el brazo de palanca del m. recto femoral. Una disposición semejante sólo fue observada en *Lagostomus*, aunque en este género la distancia al acetábulo es algo menor. Paradójicamente, los caviomorfo con hábitos ricochetes analizados (*Chinchilla*, *Lagidium*, *T. yonenagae*) presentan una menor distancia entre la espina y el acetábulo, similar a la de géneros con hábito cursorial o semiacuático; *T. yonenagae* presenta valores semejantes a *T. dimidiatus*. De acuerdo a esto, más allá de la interpretación funcional señalada, no encontramos una relación entre este carácter y algún modo de locomoción particular; de todos modos es llamativo el parecido de *Eumysops chapalmalensis* con *Lagostomus maximus*.

Tabla 18. Distancia entre la espina iliaca ventrocaudal y el acetábulo pelviano

	Ancho del acetábulo (1)	Distancia entre la espina iliaca ventrocaudal y el acetábulo (2)	2/1
<i>E. chapalmalensis</i>	7,42	6,43	<b>0,87</b>
<i>Lagostomus</i>	13,49	11,23	<b>0,83</b>
<i>T. dimidiatus</i>	4,07	2,99	<b>0,73</b>
<i>T. yonenagae</i>	3,73	2,68	<b>0,72</b>
<i>Dasyprocta</i>	9,28	6,28	<b>0,68</b>
<i>Clyomys</i>	3,92	2,63	<b>0,67</b>
<i>Thrichomys</i>	4,91	3,02	<b>0,62</b>
<i>Chinchilla</i>	6,34	3,71	<b>0,59</b>
<i>Microcavia</i>	4,81	2,64	<b>0,55</b>
<i>Lagidium</i>	10,68	5,64	<b>0,53</b>
<i>Myocastor</i>	13,06	6,66	<b>0,51</b>
<i>Proechimys</i>	5,05	2,57	<b>0,51</b>
<i>Isotrix</i>	5,93	2,47	<b>0,42</b>

Respecto de la unión entre la cintura pélvica y el sacro, Hatt (1932) señaló que es esperable una tendencia a la fusión de elementos que brinde más resistencia en animales con locomoción a saltos, ya que las fuerzas transmitidas desde las extremidades a la columna se incrementan (Hatt, 1932). Sin embargo, Hatt no explicitó diferencias en su trabajo. Concordantemente, no se pudo detectar ninguna diferencia importante a este nivel entre los caviomorfos analizados.

*Miembro anterior.-*

La morfología general del húmero de *Eumysops* es semejante a la de los "eumisopinos" cursoriales analizados. La forma y posición de la cresta deltoidea, sitio de inserción de los m. deltoideo y pectoral, es semejante a la de *Proechimys*, *Thrichomys* (ver 3.1) y *Chinchilla*; su base es más ancha que en los semifosoriales *Clyomys* y *Euryzygomatomys*, aunque es menos saliente y se encuentra menos distalizada que en estos últimos. Una mayor distalización de la cresta deltoidea incrementa la ventaja mecánica (brazo de palanca interno) de los m. deltoideo y pectoral, que son retractores del miembro (Hildebrand, 1985; Morgan y Verzi, 2006). Horovitz (1991) destaca el marcado desarrollo de la fosa para el m. infraespinoso en la tuberosidad mayor del húmero de *Eumysops*; este músculo está involucrado en la estabilización de la articulación del húmero con la escápula (Liebich y König, 2005, Morgan y Verzi, 2006). Un desarrollo semejante de esta fosa fue observado en *Proechimys*, *T. dimidiatus*, *Euryzygomatomys*, *Clyomys*, *Lagostomus*, *Dolichotis*, *Lagidium* y *Myocastor*. Esto indica que el carácter muestra una gran variabilidad entre los caviomorfos analizados, más allá de sus hábitos.

La morfología general del radio y de la ulna es similar a la de los "eumisopinos" en general. La porción más variable del zeugopodio anterior es la porción proximal (cabeza) del radio, especialmente su contorno y desarrollo de la eminencia capitular. En *Eumysops*, el contorno de la cabeza del radio es subrectangular (Fig. 41 a) y presenta una faceta ulnar formando un marcado vértice (excepto en *E. gracilis*); esto implica una restricción en la rotación del radio sobre la ulna (movimientos de pronación-supinación; Hildebrand, 1988; Candela y Picasso, 2008). Una morfología similar se observó en los cursoriales *Thrichomys*, *Proechimys*, *Dasyprocta*, *Cavia*, *Microcavia*, el ricochetel *Lagidium* y el fosorial *Lagostomus*. Dentro de la familia Echimyidae se observó una amplia disparidad en este carácter, probablemente asociada a los diferentes usos de las extremidades anteriores. En géneros no cursoriales como el semiacuático *Myocastor*, los arborícolas *Mesomys*, *Kannabateomys* y *Phyllomys*, y los fosoriales *Euryzygomatomys* y *Clyomys* la faceta ulnar es redondeada, lo que implica la posibilidad de movimientos más complejos de los

miembros. En este sentido, es interesante la diferencia entre el cursorial *T. dimidiatus* y el ricochetel *T. yonenagae* (41 c y d) ; en el primero la faceta ulnar es angulosa, mientras que en el segundo es redondeada. Este último realiza movimientos complejos con sus miembros, que involucran la manipulación del alimento. En *Myocastor* la faceta ulnar es más redondeada que en los demás equímidos analizados (Fig. 41 g), lo que se relaciona con su capacidad para manipular el alimento con las manos (Woods *et al.*, 1992). Esto indica que las distintas morfologías de la cabeza del radio expresan diferencias relacionadas a los distintos usos de la extremidad anterior. La diversidad de los equímidos analizados mostró que en esta familia existe una mayor disparidad en la morfología de la cabeza del radio que la señalada por Candela y Picasso (2008); esto sugiere que no existiría una restricción filogenética en la morfología de la articulación del codo como la señalada por estas autoras.

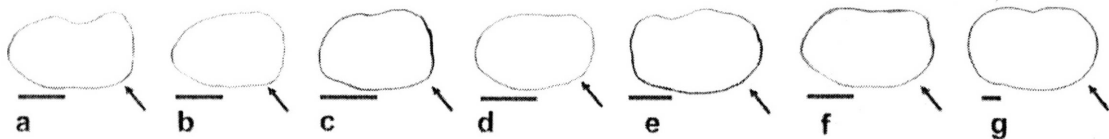


Figura 41. Contorno de la cabeza del radio derecho en vista proximal, a. *Eumysops*; b. *Thrichomys*; c. *T. dimidiatus*; d. *T. yonenagae*; e. *Clyomys*; f. *Phyllomys*; g. *Myocastor*. La flecha señala la faceta ulnar. Escala: 1 mm.

La morfología del autopodio de *Eumysops* no difiere de la de los equímidos cursoriales analizados; el largo y ancho de los metacarpianos y la presencia de cinco dedos (tres y cuatro ligeramente más largos, y el uno muy reducido; Tabla 19) es compartida con ellos. Desconocemos cómo es en *Clyomys* por el estado de conservación del material analizado.

Tabla 19. Número de dedos en los taxones analizados.

	Números de dedos	
	Miembro anterior	Miembro posterior
<i>Eumysops</i>	5	5
<i>Trinomys yonenagae</i>	5	5
<i>Trinomys dimidiatus</i>	5	5
<i>Thrichomys</i>	5	5
<i>Proechimys</i>	5	5
<i>Mesomys</i>	5	5
<i>Isothrix</i>	5	5
<i>Phyllomys</i>	5	5
<i>Dactylomys</i>	5*	?
<i>Euryzygomatomys</i>	5	5
<i>Clyomys</i>	5**	?
<i>Myocastor</i>	5	5
<i>Ctenomys</i>	5	5
<i>Lagidium</i>	5	4
<i>Chinchilla</i>	5	4
<i>Lagostomus</i>	4	3
<i>Cuniculus</i>	4	5
<i>Dolichotis</i>	4	3
<i>Pediolagus</i>	4	3
<i>Microcavia</i>	4	3
<i>Cavia</i>	4	3
<i>Dasyprocta</i>	5	3

\*Dunnun y Salazar-Bravo (2004).

\*\*Según fotos de Colección Lund del Zoological Museum, Natural History Museum of Denmark, University of Copenhagen; disponible en [www.zmuc.dk/VerWeb/lund/lund\\_mammals.html](http://www.zmuc.dk/VerWeb/lund/lund_mammals.html).

#### *Miembro posterior.*-

Uno de los rasgos más llamativos en el miembro posterior es la presencia de una cresta glútea en el fémur, prolongada por debajo del trocánter mayor (Fig. 24 d). Allí se insertan los músculos extensores y abductores del muslo, glúteos medio y menor de la pelvis (Liebich y König, 2005; Horovitz, 1991); éstos se originan en la fosa glútea, porción dorsal del ala del íleon, y en la espina ilíaca dorsocaudal (Liebich y König, 2005). El músculo glúteo medio produce la retracción del miembro posterior (Samuels y Van Valkenburgh, 2008). *Eumysops* comparte el gran desarrollo de la cresta glútea con *T. yonenagae*, *Chinchilla*, *Lagostomus*, *Dasyprocta*, *Dolichotis*, *Cavia* y *Microcavia*. *T. dimidiatus* presenta una cresta glútea corta como en *Proechimys*, *Thrichomys*, *Clyomys*, *Euryzygomatomys*, *Isothrix* y *Dactylomys*. Estos últimos géneros presentan un trocánter mayor al mismo nivel o ligeramente por arriba de la cabeza del fémur; en *Eumysops* y *T. yonenagae*, en cambio, el trocánter mayor se extiende por encima de la cabeza del fémur (Fig. 24 e). En *Lagidium* la cresta glútea es corta, y distalmente se observa el desarrollo de un tercer trocánter en el cual insertaría el m. glúteo superficial o mayor. Este músculo

también es importante en la extensión del muslo, llevando la extremidad posterior hacia atrás (Liebich y König, 2005). No hemos detectado en *Eumysops* la presencia de un tercer trocánter "como continuación de la cresta del glúteo mayor" (Horovitz, 1991: 29). Por otro lado, en los equímidos arborícolas *Isothrix*, *Mesomys* y *Phyllomys* no se desarrolla un tercer trocánter como el que se observa en los eretizóntidos arborícolas *Coendou* y *Erethizon* (Candela y Picasso, 2008); en *Dactylomys* existe una rugosidad distal a la cresta del glúteo mayor que podría corresponder al tercer trocánter. *Clyomys* es el único de los equímidos analizados que posee un tercer trocánter. En *Chinchilla* y en *Dasyprocta* se observa también un tercer trocánter, algo más distal.

El autopodio de *Eumysops* posee metatarsos alargados, algo similares a los de *Proechimys* (ver análisis cuantitativo más adelante). El número de dedos es de 5 como en los demás equímidos, incluido *T. yonenagae*. Tanto el metatarso I como el dedo I son muy delgados y ligeramente más cortos que los restantes. Más allá de esto último, los octodontoideos generalmente no reducen el número de dedos en sus miembros anteriores ni posteriores, a diferencia de otros caviomorfos analizados con miembros más especializados para la marcha (*Cuniculus*, *Dasyprocta*, *Dolichotis*, *Pediolagus*, *Cavia*, *Microcavia*; Tabla 19).

### 5.2.2.2 Análisis cuantitativo.

Los análisis cuantitativos del postcráneo realizados hasta el momento en los caviomorfos han estado orientados mayormente al estudio de especializaciones fosoriales (Vassallo, 1998; Fernández *et al.*, 2000; Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Morgan y Verzi, 2006; Lessa *et al.*, 2008). Elissamburu y Vizcaíno (2004) usan índices con significado funcional para ambos miembros; estos índices mostraron ser robustos en la diferenciación entre caviomorfos cursoriales y fosoriales, y entre los que ejercen mayores fuerzas (por ejemplo cavadores) y aquellos que desarrollan velocidad. Sin embargo, dichos índices no permiten discriminar adecuadamente otros hábitos, como por ejemplo los ricochetales respecto de los cursoriales. De modo equivalente, el análisis morfofuncional del autopodio de histicognatos de Weisbecker y Schmid (2007) muestra una clara discriminación de hábitos arborícolas, pero no permite una caracterización adecuada de otras categorías locomotoras. Una propuesta más reciente para roedores en general, brindada por Samuels y Van Valkenburgh (2008), representa un modelo más rico y amplio en el análisis de caracteres vinculados a distintos hábitos y tipos locomotores. En dicho trabajo se revisan adaptaciones de ambos miembros y se brinda un modelo, basado en el uso de índices, adecuado para la discriminación de roedores con muy diversos modos de locomoción, incluyendo hábitos ricochetales. Dado que los roedores caviomorfos están escasamente representados en la muestra analizada en dicho trabajo (*Myocastor*, *Sphiggurus*, *Erethizon*, *Coendou* y *Dinomys*), el modelo es aplicado aquí con la inclusión de los caviomorfos, especialmente octodontoideos, tratados en el presente análisis.

El esqueleto postcraneano de *Eumysops* se conoce esencialmente a través de tres especímenes de *E. chapalmalensis*: MACN-Pv 100 (Fig. 29 a), MMP 4102-M (Fig. 29 b) y MMP 4172-M (Fig. 29 c). El ejemplar MMP 4172-M corresponde a un individuo juvenil con el M2 sin desgaste; los dos restantes difieren ligeramente en tamaño y corresponden a adultos con M3 desgastado (Fig. 29 c). El ejemplar MMP 4102-M conserva la columna vertebral casi en su totalidad, las cinturas (al menos parcialmente), húmero y fémur completos y la porción proximal de radio, ulna y tibia; no conserva metatarsos. El ejemplar MMP 4172-M conserva algunas vértebras torácicas, sacras y caudales, parte de ambas cinturas, miembro anterior y posterior al menos parcialmente. El material MACN-Pv 100 conserva zeugopodio anterior y autopodios anterior y posterior completos).

Para poder incluir el ejemplar más completo de *Eumysops* (MMP 4102-M) en los análisis cuantitativos, previamente fue necesario estimar las medidas de elementos faltantes. Se estimó la longitud del zeugopodio y autopodio mediante regresiones simples.

Estas regresiones se realizaron sobre la base de la inclusión del ejemplar de *Eumysops* con zeugopodio y autopodio completos (MACN-Pv 100) en el contexto de 36 ejemplares de 18 especies de caviomorfos vivientes; para un análisis más estricto se utilizaron 16 ejemplares de 11 especies de equímidos. Se realizaron análisis de regresión simple modelo II del ancho de la ulna (DTU) vs. el largo funcional de la ulna (FUL) y vs. el largo del radio (LR). El mismo análisis se aplicó al ancho de la tibia (AMT) vs. el largo de la tibia (LTIB) y vs. el largo del metatarso III (LTIII; Fig. 42). Las medidas fueron transformadas previamente a través de logaritmo en base 10. Los parámetros de las ecuaciones de regresión simple obtenidos se muestran en la Tabla 20.

Tabla 20. Parámetros de las ecuaciones de regresión simple modelo II ( $\log y = \log a + b \cdot \log x$ ).

	<i>r</i> <sup>2</sup>	<i>log a</i>	<i>b</i> (intervalo de confianza)
<b>Caviomorfos</b>			
DTU vs. FUL	0,84	1,17	0,94 (0,82-1,08)
DTU vs. LR	0,84	1,15	0,93 (0,81-1,07)
AMT vs. LTIB	0,89	1,11	0,97 (0,87-1,09)
AMT vs. LTIII	0,79	0,75	0,96 (0,82-1,12)
<b>Equímidos</b>			
DTU vs. FUL	0,85	1,16	0,90 (0,72-1,11)
DTU vs. LR	0,86	1,14	0,90 (0,73-1,11)
AMT vs. LTIB	0,80	1,10	0,92 (0,72-1,11)
AMT vs. LTIII	0,57	1,20	1,05 (0,73-1,52)

Los índices de correlación (*r*<sup>2</sup>) de las medidas del miembro anterior (Tabla 20) variaron poco entre la muestra general de caviomorfos y la restringida a los equímidos. En cambio, el índice de correlación de las medidas del miembro posterior obtenido a partir de la muestra de equímidos es muy bajo con respecto a la de caviomorfos (Tabla 20). Esto es probablemente consecuencia del mayor *n* utilizado para el análisis con caviomorfos, a pesar de la mayor disparidad morfológica.

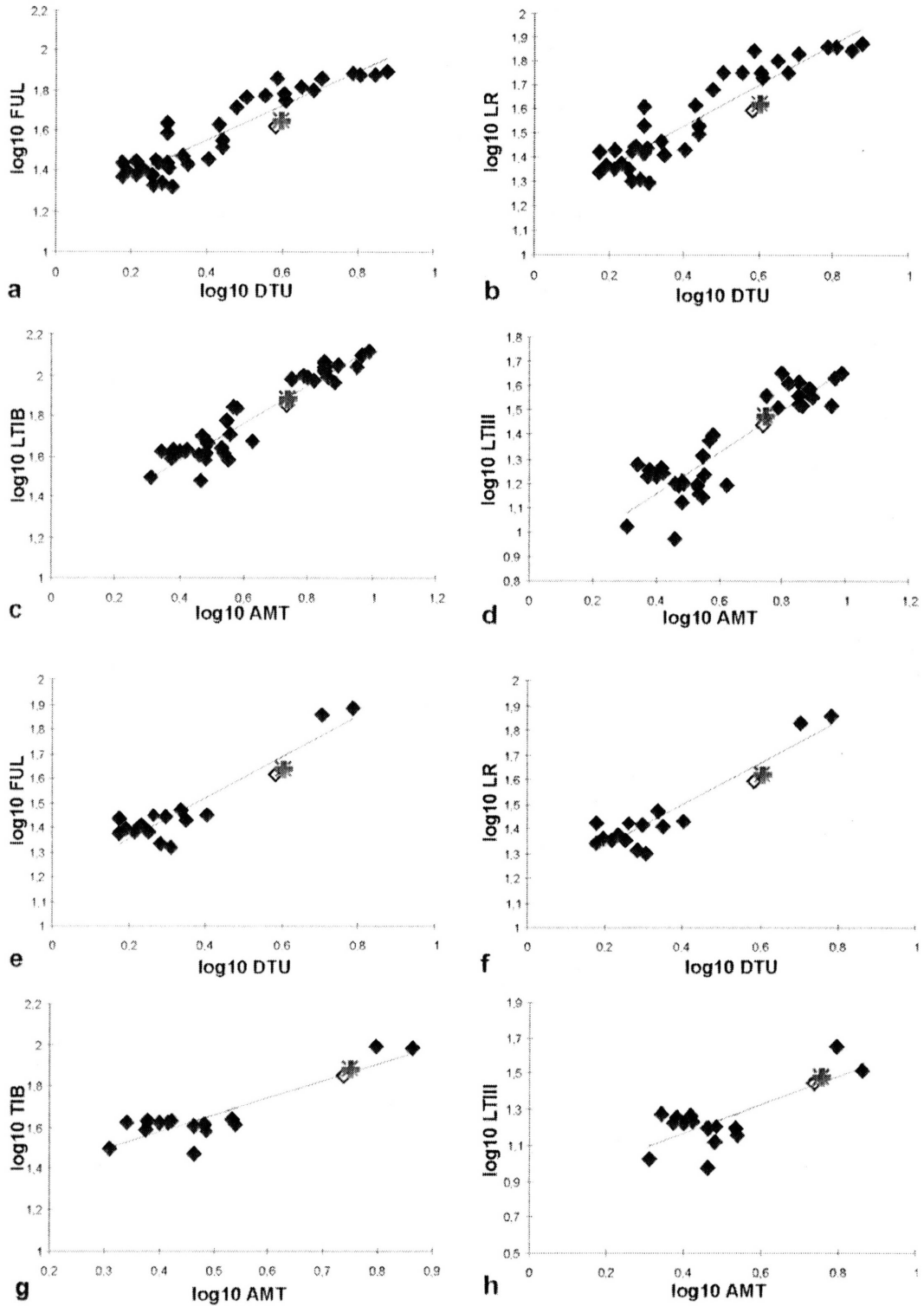


Figura 42. Análisis de regresión simple modelo II. a. – d. en MMP 4102-M y otros caviomorfos; e. – h. en MMP 4102-M y otros equímidos. MACN-Pv 100, rombo blanco; valor estimado para MMP 4102-M, asterisco gris. Los parámetros se indican en la Tabla 20; para abreviaturas de medidas ver 2.3.2.

Luego de haber construido las ecuaciones de regresión simple ( $\log y = \log a + b * \log x$ ), se reemplazaron en ellas los valores de DTU y AMT ( $\log x$ ) del material MMP 4102-M para obtener los valores LR, FUL, LTIB y LTIII ( $y$ ) desconocidos en dicho material. Se optó por utilizar las ecuaciones de regresión obtenidas con medidas de caviomorfos por sus mayores valores de  $r^2$ .

Las medidas estimadas para MMP 4102-M resultantes de este análisis fueron: largo del radio (LR)= 51.11 mm, largo funcional de la ulna (FUL)= 54.02 mm, largo de la tibia (LTIB)= 78.98 mm, y largo del metatarso III (LTIII)= 28.60 mm.

#### - *Indices analizados*

Los 14 índices analizados para interpretar la morfología postcraneana de *Eumysops* están contruidos a partir de medidas lineales que representan caracteres con presunto significado funcional en relación a los hábitos y modos de locomoción (Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Morgan y Verzi, 2006; Samuels y Van Valkenburgh, 2008; ver 2.3.2.). Dichos índices son descriptos a continuación.

**SMI.** Momento del hombro. Longitud cabeza humeral – extremo distal de la cresta deltoidea / longitud del húmero. Es un indicador de la ventaja mecánica, estimando el brazo de palanca interno, de los músculos deltoideo y pectoral.

**HRI.** Índice de robustez humeral. Ancho de la diáfisis del húmero / longitud del húmero. Es un indicador de la robustez del húmero como medida de resistencia a las torsiones.

**HEB.** Ancho epicondilar relativo. Ancho de epicóndilos / longitud del húmero. Es un indicador del desarrollo de músculos flexores, pronadores y supinadores de la extremidad anterior.

**OLI.** Longitud relativa del olécranon. Longitud del olécranon / longitud funcional de la ulna. Indicador de la ventaja relativa del m. tríceps braquial.

**URI.** Índice de robustez ulnar. Diámetro de la ulna / longitud funcional de la ulna. Es un indicador de la robustez de la ulna como medida de su resistencia a las torsiones y del área relativa para origen e inserción de los flexores del antebrazo y la mano.

**BI.** Índice braquial. Longitud del radio / longitud del húmero. Es un indicador de los largos relativos de los elementos distales y proximales del antebrazo.

**CI.** Índice crural. Longitud de la tibia / longitud del fémur. Es un indicador de los largos relativos de los elementos proximales y distales de la extremidad posterior.

**FRI.** Robustez femoral. Diámetro del fémur / longitud del fémur. Es un indicador de la robustez del fémur como medida de su capacidad para resistir torsiones.

**FEB.** Ancho de epicóndilos del fémur. Ancho epicondilar / longitud del fémur. Es un indicador del área relativa para el desarrollo de los músculos gastrocnemio y sóleo, implicados en la extensión de la rodilla.

**TRI.** Índice de robustez tibial. Diámetro de la tibia / longitud de la tibia. Es un indicador de la robustez de la tibia como medida de su capacidad para resistir torsiones.

**TSI.** Índice de la espina tibial. Longitud epífisis proximal de la tibia – espina tibial / longitud de la tibia. Es un indicador de la ventaja mecánica del tendón de la corva y del m. biceps femoral, los cuales actúan en la cadera y rodilla.

**PES.** Índice del metatarso III. Longitud del metatarso III / longitud del fémur. Es un indicador de los largos relativos de elementos proximales y distales de la extremidad posterior, y del tamaño relativo del pie.

**IM.** Índice intermembral. Longitud del húmero + longitud del radio / longitud del fémur + longitud de la tibia. Es un indicador de los largos relativos de la extremidad anterior y la posterior.

**TBG.** Índice de la cresta gluteal. Longitud del trocánter mayor / ancho del fémur. Es un indicador del área relativa para la inserción de los músculos gluteales medio y menor. Este índice fue calculado para testear la variación en el desarrollo de la cresta gluteal (ver análisis cualitativo), independizándolo del largo del fémur.

#### *-Análisis de Componentes principales*

Los índices fueron transformados a través de logaritmo en base 10; sobre esta base se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) para explorar el patrón de correlación entre índices, la contribución de los mismos en la distribución de los géneros, y el patrón de distribución de los géneros teniendo en cuenta sus hábitos y modos locomotores. Los PCA se basaron en matrices de correlación (Bookstein *et al.*, 1985; Legendre y Legendre, 1998) ya que las varianzas de las matrices de varianza-covarianza mostraron diferencias en un orden de magnitud.

#### *-PCA incluyendo todos los índices analizados*

El primer PCA se realizó con 18 géneros de caviomorfos en los cuales fue posible calcular todos los índices. No se incluyó a *Clyomys* porque no se cuenta con material

postcraneano con zeugo- y autopodios completos. Entre los géneros analizados se hace una distinción a nivel específico entre *T. yonenagae* y *T. dimidiatus*, por tratarse de especies con marcadas diferencias en hábitos y modos locomotores (ver págs 129-130); su grado de disparidad adaptativa entre ambas es poco frecuente dentro de un género (Wood y Collard, 1999; Collard y Wood, 2007).

Los tres primeros componentes de este PCA explicaron el 73% de la varianza total de los datos. El primer componente (PC1) expresó el 46.3% de la varianza total. Las variables mostraron cargas positivas y negativas, altas (>0.6) y bajas (<0.6; Fig. 43); de acuerdo a esto es posible asumir que dicho eje no expresa tamaño, como lo muestra también el agrupamiento de especies que difieren marcadamente en tamaño corporal (e.g. *Microcavia* y *Lagidium*). Esto concuerda con los resultados obtenidos por Samuels y Van Valkenburgh (2008) en los cuales los índices tampoco estuvieron influenciados por tamaño. Once de los 14 índices analizados resultaron significativos en este componente, mostrando factores de carga >0.6. Estos expresan el contraste entre BI, CI, PES y TBG (con carga positiva), y HRI, HEB, OLI, URI, FRI, TRI y TSI (con carga negativa). En este eje, los géneros epigeos, arborícolas, parte de los cursoriales, y los fosoriales-subterráneos se separan de los ricochetales y los cursoriales con capacidad para saltar (Fig. 43); *Eumysops* resultó incluido en este último grupo. De este modo, el PC1 agrupó a los géneros ricochetales y epigeos con capacidad para saltar en el cuadrante positivo, caracterizados por poseer las porciones distales de ambos miembros alargadas (BI, CI y PES) y gran desarrollo de músculos glúteales medio y mayor. Además, estos géneros presentan las porciones proximales distales de ambos miembros poco robustas (HRI, HEB, URI, FRI, TRI) y una poco distalizada espina tibial. En el otro extremo se ubicaron los caviomorfos con hábitos fosoriales a subterráneos, los arborícolas, semiacuáticos y el resto de los cursoriales. Fosoriales, semiacuáticos y arborícolas comparten una intensa utilización de los miembros anteriores (Samuels y Van Valkenburgh, 2008). El PC2 expresó el 14.6% de la varianza total, y los índices mostraron cargas positivas y negativas. En este eje se observa una clara separación de *Eumysops*, que ocupó el cuadrante negativo, de los ricochetales, los cuales resultaron dispuestos en el cuadrante positivo. En el cuadrante negativo, se distribuyeron los géneros *Ctenomys*, *Lagostomus*, *Myocastor* y *Dolichotis*, los cuales poseen mayor ancho epicondilar en el fémur y mayor elongación del radio. El mayor ancho epicondilar del fémur indica una mayor área relativa para el origen de los m. gastrocnemio y sóleo, los cuales insertan en el calcáneo a través del tendón de Aquiles. Estos músculos son importantes en la flexión y extensión de la rodilla y en la

extensión del tarso (Liebich y König, 2005). El PC3 explicó el 12% de la varianza total, e IM fue el índice que mostró mayor carga; este eje no mostró separación entre distintos modos locomotores.

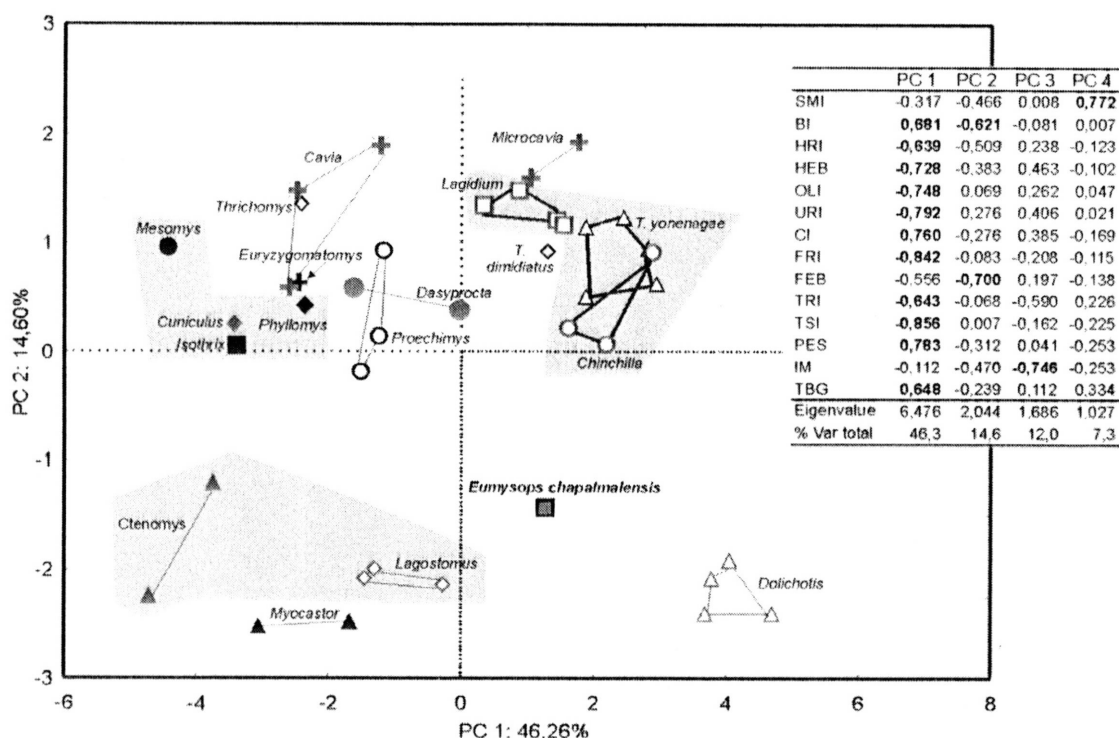


Figura 43. PC1 vs PC2 del análisis de componentes principales realizado con todos los índices. En el cuadrante superior izquierdo se sombrea los géneros con hábito arborícola; en el inferior izquierdo, los fosoriales-subterráneos, excepto *Euryzygomatomys*; en el derecho superior, los géneros ricochetales.

-PCA sin CI, TRI, TSI, IM

Se realizó un PCA excluyendo los índices CI, TRI, TSI e IM, para poder incluir el ejemplar juvenil de *Eumysops* MMP 4172-M, en el cual estos índices no pueden ser estimados por razones de preservación del material.

En este PCA, los tres primeros componentes explicaron el 76% de la variación total (Fig. 44). El PC1 reflejó un 47.4% de la variación total, y los índices y la distribución de los géneros mostraron un patrón semejante al análisis anterior, aunque la separación de algunos géneros resultó más marcada. En este PCA *Ctenomys* ocupó el extremo positivo y *Dolichotis* el negativo. De modo general, en el cuadrante positivo del eje se distribuyeron los caviomorfos que utilizan activamente el miembro anterior, ya sea en la excavación (*Ctenomys*, *Euryzygomatomys*, *Lagostomus*, *Cuniculus*), la natación (*Myocastor*) y la vida

arborícola (*Mesomys*, *Isothrix* y *Phyllomys*). Estos géneros presentan mayor robustez humeral (HRI), ulnar (URI) y femoral (FRI), epicóndilos anchos (HEB) y mayor largo olecraneano (OLI). En el sector del cuadrante positivo más cercano al cero se ubicaron los géneros cursoriales *Cavia*, *Proechimys*, *Thrichomys* y *Dasyprocta* (Fig. 44). Del lado negativo del eje se distribuyeron los géneros ricochetales *Lagidium*, *Chinchilla*, *T. yonenagae*, los cursoriales *T. dimidiatus*, *Microcavia* y *Dolichotis*; todos estos géneros, con miembros proporcionalmente más gráciles que en los anteriores (Fig. 44). Dentro de este último agrupamiento, *Lagidium* presenta miembros más robustos que *Chinchilla* y *T. yonenagae*. El ejemplar adulto de *Eumysops* MMP 4102-M se agrupó con los ricochetales, principalmente *Lagidium*; el *Eumysops* juvenil MMP 4172-M, en cambio, se agrupó esencialmente con géneros cursoriales, *Thrichomys*, *Cavia* y *Proechimys*. En el PC2, ambos materiales de *Eumysops* se agrupan con el cursorial *Dolichotis*, y parcialmente con el fosorial *Lagostomus*. El índice braquial (BI) es el que presenta mayor carga en este eje. En el extremo negativo se disponen los cávidos *Cavia* y *Microcavia*, que presentan el menor valor de dicho índice.

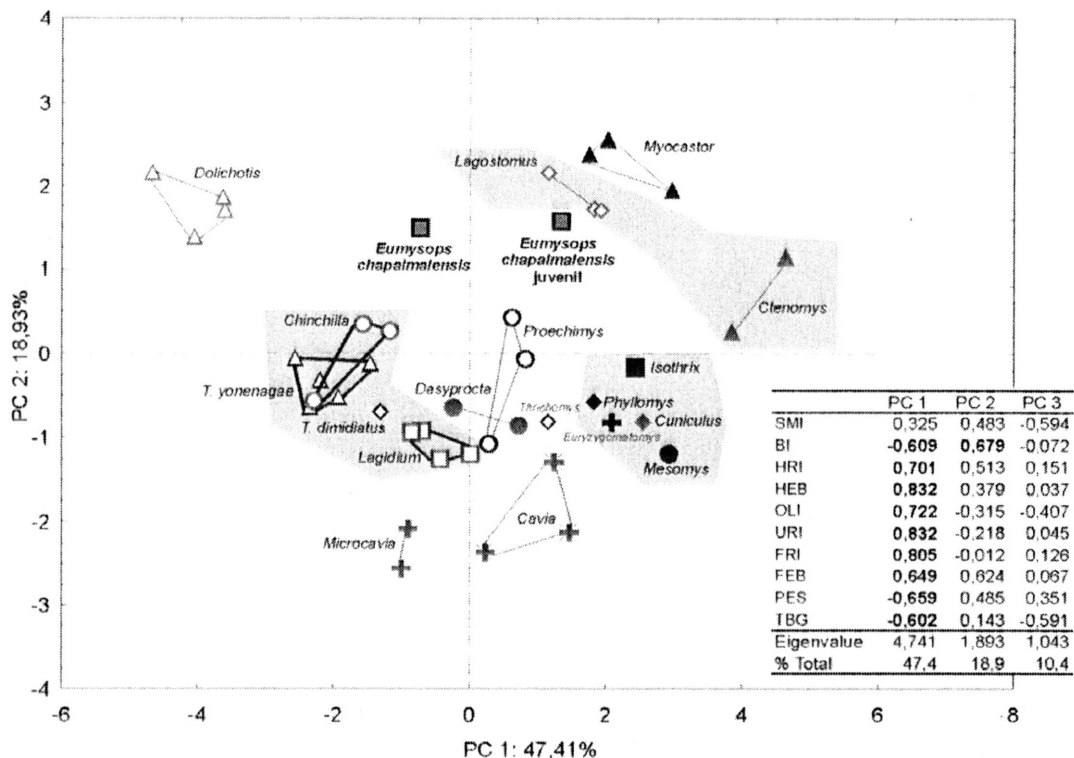


Figura 44. PC1 vs PC2 del análisis de componentes principales realizado sin CI, TRI, TSI e IM, para poder incorporar el ejemplar juvenil de *Eumysops* MMP 4172-M, un juvenil. En el cuadrante superior derecho se sombrea en gris los géneros con hábito fosorial-subterráneo excepto *Euryzomatomys*; en el inferior izquierdo, los ricochetales, y en el inferior derecho, los géneros arborícolas.

En ambos PCA previamente descritos, *Eumysops* se agrupa esencialmente con géneros de hábitos ricochetales y cursoriales. Sin embargo, en el segundo eje de cada uno de estos PCA, su distribución resultó cercana también a géneros con hábitos fosoriales a subterráneos, como *Lagostomus* y *Ctenomys*. En este sentido, cabe señalar que los índices que generan esta última distribución, FEB y BI, representan características morfofuncionales presentes tanto en roedores de hábitos cavadores como en saltadores; ninguno de ellos está vinculado de manera exclusiva con uno u otro hábito.

*-PCA con otros roedores ricochetales*

En este análisis se incluyó a géneros no histicomorfos con hábitos ricochetales: *Dipodomys* (Castorimorpha, Heteromyidae), *Allactaga*, *Dipus*, *Jaculus*, *Pygeretmus* (Myomorpha, Dipodidae), y *Pedetes* (Anomaluromorpha, Pedetidae). Estos géneros poseen un comportamiento locomotor ricochetal marcadamente más definido que los caviomorfos con adaptaciones para el salto bípedo (ver e.g. Nowak, 1991). Los valores de los índices de estos géneros fueron tomados de Samuels y Van Valkenburgh (2008).

El PC1 mostró el 46.3% de la variación total (Fig. 45). Como en los análisis previos, *Eumysops* resultó agrupado con los caviomorfos ricochetales y los cursoriales *Microcavia* y *T. dimidiatus* en el cuadrante negativo del PC1, cerca del 0. Los ricochetales no caviomorfos se ubicaron en el extremo de este mismo cuadrante, más cercanos a los caviomorfos ricochetales, pero sin mostrar superposición con éstos, a excepción de *Pedetes* (Fig. 45). La disposición de los ricochetales no caviomorfos implica que éstos poseen valores más altos de los mismos índices tratados previamente. Esto indica que dichos géneros poseen porciones distales de ambos miembros más alargadas (BI, CI y PES), miembros menos robustos (HRI, HEB, URI, FRI, TRI), un gran desarrollo de músculos gluteales medio y mayor, y una poco distalizada espina tibial. Por otra parte, IM mostró un valor alto en el primer eje ( $>0,6$ ), indicando una mayor desigualdad entre las longitudes de los miembros anterior y posterior (y mayor acortamiento proporcional del primero) en los no caviomorfos (Fig. 45).

En el PC2, los géneros ricochetales no caviomorfos se agruparon con los caviomorfos semiacuáticos y fosoriales-subterráneos en los valores negativos del eje. Este agrupamiento se debe al acortamiento (o robustez) del húmero (HRI), y el mayor ancho relativo de sus epicóndilos (HEB), lo que implica mayor desarrollo de los flexores

carpales y digitales. En este eje, *Eumysops* ocupó un lugar intermedio, junto con los cursoriales *Proechimys* y *Thrichomys*.

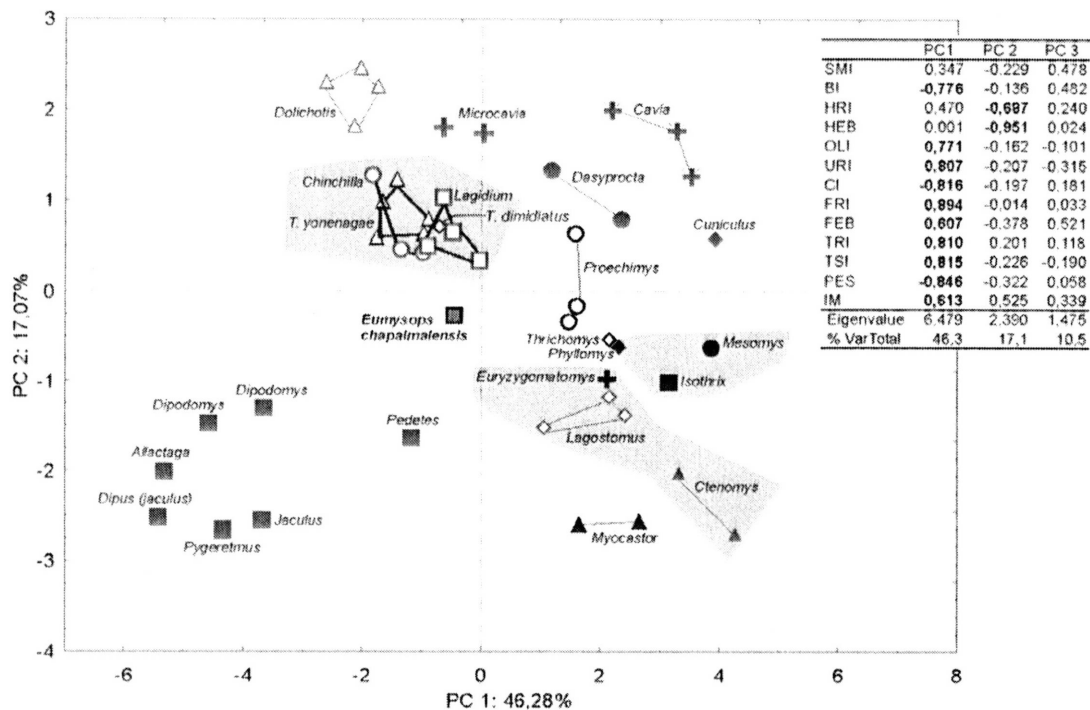


Figura 45. PC1 vs PC2 del análisis de componentes principales incluyendo roedores ricochetales no caviomorfos (en el extremo izquierdo del primer eje). En el cuadrante superior izquierdo se sombrea los caviomorfos ricochetales; en el inferior derecho a los fosoriales-subterráneos y los arbóricolas.

#### -Análisis discriminante

Utilizando las medidas que resultaron significativas en los PCAs, se llevó a cabo un análisis discriminante. Aunque el índice PES resultó significativo, el mismo fue excluido para poder incluir materiales de *Dactylomys*, *Aconaemys* y *Octodon* los cuales no conservan los metacarpos. Los géneros analizados se clasificaron en las siguientes seis categorías: epigeos cursoriales (c), epigeos arbóricolas (a), epigeos semiacuáticos (sa), epigeos ricochetales (r), fosoriales (f), y subterráneos (s). *Eumysops* fue incluido en la muestra sin asignación previa, con el fin de que sea clasificado en las categorías definidas a priori. Lo mismo se hizo con los géneros *Phyllomys*, *Cavia*, *Chinchilla* y *Aconaemys*, los cuales fueron incluidos sin categoría a priori para probar la eficacia de la función de clasificación.

El análisis discriminante mostró una buena separación entre los grupos y fue significativo (Wilk's Lambda de 0.00054,  $F(60, 92)=6.1606$ ,  $p<0.00001$ ). Sólo los tres

primeros ejes (Funciones Discriminantes, DF) resultaron significativos ( $p < 0.001$ ). Éstas funciones, combinadas, explican el 97% de la variación total (Fig. 46).

La primer función discriminante DF1 explicó el 78% de la variación. Los índices BI, URI, FRI, y TRI, los cuales indican mayor largo del radio y robustez ulnar, tibial y femoral, respectivamente, correlacionaron positivamente con este eje (Fig. 46). Se observó una buena separación de los modos locomotores y de vida. Desde el sector negativo al positivo de esta primera función, se dispusieron los géneros subterráneos, semiacuáticos, fosoriales-arborícolas, hasta los cursoriales y ricochetales en el extremo positivo. Los restantes índices correlacionaron negativamente con este eje, indicando, al igual que en los resultados previos, que los géneros cursoriales y ricochetales poseen miembros anteriores más gráciles, menor largo olecranenano y elongadas extremidades posteriores (Fig. 46). La segunda función discriminante produjo cierta separación de los géneros cursoriales y subterráneos respecto de los restantes. La tercera función discriminante no mostró discriminación entre las distintas categorías.

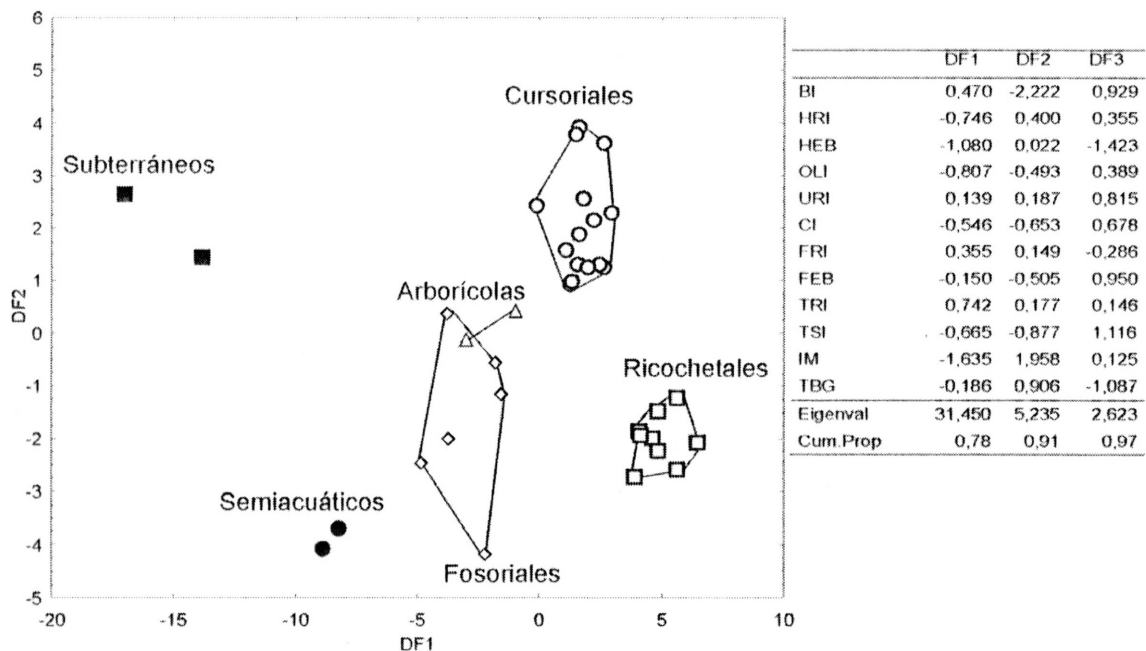


Figura 46. DF1 vs DF2 mostrando la discriminación entre la categorías de hábitos y modos de locomoción definidas a priori. A la derecha se muestran los coeficientes del discriminante estandarizados para las tres primeras funciones discriminantes.

Las seis categorías definidas a priori fueron reclasificadas correctamente en un 100% (Tabla 21). Los géneros vivos ingresados al análisis sin una categoría asignada, se clasificaron de la siguiente manera: *Isotrrix* fue clasificado en la primera función discriminante como arborícola, *Cavia* fue asignado al grupo de cursoriales, *Chinchilla* al

de los ricochetales y *Aconaemys* al de los fosoriales (Fig. 47). *Eumysops* fue asignado al grupo de los ricochetales por la primera función discriminante (Fig. 47).

Tabla 21. Matriz de clasificación del análisis discriminante.

	Porcentaje	c	r	f	a	sa	s
C	100	15					
R	100	0	9				
F	100	0	0	6			
A	100	0	0	0	2		
Sa	100	0	0	0	0	2	
S	100	0	0	0	0	0	2
Total	100	15	9	6	2	2	2

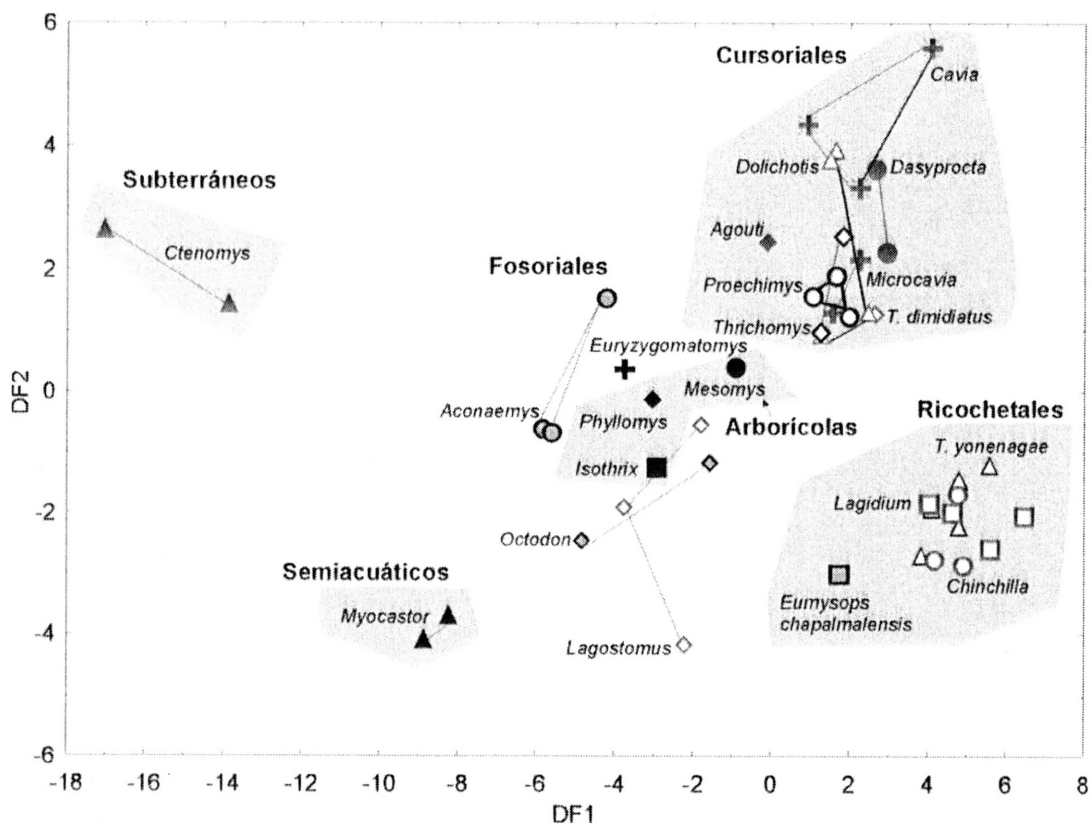


Figura 47. DF1 vs DF2. El sombreado señala los géneros que pertenecen a las categorías subterráneos, semiacuáticos, arborícolas, cursoriales y ricochetales. Para una mayor claridad de la figura, no se sombreadan los fosoriales.

El largo de las extremidades es un factor importante en los géneros ricochetales (Howell, 1944; Hildebrand, 1988; Emerson, 1985). Teniendo en cuenta esto, se realizó un gráfico de dispersión del IM vs. el lago basilar del cráneo (como indicador de tamaño; Verzi y Olivares, 2006) para analizar la longitud proporcional de ambos miembros con respecto al tamaño relativo de los géneros analizados (Fig. 48). En este gráfico se observa que los caviomorfos ricochetales y *Lagostomus* presentan los valores más bajos de IM.

Estos géneros presentan valores de IM mayores a 0.55. El valor de IM observado en los roedores no caviomorfos de hábitos ricochetales es siempre menor a 0.5 (Samuels y Van Valkenburg, 2008). Esto refuerza la idea de que los roedores caviomorfos no alcanzan el grado de especialización de estos últimos para la marcha ricochetal. *Eumysops* muestra un IM mayor que el de los géneros mencionados, cuyo valor es semejante, en un rango de tamaño equivalente, al de *Thrichomys*, *Isothrix* y *Microcavia* (Fig. 48).

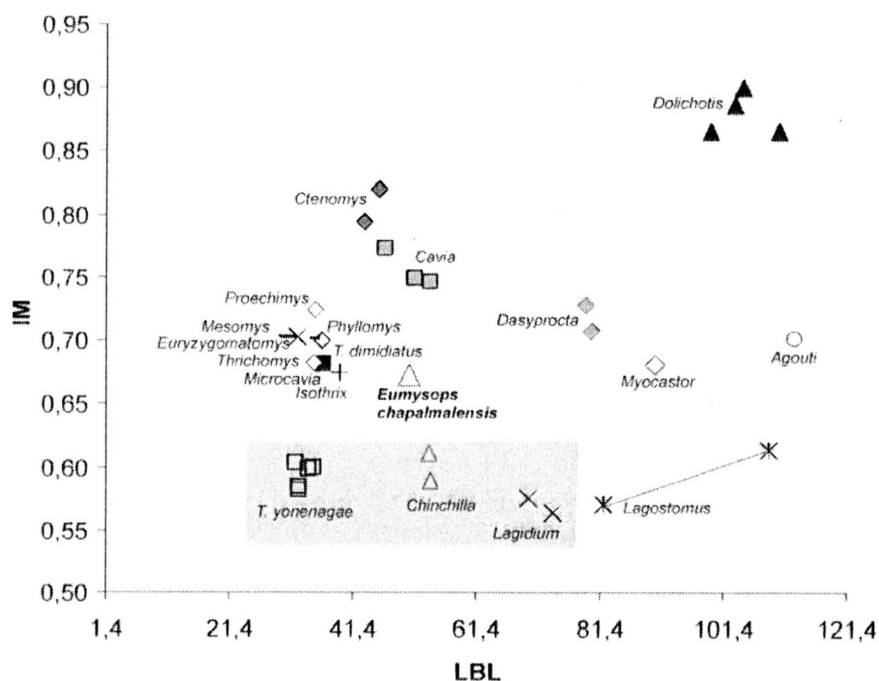


Figura 48. Gráfico de dispersión del largo basilar (LBL) vs. el índice intermembral (IM). Se sombrea los géneros ricochetales.

Los roedores caviomorfos muestran una gran disparidad en sus hábitos locomotores y modos de vida. Aunque se han realizado varios estudios anatómicos y morfofuncionales (Casinos *et al.*, 1993; Biknevičius, 1993; Horovitz, 1991; Vassallo, 1998; Fernández *et al.*, 2000; Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Morgan y Verzi, 2006; Weisbecker y Schmid, 2007; Candela y Picasso, 2008; Morgan, 2008; Lessa *et al.*, 2008; Ubilla, 2008), aún resta conocer aspectos fundamentales de cómo las especializaciones anatómicas están asociadas a distintas pautas de comportamiento.

En un estudio previo, Horovitz (1991) vinculó las especializaciones del esqueleto postcraniano de *Eumysops* con el desarrollo de un hábito ricochetal incipiente: miembros posteriores adaptados para propulsión rápida, con movimientos sincrónicos de ambos

miembros, y miembros anteriores de estructura generalizada con menor participación en la carrera. Esta propuesta se basó esencialmente en el supuesto acortamiento de la columna cervical (que se conocía sólo parcialmente hasta ese momento), las espinas neurales estrechas de la zona lumbar, la poco distalizada espina tibial, y el alargamiento de zeugopodio y autopodio posterior (no fue posible calcular el IM en ese momento).

Los resultados de este trabajo permiten ampliar este análisis. En primer lugar, los géneros de caviomorfos con hábitos ricochetales facultativos, *Chinchilla*, *Lagidium* y *T. yonenagae*, poseen una morfología notoriamente más generalizada que la de los roedores ricochetales de otros subórdenes. Por un lado, estos géneros no poseen en la columna vertebral especializaciones esperadas para este hábito, como el acortamiento y fusión de vértebras en la región cervical, acortamiento de espinas neurales en la región interescapular, espinas neurales estrechas en la zona lumbar, y vértebras sacras fusionadas. Por otra parte, las especializaciones presentes en columna, cinturas y miembros que pueden ser vinculadas a este tipo de locomoción, se distribuyen también en géneros con otros hábitos: espinas neurales estrechas en la zona lumbar (presente en *Microcavia*), desarrollo de la cresta gluteal (presente también en los cursoriales *Cavia*, *Microcavia*, *Dolichotis*, *Dasyprocta* y el fosorial *Lagostomus*), espina tibial poco distalizada (*T. dimidiatus*, *Microcavia*, *Dolichotis*, *Dasyprocta*), gracilidad y alargamiento de zeugopodios y del autopodio posterior (*T. dimidiatus*, *Myocastor*, *Lagostomus*, *Dolichotis*) (Apéndice VII).

Estos último rasgos mencionados, asociados a un uso importante del miembro posterior, ya sea en el salto o la carrera, están presentes en *Eumysops*; el análisis discriminante realizado clasificó a *Eumysops* como un ricochetal esencialmente por la gracilidad de sus miembros; de acuerdo a esto, la posibilidad del desarrollo de hábitos ricochetales incipientes en este género, como fuera interpretado por Horovitz (1991), no puede ser descartada. Sin embargo, cuando las evidencias aportadas por el miembro anterior son analizadas conjuntamente con las previas, es posible una interpretación alternativa. *Eumysops* posee caracteres que favorecen la estabilización de la articulación del hombro, como en los caviomorfos que usan activamente este miembro de modos diversos: fosoriales (*Euryzygomatomys*, *Clyomys*, *Lagostomus*), cursoriales (*Proechimys*, *T. dimidiatus*, *Dolichotis*) y semiacuáticos (*Myocastor*); además, posee restricciones para los movimientos de pronación-supinación como en los géneros cursoriales *Cavia*, *Microcavia*, *Dasyprocta*, *Proechimys* y *Thrichomys*. Finalmente, una característica muy elocuente es el valor que mostró el índice intermembral (IM). Aunque ninguno de los caviomorfos ricochetales mostró una desigualdad entre las longitudes de los miembros

anterior y posterior como en los ricochetales de otros subórdenes, los valores de IM de *Chinchilla*, *Lagidium* y *T. yonenagae* fueron los más bajos entre los caviomorfos. *Eumysops* mostro un IM equivalente, en su rango de tamaño, al de los cursoriales *Trichomys* y *Microcavia* y el arborícola *Isothrix*.

Este conjunto de evidencias sugiere que *Eumysops* habría poseído una importante capacidad para el salto bípedo, pero en su marcha habría utilizado también sus miembros anteriores. De este modo, sus hábitos habrían sido más probablemente los de un cursorial que habría utilizado el salto para situaciones ocasionales como la huida.

### 5.3. Estimación de la masa corporal

Varios estudios han sido realizados con el objetivo de encontrar un buen estimador de la masa corporal en mamíferos vivientes que pudiese ser utilizado en los fósiles. Se han utilizado medidas de huesos largos (e.g. Biknevicius *et al.*, 1993, Reynolds, 2002), de cráneo (Janis, 1990; Reynolds, 2002) o de superficies de molariformes (Gingerich, 1976; Gingerich y Smith, 1984; Vizcaíno *et al.*, 2006; Hopkins, 2008). Elegir el elemento esquelético apropiado para usar como estimador de tamaño es un paso esencial en dicho análisis, como así también la elección del grupo de especies de referencia y del rango en el cual se compara (Reynolds, 2002). Tomando en cuenta estas premisas, para realizar la estimación de la masa corporal (peso en g) de *Eumysops* se sigue aquí el análisis propuesto por Biknevicius *et al.* (1993) y se lo compara con la propuesta de Hopkins (2008). En el primer trabajo se obtienen ecuaciones de rectas de regresión simple construidas con medidas de 16 especies de caviomorfos. Como estimador de tamaño se utiliza el diámetro antero-posterior del húmero y del fémur, tomado a una distancia, desde la porción distal, de 35% en el húmero y 65% en el fémur (Biknevicius *et al.*, 1993).

*Ecuación predictiva de masa corporal:*

$$\text{Log } W = \log a + b (\log \text{"estimador"})$$

Donde  $W$  es la masa corporal en g,  $a$  es la ordenada al origen o intercepto,  $b$  es la pendiente, y el "estimador" es el ancho antero-posterior del húmero (APH) o del fémur (APF), en mm. Si se incluyen los valores de  $\log a$  y  $b$  brindados por Biknevicius *et al.* (1993), se obtienen las siguientes ecuaciones:

$$(1) \text{ Log } W = -1.467 + 2.484 (\log \text{ APH})$$

$$(2) \text{ Log } W = -1.678 + 2.518 (\log \text{ APF})$$

La masa de *Eumysops* se estimó sobre la base de dichas ecuaciones, reemplazando los valores de APH y APF (Tabla 22). Ambas pudieron ser comparadas en los casos en que se contó con húmero y fémur asociados.

Utilizando estas ecuaciones se estimó la masa de cuatro de las cinco especies de *Eumysops* (Tabla 22). Para *E. laeviplicatus* se conoce sólo un material con postcráneo asociado (MLP-M 857) y sobre la base de APH se obtuvo un peso estimado de 840 g. Para la especie *E. chapalmalensis* se obtuvo una estimación promedio con APH de 960 g (620-1150 g) y de 1180 g (840-1650 g) con APF. La diferencia entre las estimaciones con cada ecuación fue de 200 g (Tabla 22), una diferencia semejante a la obtenida para otros caviomorfos por Bicknevičius (1993); esto se debe a que en general los caviomorfos tienen el fémur más robusto que el húmero (Bicknevičius, 1993). Dichos valores de *E. chapalmalensis* incluyen el material juvenil MMP 4172-M (Tabla 22); si se lo extrae, el promedio aumenta a 1130 g estimado con APH, y 1280 g estimado con APF. La especie *E. gracilis* es la más pequeña del género y su postcráneo se conoce sólo por el material MMP 798-M; la estimación de su masa utilizando APH fue de 530 g y de 440 g utilizando APF. Llamativamente, en este caso la estimación a partir del húmero brindó el mayor valor. El holotipo de *Eumysops* sp. nov. brindó una estimación de 550 g mediante APF.

La masa de *Eumysops* también se estimó mediante ecuaciones de regresión simple que utilizan el largo (LTRL) y el área (RTRA) de la serie dentaria inferior como estimadores (Hopkins, 2008). Hopkins (2008) obtuvo las regresiones a partir de 75 especies de roedores agrupados en diferentes categorías sistemáticas y de tamaño. Aquí se utilizaron las regresiones para roedores no muroideos menores a 5000 g (ecuaciones 3 y 5) y para Hystricomorpha (ecuaciones 4 y 6; Hopkins, 2008). Ambas son las que incluyen los conjuntos de especies más cercanos a *Eumysops* en tamaño o afinidad filogenética.

$$(3) \ln W = -0.217 + 2.590 (\ln \text{LTRL})$$

$$(4) \ln W = -0.912 + 2.813 (\ln \text{LTRL})$$

$$(5) \ln W = 0.940 + 1.471 (\ln \text{RTRA})$$

$$(6) \ln W = 0.738 + 1.543 (\ln \text{RTRA})$$

Los valores de LTRL y RTRA se brindan en la Tabla 22. Reemplazando dichos valores en la ecuación 3 se obtuvo un peso estimado promedio para *Eumysops* de 940 g; utilizando la ecuación 4 se obtuvo un peso promedio de 850 g. Las ecuaciones 5 y 6 brindaron valores promedio de 880 g y 1100 g, respectivamente (Tabla 22). A nivel específico se observa que los mayores valores los presentaron *E. chapalmalensis* y *Eumysops* sp. nov., y el menor valor lo presentó *E. gracilis* (Tabla 22).

Las estimaciones de tamaño de *E. laeviplicatus* obtenidas con ambos métodos resultaron muy semejantes; lo mismo ocurrió en *E. chapalmalensis*. En cambio, en las restantes especies existe mayor diferencia entre los valores obtenidos a partir de los estimadores postcraneos y dentarios. En el caso de *E. gracilis*, los mayores valores obtenidos en MMP 403-M a través de estimadores dentarios, en comparación con los valores de MMP 798-M, se deben a que el primero es un individuo adulto y el último un juvenil (Tabla 22). *Eumysops* sp. nov. presentó gran diferencia entre el valor obtenido a partir del postcráneo y las medidas dentarias. Estas últimas son mayores e incluso, al menos las de las ecuaciones 3 y 4, son las más altas con respecto a las demás especies. El valor obtenido a partir de la medida del fémur puede estar representando una subestimación ya que este hueso es proporcionalmente más grácil que en las restantes especies.

Tabla 22. Masa estimada a partir de las ecuaciones 1 a 6, sobre la base de medidas de húmero, fémur y serie dentaria inferior. Los valores de masa están expresados en g. (\*) juvenil.

Especie	Material	APH (1)	APF (2)	LTRL		RTRA		Promedio por especie
				(3)	(4)	(5)	(6)	
<i>E. laeviplicatus</i>	MMP 857-M	840		820	740	860	930	838 g
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 4172-M*	620	840					
	MMP 401-S	790	950					
	MACN 100	1100	1160	950	860	920	1000	
	MMP 4201-M	1150	1060	920	840	1080	1190	
	MACN 10998	1140						
	MMP 403-M		1090					
	MMP 570-S		1300					
	MMP 1672-M		1400					
	MMP 405-M		1650					1186 g
<i>E. gracilis</i>	MMP 798-M*	530	440	390	340	260	270	
	MMP 403-M			680	600	670	710	665 g
<i>Eumysops</i> sp. nov.	MMP 482-S		550	1050	980	960	1040	916 g

De acuerdo con estos cálculos de estimación de masa, las especies de *Eumysops* pudieron tener un peso entre el de *Cavia* (500 g) y el de *Lagidium* (1200 g) (Biknevicius *et al.*, 1993; Tabla 22). Dentro de los equímidos, este valor es muy inferior al de *Myocastor*, pero representa el mayor valor para los equímidos cursoriales (el cursorial *Thrichomys* tiene un peso promedio de 300 g; Biknevicius *et al.*, 1993; Lacher y Alho, 1989). La especie más pequeña de *Eumysops*, *E. gracilis*, presentó una masa semejante a la del equímido más grande, exceptuando *Myocastor*, que es el arborícola *Dactylomys dactylinus*, el cual pesa 650 g. (Emmons, 1981).

#### 5.4. Breve síntesis de la caracterización adaptativa de *Eumysops*

En el cladograma de la Fig. 49 se indican los hábitos inferidos de *Eumysops* en el contexto de los restantes equímidos analizados. De acuerdo a los resultados obtenidos, *Eumysops* representaría el más grande de los equímidos terrestres tanto extintos como vivientes. Habría tenido hábitos esencialmente epigeos cursoriales, y sus especializaciones postcraneanas muestran rasgos favorables para el salto. Asimismo, la presencia de especializaciones en la configuración cigomasetérica sugiere que *Eumysops* pudo poseer cierta capacidad para la excavación de madrigueras. Las características mencionadas, y las semejanzas mostradas con los géneros *Thrichomys* y *Microcavia*, habitantes de la Caatinga-Cerrado, y el Monte, respectivamente, sugieren que *Eumysops* habría estado adaptado esencialmente a ambientes abiertos; aún, quizás más abiertos que los de los actuales Eumysopinae.

Sobre la base de los requerimientos ambientales de los Echimyidae, desde un punto de vista general, la presunta extinción de *Eumysops* a fines del Sanandresense fue interpretada como indicadora de un cambio climático hacia condiciones más áridas y/o frías (Cione y Tonni, 2001; Cione *et al.*, 2007). No obstante, el extendido biocrón de *Eumysops* abarca un lapso con condiciones paleoclimáticas variables. Este lapso comprende, tanto al nivel global como regional, condiciones más cálidas y húmedas en el Plioceno temprano y una progresiva aridización durante el Plioceno tardío (e.g. Janis, 1993; Vrba *et al.*, 1995; Zachos *et al.*, 2001; Pascual, 1984; Tonni *et al.*, 1992a; Cione y Tonni, 2001; Verzi y Quintana, 2005). En el lapso de creciente aridización, representado especialmente por el Vorohuense-Sanandresense (Plioceno tardío), *Eumysops* estuvo representado por tres especies, dos de las cuales habrían extendido su biocrón más allá del límite Sanandresense-Ensenadense (ver Bioestratigrafía). De este modo, la información adaptativa y filogenética obtenida en este trabajo sustenta hipótesis previas que reconocen el clado al que pertenece *Eumysops* como una radiación austral de equímidos, vinculada al desarrollo de ambientes abiertos en el sur de América del Sur (Reig, 1986, 1989; Verzi *et al.*, 1995). Aunque por razones de preservación el análisis adaptativo de *Eumysops* se realizó con materiales del Chapadmalalense, el examen cualitativo del resto de los materiales no contradice estos resultados (ver arriba).

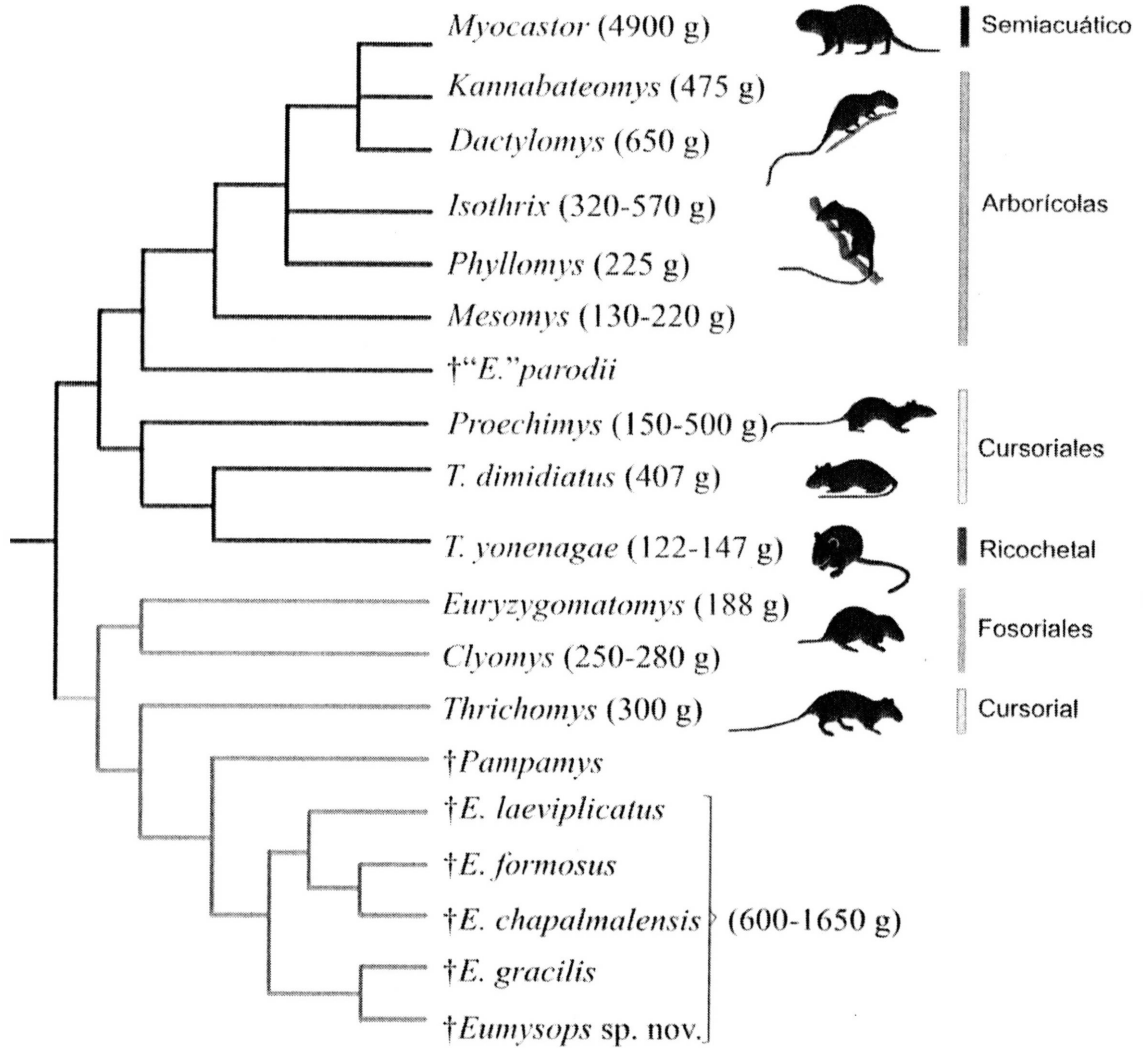


Figura 49. Distribución de los hábitos y datos de masa corporal en la filogenia obtenida en este trabajo. Los pesos fueron extraídos de la bibliografía (Eisenberg y Redford, 1999; Emmons y Feer, 1997) y de datos de colección.

## CAPÍTULO 6

# BIOESTRATIGRAFÍA

## CAPÍTULO 6

## BIOESTRATIGRAFÍA

## 6.1. Sedimentos portadores

De acuerdo a la revisión sistemática propuesta en este trabajo, el registro inequívoco del género *Eumysops* está limitado a las provincias de Buenos Aires (e.g. Ameghino, 1888; 1908; Rovereto, 1914; Kraglievich, 1965; Vucetich y Verzi, 1995), Córdoba (Tauber, 2000) y Entre Ríos (Vucetich *et al.* 2005; Candela *et al.*, 2007) (Fig. 50 a). De todas maneras, la mayor parte de los materiales (Apéndice I) proviene de localidades de la región costera sur de la provincia de Buenos Aires (Fig. 50b). Estas localidades son: Farola Monte Hermoso, Cascada Grande en el río Quequén Salado, y el área de Chapadmalal entre las ciudades de Mar del Plata y Miramar. Estos yacimientos (especialmente el último) se cuentan entre los depósitos Plio-Pleistocénicos más fosilíferos de América del Sur (Reig, 1958; Cione y Tonni, 1995b; Verzi y Quintana, 2005), y han sido largamente estudiados geológica y paleontológicamente (e.g. Ameghino, 1988, 1906, 1908; Kraglievich, 1934; Kraglievich, 1952; Reig, 1952, 1958, 1978; Pascual *et al.*, 1965; Fidalgo y Tonni, 1982; Marshall *et al.*, 1983; 1984; Zárate y Fasano, 1989; Orgeira, 1987, 1990, 1991; Tonni, *et al.*, 1992a; Zavala, 1993; Goin *et al.*, 1994; Alberdi *et al.*, 1995; Vucetich y Verzi, 1995; Cione y Tonni, 1995a, 1996; Verzi *et al.*, 2002a,b; Verzi y Quintana, 2005).

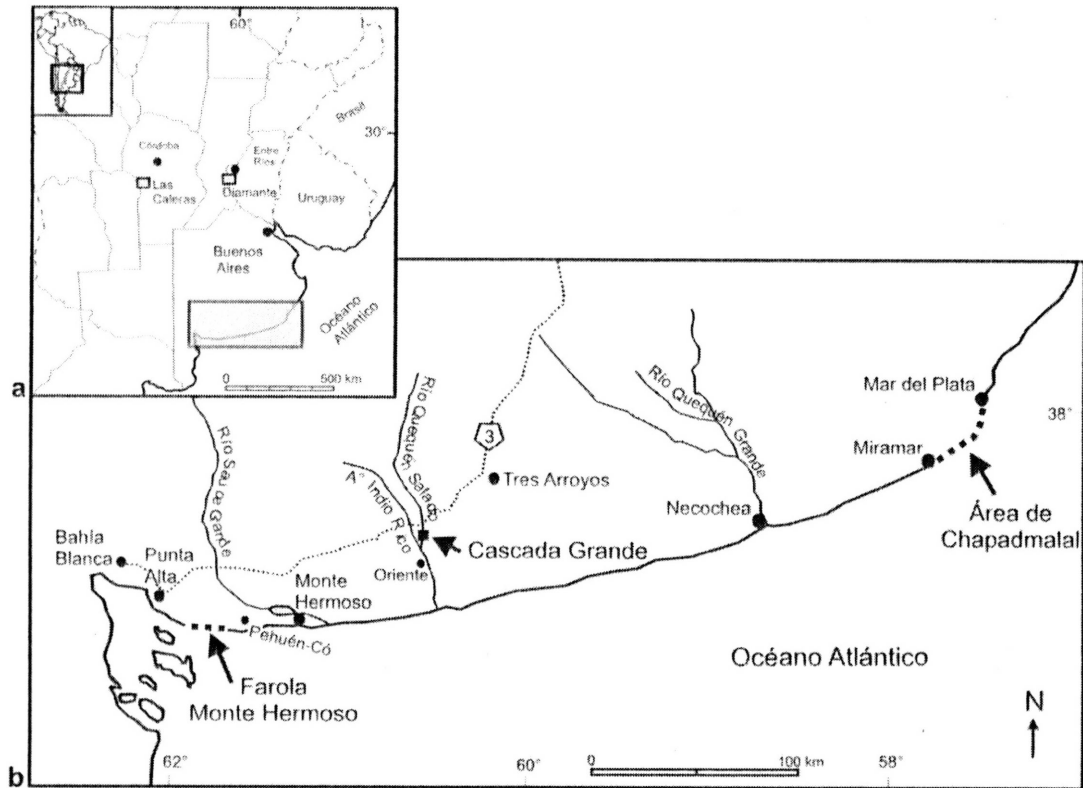


Figura 50. Distribución geográfica de *Eumysops*; a. Distribución en Argentina (rectángulos grises); b. Detalle de la distribución en el área costera del sur de la provincia de Buenos Aires. Las flechas indican la ubicación de los yacimientos portadores.

Sobre la costa de la provincia de Buenos Aires, en el Partido de Coronel Rosales (SO de Buenos Aires), se encuentra el yacimiento de Farola Monte Hermoso. Éste se ubica a 53 km. al sudeste de Bahía Blanca (Zavala, 1993) y a 17 km. al oeste de Pehuén-Có (Cione y Tonni, 1995; Fig. 50 b) y aflora en acantilados costeros de unos 3 km. de largo y de más de 6 metros de altura (Zavala y Navarro, 1993). Desde las exploraciones de Darwin, en la década de 1830, esta localidad ha sido estudiada con cierta regularidad. Este yacimiento fue conocido como "Barrancas de Monte Hermoso" (sensu Fidalgo y Tonni, 1982), pero posteriormente, para evitar confusiones con la ciudad homónima, se lo denominó "Farola Monte Hermoso", en alusión a la antigua farola ubicada en la cima del afloramiento (Zavala, 1993). Una síntesis de la bioestratigrafía y cronología de este yacimiento puede encontrarse en Cione y Tonni (1995a, b, c; 2001). Zavala (1993) reconoce las siguientes unidades: una inferior, Formación Monte Hermoso, de sedimentos finos, esencialmente limos y arcillas; por encima, las formaciones Puerto Belgrano y Punta Tejada, de sedimentos más gruesos de tipo areniscas y brechas; en el tope de la columna, médanos recientes. La Formación Monte Hermoso es la unidad más rica desde el punto de vista paleontológico. Originalmente fue reconocida como "Piso Hermósico" por Ameghino

(1889), y posteriormente dividida en dos unidades (Bonaparte, 1960; Fidalgo y Tonni, 1982). Sin embargo, Zavala (1993) y Zavala y Navarro (1993) interpretan esta sección como una única unidad, debido a que sus depósitos estarían genéticamente relacionados, generados por un sistema fluvial con ríos de alta sinuosidad.

Más allá de su evolución sedimentaria, hasta el momento la evidencia aportada por los mamíferos fósiles sugiere que la Formación Monte Hermoso puede ser dividida en dos unidades bioestratigráficas: la inferior, Zona de *Trigodon gaudryi* (Toxodontidae) y la superior, Zona de *Neocavia depressidens* (Caviidae; Cione y Tonni, 1995c). Estas dos biozonas son la base bioestratigráfica de los Pisos/Edades Montehermosense y Chapadmalalense inferior, respectivamente (Plioceno temprano; Tonni *et al.*, 1992b; Cione y Tonni, 1995 b, c). La unidad inferior, cuya fauna permitió definir el Piso/Edad Montehermosense, se asume como el comienzo del Plioceno (5.3 Ma; Ogg *et al.* 2008); la unidad superior es considerada de antigüedad Chapadmalalense inferior sobre la base de similitudes faunísticas compartidas con el Chapadmalalense típico (Chapadmalalense superior *sensu* Tonni *et al.*, 1992b), basada en la fauna de la Formación Chapadmalal, que aflora entre Mar del Plata y Miramar (ver más adelante).

No se poseen dataciones radiométricas para el Montehermosense, y la interpretación de su antigüedad se basa esencialmente en datos biocronológicos y correlaciones con otros yacimientos (e.g. Cione y Tonni, 1996). Aquí se sigue el criterio de que el Montehermosense debería ser más joven que el evento registrado en el Mioceno más tardío de Caleufú (ca. 5.7-5.8 Ma; Verzi *et al.*, 2008). Esto es consistente con la información biocronológica y correlaciones con localidades del oeste de Argentina y Bolivia que sugieren una edad < 5.8 Ma (Cione y Tonni, 1995b, 1996). De acuerdo a esto, aquí se acepta el criterio tradicional que otorga al Montehermosense una edad máxima cercana al límite Mio-Plioceno (cerca del límite C3r/C3n de la escala magnetoestratigráfica de Berggren *et al.*, 1995, ca. 5.3 Ma).

El afloramiento neógeno que se encuentra sobre las márgenes del río Quequén Salado, al oeste de la ciudad de Tres Arroyos (Fig. 50b), fue reconocido por Reig (1955) como una nueva unidad litoestratigráfica, a la que llamó "Formación Irene"; sin embargo, ésta aún no ha sido definida formalmente (Tonni *et al.*, 1992a; Goin *et al.*, 1994). Una síntesis de la bioestratigrafía y biocronología de este yacimiento puede encontrarse en Goin *et al.* (1994) y Cione y Tonni (1995b). En las márgenes del río se encuentran varias localidades fosilíferas, una de las cuales es Cascada Grande (Fig. 50b; Goin *et al.*, 1994; Vucetich y Verzi, 1996), ubicada aproximadamente 10 km al sur del puente de la

intersección con la ruta nacional 3 (Fig. 50 b). Esta localidad es la que muestra la mayor potencia de toda la secuencia sedimentaria aflorante en el área (Fidalgo *et al.*, 1975). Sin embargo, aún es incierta su correlación, así como la de toda la "Formación Irene". Dicha "formación" ha sido asignada al Montehermosense y/o al Chapadmalalense (Fidalgo *et al.*, 1975; Mignone, 1946; Pascual *et al.*, 1965; Goin *et al.*, 1994; Goin y Pardiñas, 1996). La localidad de Cascada Grande ha sido correlacionada con el Chapadmalalense inferior representado en Farola Monte Hermoso por el Miembro de las Limolitas Claras (Plioceno temprano; Goin, *et al.*, 1994; Vucetich y Verzi, 1996; Verzi *et al.*, 2004). Sólo en esta localidad se han encontrado restos de *Eumysops*, aunque los mismos son muy escasos.

El afloramiento fosilífero Plio-Pleistocénico más extendido en la región costera de la provincia de Buenos Aires corresponde a los acantilados del "área de Chapadmalal", entre las ciudades de Mar del Plata y Miramar (Fig. 50 b). Estos acantilados tienen aproximadamente 30 km de extensión casi continua, y una potencia de hasta 25 m de altura (Kraglievich, 1952; Zárate y Fasano, 1989). Han sido ampliamente estudiados geológica, estratigráfica y paleontológicamente (Cione y Tonni, 1995b y bibliografía allí citada). Su estratigrafía es compleja, por lo que se han hecho diferentes interpretaciones litoestratigráficas de esta secuencia (Kraglievich, 1952; Teruggi *et al.*, 1974; Fidalgo *et al.*, 1975; Zárate y Fasano, 1989). Aquí se sigue esencialmente el esquema estratigráfico propuesto por Kraglievich (1952; ver también Teruggi *et al.*, 1974), porque es el más utilizado hasta la actualidad; desde la base, se reconocen las formaciones Chapadmalal, Barranca de los Lobos, Vorohué, San Andrés, Miramar, Arroyo Seco, Santa Isabel y Lobería (Cione y Tonni, 1995b). Las cuatro primeras formaciones representan la parte alta del Plioceno temprano y el Plioceno tardío.

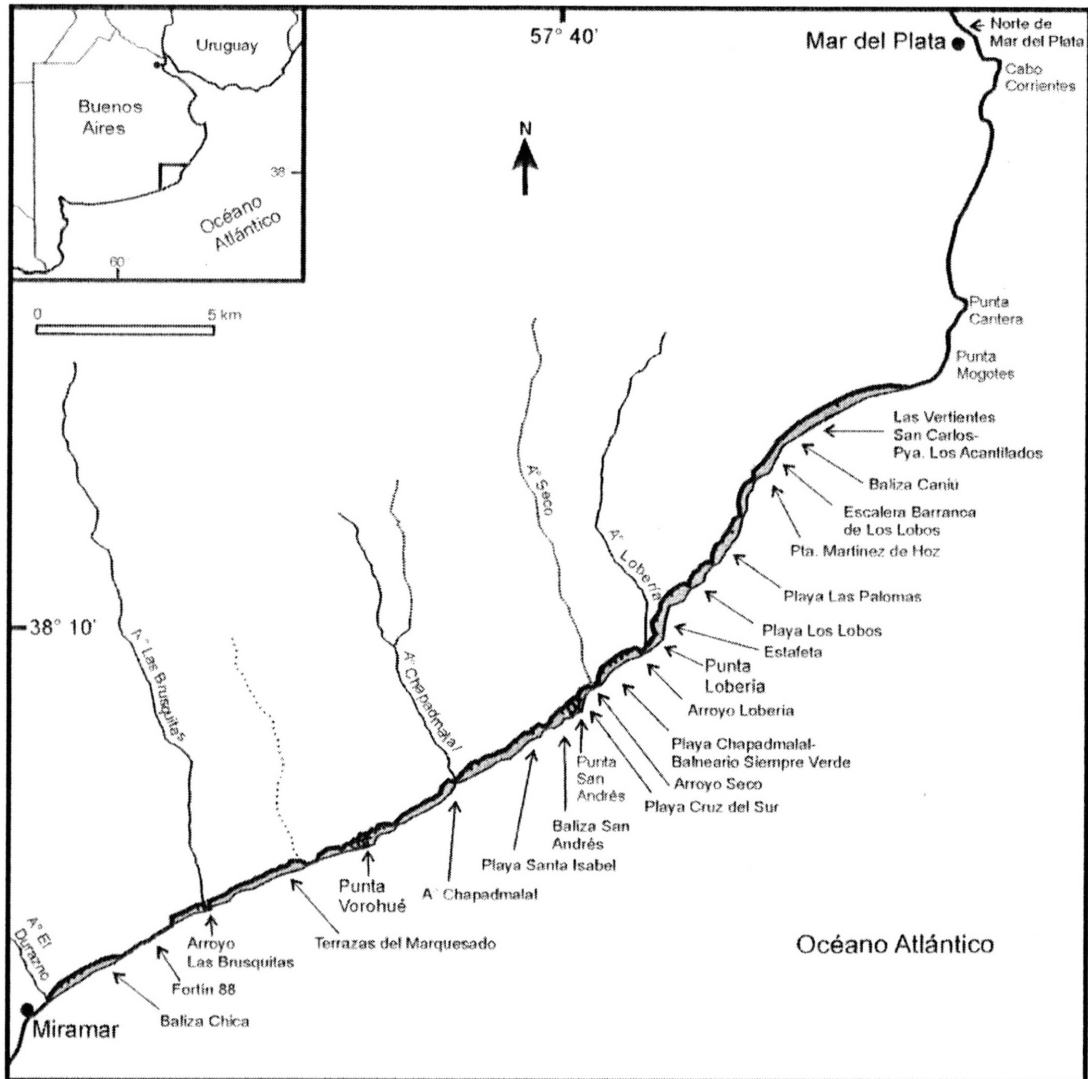


Figura 51. Detalle del área costera entre el sur de Mar del Plata y Miramar.

En el primer sector que va desde Punta Mogotes hasta el Arroyo Lobería (Fig. 51), la Formación Chapadmalal (Piso Chapadmalalense de Ameghino, 1908) aflora desde la base y presenta su mayor potencia. El perfil tipo de esta formación es el que se encuentra en la “Escalera de Barranca de Los Lobos” (Kraglievich, 1952). En dicho sector se observan las formaciones Chapadmalal y por encima Barranca de los Lobos. Luego esta formación vuelve a aflorar, pero con menor potencia, en el sector “Miramar”, en donde se observa su límite superior a través de una discordancia angular y erosiva (Kraglievich, 1952).

La antigüedad de los niveles inferiores de la Formación Chapadmalal ha sido estimada como cercana o mayor que 4.0 Ma, esencialmente a través de datos bioestratigráficos y paleomagnéticos (Cione y Tonni, 1995 a, b; 1996; 1999; 2001). Algunas dataciones  $^{40}\text{Ar}-^{39}\text{Ar}$  de “escorias” presentes en el tope de la formación, arrojaron

como estimaciones más confiables las edades  $3.27 \pm 0.08$  y  $3.33 \pm 0.10$  Ma (Schultz *et al.*, 1998).

Distintos análisis magnetoestratigráficos de la Formación Vorohué (Orgeira, 1987, 1990, 1991), y revisiones posteriores de información biocronológica, permiten asignar al Vorohuense una edad  $>2.5$  Ma (Tonni *et al.*, 1992a; Cione y Tonni, 2001; Verzi y Quintana, 2005). Asimismo, análisis de magnetoestratigrafía de la Formación San Andrés (Orgeira, 1987, 1990, 1991) indicaron, como una de las alternativas, que el evento de polaridad reversa detectado en los niveles inferiores de la formación podrían ser correlacionables con el evento Kaena ( $< 3.110$  Ma, Berggren *et al.*, 1995), y la polaridad normal detectada en el techo de la formación, con el Cron Gauss superior ( $> 2.581$  Ma, Berggren *et al.*, 1995). Sin embargo, revisiones posteriores de la estratigrafía y biocronología sustentaron la alternativa que asigna la polaridad reversa de los niveles inferiores de San Andrés al Cron Matuyama inferior ( $< 2.581$  Ma) y la polaridad normal de los niveles superiores al evento Reunión (2.150-2.140 Ma; Cione y Tonni, 1995a, 1996; Verzi y Quintana, 2005).

## 6.2. Bioestratigrafía

Los resultados sistemáticos permiten elaborar el siguiente esquema bioestratigráfico para *Eumysops* (Fig. 52): en las formaciones Monte Hermoso (Montehermosense-Chapadmalalense inferior, Plioceno temprano) e "Irene" (Montehermosense o Chapadmalalense inferior, Plioceno temprano) se registra la especie *E. laeviplicatus*; ésta se registra conjuntamente con *E. formosus* en el Chapadmalalense inferior de Monte Hermoso. La especie *E. chapadmalensis* se registra en las formaciones Chapadmalal, Barranca de los Lobos, Vorohué, San Andrés (Chapadmalalense superior-Marplatense; Plioceno, área de Chapadmalal) y en la Formación Las Caleras en Córdoba (Chapadmalalense superior, Plioceno); *E. gracilis* se registra en las mencionadas formaciones pliocénicas del área de Chapadmalal, y en las formaciones Alvear (Plioceno tardío) y Hernandarias (Pleistoceno) de Entre Ríos; *Eumysops* sp. nov. se registra en las formaciones Vorohué y San Andrés (Vorohuense-Sanandresense; Plioceno tardío, área de Chapadmalal) (Fig. 52).

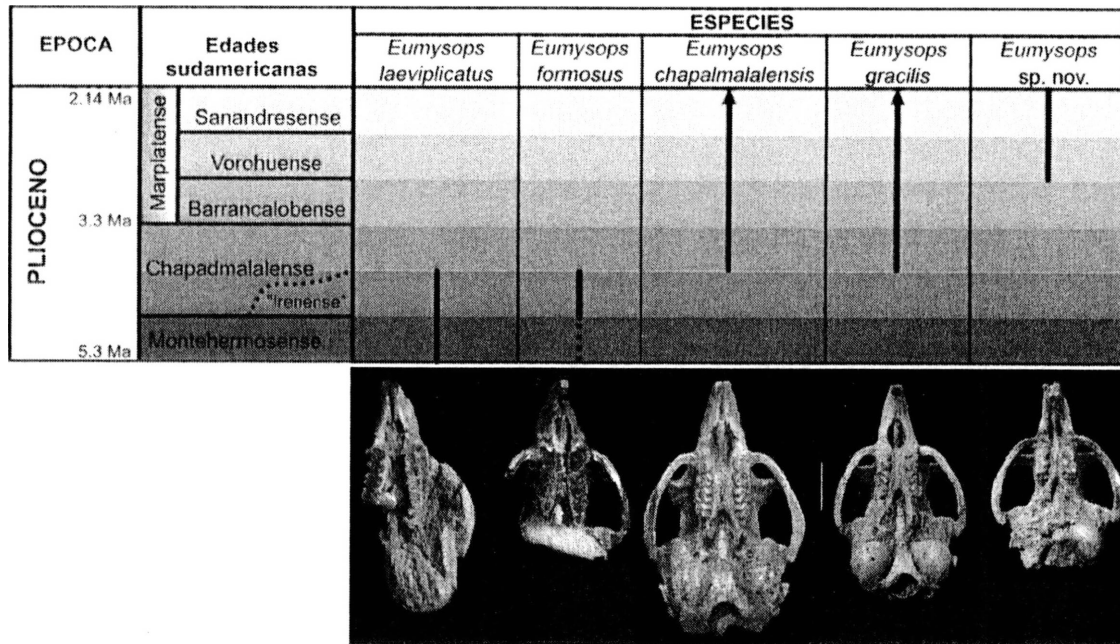


Figura 52. Distribución estratigráfica de las especies de *Eumysops*, en los afloramientos costeros del sur de la provincia de Buenos Aires.

De este modo, el esquema de distribución estratigráfica de las especies de *Eumysops* muestra un patrón bien definido, con dos especies más antiguas presentes en la Formación Monte Hermoso, y las tres restantes, más modernas, en el Plioceno del área de Chapadmalal; ninguna de estas especies es compartida por estos yacimientos. La presencia de *E. laeviplicatus* en Cascada Grande sustenta la asignación de los niveles portadores de "Formación Irene" al Montehermosense o Chapadmalalense inferior (Goin *et al.*, 1994). En la "Formación Irene", *Eumysops* se registra conjuntamente con *Eumysopinae sp. nov.* (Vucetich y Verzi, 1995), el cual se halla más estrechamente emparentado al clado de los vivientes *Clyomys-Euryzygomatomys* (Vucetich y Verzi, 1996).

Algunos molares aislados de *E. chapalmalensis* registrados en la base de los acantilados del norte de Mar del Plata, en el sector de hallazgo de *Tympanoctomys* (Octodontidae; Verzi *et al.*, 2002b), extienden el biocrón de esta especie más allá del Sanandresense (Figs. 52, 53); estos afloramientos del norte de la ciudad de Mar del Plata han sido asignados al Pleistoceno (Cione y Tonni, 1995a; Verzi *et al.*, 2002b).

Los materiales procedentes del Plio-Pleistoceno de Entre Ríos (Vucetich *et al.*, 2005; Candela *et al.*, 2007) son asignados tentativamente en este estudio a *E. gracilis*, lo cual extendería también el biocrón de esta especie al Pleistoceno.

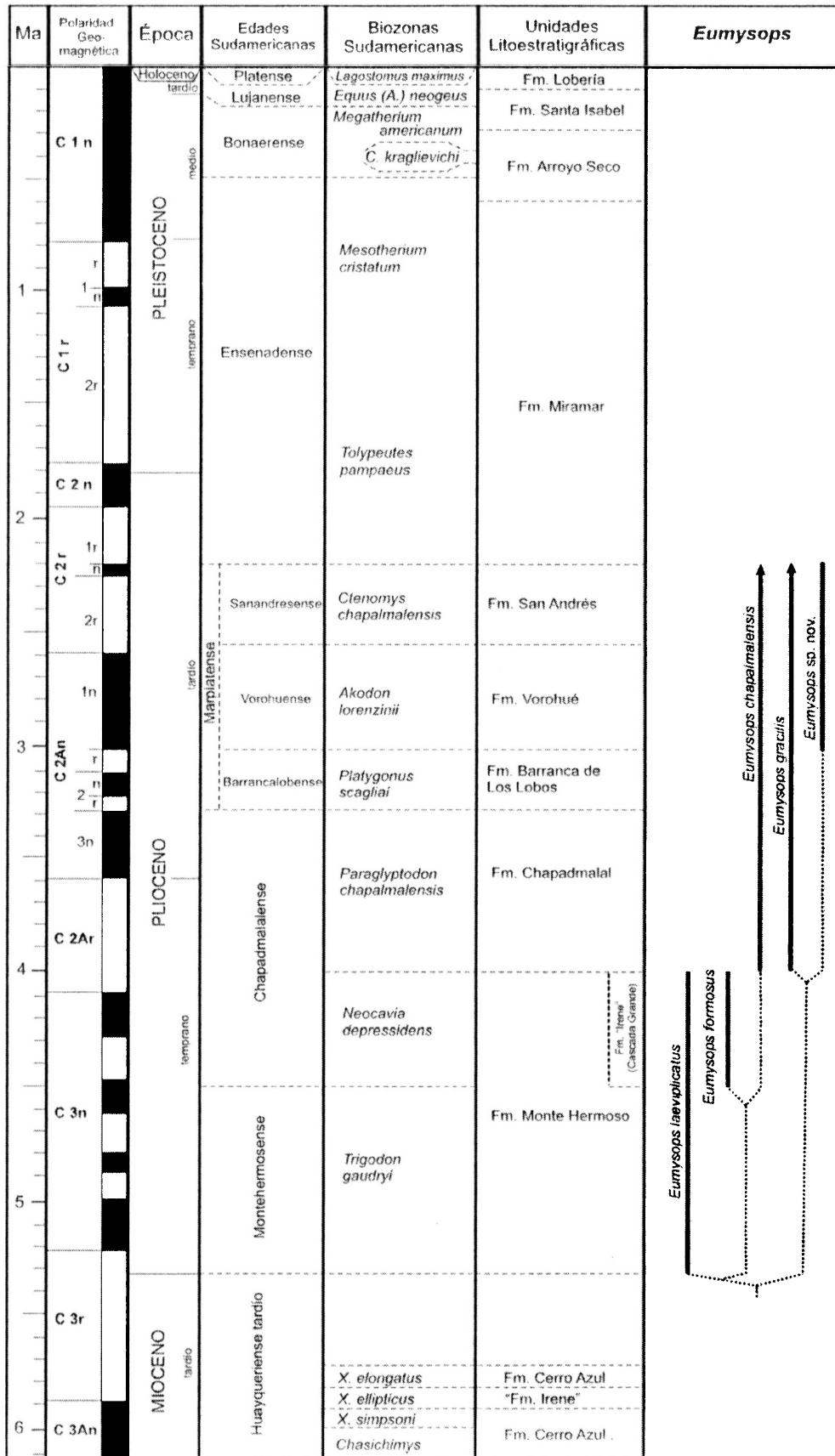


Figura 53. Distribución cronoestratigráfica de las especies de *Eumysops*. Modificado de Verzi y Montalvo (2008).

En la Figura 54 se muestra el resultado de la revisión de la procedencia geográfica y estratigráfica de las cinco especies de *Eumysops*, en los afloramientos costeros del sur de Mar del Plata, Cascada Grande (río Quequén Salado) y Farola Monte Hermoso (Fig. 51). La información resumida en el cuadro corresponde a los materiales con procedencia más precisa. Los datos de distribución estratigráfica por localidad sugieren, con distintos grados de certeza, la posible coexistencia de especies de *Eumysops* durante el Plioceno: a) *E. laeviplicatus* y *E. formosus* en el Chapadmalalense inferior de Farola Monte Hermoso; b) *E. chapalmalensis* y *E. gracilis* en el Chapadmalalense de las siguientes localidades: Fortín 88, Playa Chapadmalal, Arroyo Lobería, Punta Lobería, Punta Plataforma, Playa Los Lobos, Playa Las Palomas, Punta Martínez de Hoz, Baliza Caniú, Playa Los Acantilados, y Playa San Carlos; c) *E. chapalmalensis*, *E. gracilis* y *Eumysops* sp. nov. en el Vorohuense de Punta Vorohué (Fig. 54); d) *E. chapalmalensis*, *E. gracilis* y *Eumysops* sp. nov. en el Sanadresense de Playa Santa Isabel; en esta localidad, la primera y la última especie se registran entre la superficie de erosión S1 y la paleosuperficie S2 (sensu Teruggi *et al.*, 1974), en un nivel con nódulos de manganeso y paleocuevas; e) *E. chapalmalensis* y *Eumysops* sp. nov. en el Sanandresense de Baliza San Andrés y Punta San Andrés (Fig. 54).

Aunque, como se mencionó, los grados de precisión de las procedencias son variables, los datos sustentan la coexistencia de especies de *Eumysops* durante el Plioceno. Hasta donde se conoce, este es un patrón único entre los octodontoideos, y quizás aún entre los caviomorfos del Plioceno de la pampasia (aunque ver *Microcavia*; Quintana, 1996, fig. 4), cuyos géneros están representados por una única especie, o un único cronomorfo (en linajes continuos), en cada Piso/Edad (e.g. Reig in Marshall *et al.*, 1984: 27, fig. 6; Vucetich y Verzi, 1995; Verzi *et al.* 2002a; Deschamps, 2005; Verzi *et al.*, 2005; Verzi, 2008).

		Localidades										
Unidad Litoestratigráfica	Piso/Edad	Farola Monte Hermoso	Río Quequén Salado, Cascada Grande	Miramar (sensu lato)	Baliza Chica	Fortín 88	A <sup>a</sup> Las Brusquitas	Terrazas del marquesado	Pla. Vorohué	Chapadmalal entre A <sup>o</sup> Lobería y Pla. Vorohué	A <sup>a</sup> Chapadmalal	
	Ensenadense											
Fm. San Andrés	Sanandresense										5/ 3#	
Fm. Vorohué	Vorohuense			1/			1/	1/	5/ 1+ 2#		1/	
Fm. Barranca de los Lobos	Barrancalobense						1/	1/				
Fm. Chapadmalal	Chapadmalalense sup.			19/ 2+	3/	1/ 4+	6/					
Fm. "Irene"	Chapadmalalense inf		1i									
Fm. Monte Hermoso	Chapadmalalense inf	1i 1x										
	Hermosense	1i										
Unidad Litoestratigráfica	Piso/Edad	Playa Sta. Isabel	Baliza San Andrés	Punta San Andrés	Baleario Cruz del Sur	Arroyo Seco	Baleario Siempre Verde	Playa Chapadmalal	A <sup>o</sup> Lobería	Pla. Lobería	Pla. Plataforma	Campamento del Vivero
	Ensenadense											
Fm. San Andrés	Sanandresense	1/ 1+1#	1/ 2#	1/ 1#								
Fm. Vorohué	Vorohuense	1/		5/		4/			6/			
Fm. Barranca de los Lobos	Barrancalobense				2/	1/			1/			
Fm. Chapadmalal	Chapadmalalense sup.				3/		3/	9/ 2+	1/ 1+	8/ 2+	2/ 3+	1/
Unidad Litoestratigráfica	Piso/Edad	Estafeta	Playa Los Lobos	Playa Las Palomas	Pla. Martínez de Hoz	Escalera Barra de Los Lobos	Baliza Caniú	Baleario El Castillo	Playa Los Acantilados-San Carlos	Norte de Mar del Plata, Barrancas Batallón 601		
	Ensenadense									6/		
Fm. San Andrés	Sanandresense											
Fm. Vorohué	Vorohuense											
Fm. Barranca de los Lobos	Barrancalobense											
Fm. Chapadmalal	Chapadmalalense sup.	1/	12/ 3+	6/ 13+	4/ 1+	5/	2/ 5+	1+	1/ 2+			

Figura. 54. Cuadro de distribución estratigráfica, cronológica y geográfica de las especies de *Eumysops* en los afloramientos costeros del sur de la provincia de Buenos Aires. *E. laeviplicatus*, i; *E. formosus*, x; *E. chapadmalensis*, /; *E. gracilis*, +; *Eumysops* sp nov. #. El número que antecede al ícono corresponde a los ejemplares recuperados. Las localidades están ordenadas en sentido sudoeste – noreste (ver Fig. 50). El esquema litoestratigráfico sigue a Kraglievich (1952) y Teruggi *et al.* (1974). El esquema cronoestratigráfico sigue a Cione y Tonni (1995 c).

CAPÍTULO 7

PATRÓN  
EVOLUTIVO

## CAPÍTULO 7

## PATRÓN EVOLUTIVO

7.1 Patrón evolutivo de *Eumysops*

Kraglievich (1965) fue el primero en brindar una interpretación del patrón evolutivo de *Eumysops*. Este autor propuso que *Eumysops* estuvo representado a través de dos series filéticas casi sincrónicas, entre el Montehermosense y el Vorohuense; sólo una de ellas alcanza el Vorohuense superior (=Sanandresense). Estos dos linajes son definidos a través del aumento progresivo de la longitud anteroposterior de los molares superiores.

Como se dijo anteriormente, la comparación de esta hipótesis con los resultados del presente trabajo se ve dificultada por la imposibilidad de revisar la mayoría de los materiales sobre los que Kraglievich basó su propuesta. Más allá de esto, los resultados filogenéticos y bioestratigráficos obtenidos en el presente trabajo sugieren una interpretación diferente del patrón de cambios, más allá de las especies consideradas. Como puede verse en la Fig. 55, las relaciones inferidas entre las especies, y su distribución temporal, sugieren que el patrón de cambios de *Eumysops* involucra al menos cuatro eventos cladogenéticos. La posibilidad de un patrón anagenético no está restringida en el caso de las especies hermanas *E. formosus*-*E. chapalmalensis*; sin embargo, en este clado, la especie más antigua *E. formosus* es claramente más hipsodonte que su posible descendiente *E. chapalmalensis*, lo cual impide la aceptación de una relación de ancestralidad directa.

En un nivel jerárquico menor, algunos cambios morfológicos intraespecíficos han sido detectados a lo largo de la distribución estratigráfica de *E. chapalmalensis* y *E. gracilis*. La primera presenta evidencias de un progresivo aumento de tamaño e hipsodoncia desde el Chapadmalalense al Sanandresense. Asimismo, entre esta dos edades, *E. gracilis* parece mostrar un moderado aumento en el grado de hipsodoncia. Ambos patrones de cambio han sido evaluados cualitativamente, y deben ser cuidadosamente testeados, para lo cual la búsqueda de nuevos materiales es necesaria especialmente en el caso de *E. gracilis*.

De acuerdo a datos biocronológicos, el clado Eumysopinae como es aceptado en este trabajo, tendría una antigüedad mínima cercana a los 7.0 Ma (Mioceno tardío; Verzi *et al.*, 2008 fig. 6; Deschamps *et al.*, 2009). Para este momento, *Pampamys* y el clado *Clyomys*-*Euryzygomatomys* ya estaban representados en el Mioceno tardío del centro y

oeste de Argentina; este último clado, a través del extinto *Theridomysops* (Vucetich, 1995; Vucetich y Verzi, 1996). La cladogénesis de *Eumysops* se registra a partir del Plioceno temprano (tradicionalmente, ca. 5.3 Ma; ver Bioestratigrafía; Fig. 55). Sin embargo, dado que *Pampamys* posee caracteres que impiden su aceptación como ancestro de *Eumysops*, la divergencia de este último debió ocurrir en algún momento durante el Mioceno tardío. Un hemimandíbula inédita del Mioceno tardío de Formación Cerro Azul (GHUNLPam 8088) presenta sugerentes similitudes con *Eumysops* en su morfología molar; lamentablemente, se trata de un material fragmentario, y un estudio más cuidadoso de sus afinidades requiere de nuevos hallazgos.

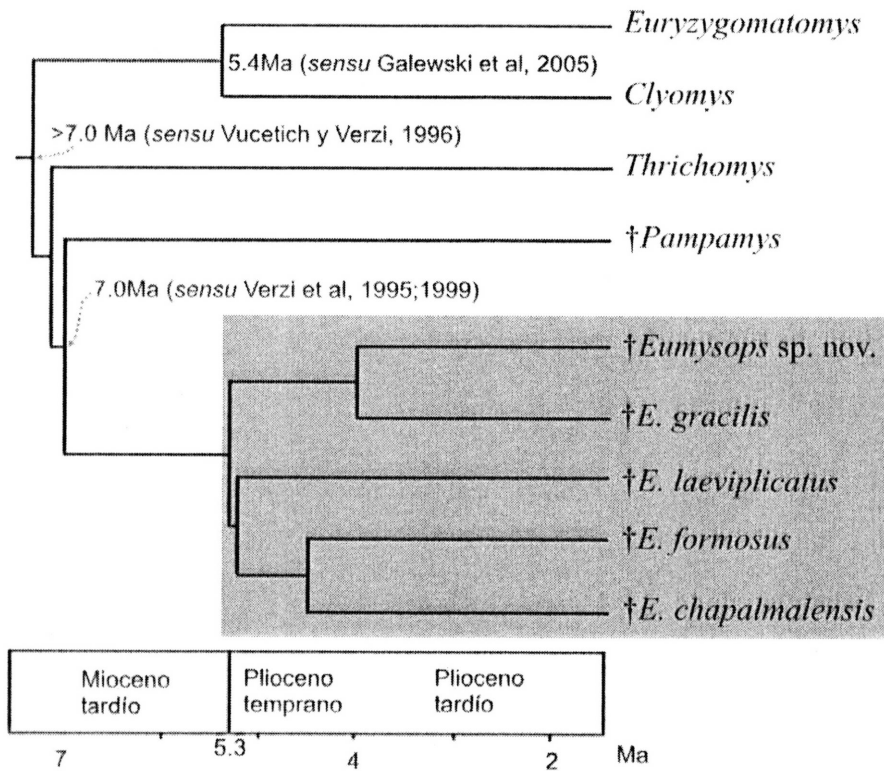


Figura 55. Tiempos de divergencia estimados para eumisopinos sobre la base del registro fósil y reloj molecular para *Clyomys-Euryzygomatomys*.

CAPÍTULO 8

CONCLUSIONES

## CAPÍTULO 8

### CONCLUSIONES

- De acuerdo a las evidencias del análisis comparativo de caracteres craneomandibulares y dentarios, en el contexto de variación de la familia Echimyidae, se propone que el género *Eumysops* está integrado por cinco especies: *E. laeviplicatus* Ameghino, *E. formosus* (Ameghino), *E. chapalmalensis* (Rovereto), *E. gracilis* (Rovereto), y una especie aún no nominada, *Eumysops* sp. nov. Este nuevo esquema sistemático concuerda con propuestas previas en la aceptación de *Proatherura* y *Proaguti* como sinónimos de *Eumysops*, y la no inclusión de 11 especies nominales del Mioceno tardío-Plioceno en este último género.
- La delimitación de especies de este género requiere de la interpretación de una importante variabilidad a distintos niveles jerárquicos (incluyendo el ontogenético) en la morfología craneana y dentaria; a nivel craneano, ésta se evidencia principalmente en la región orbitaria y bóveda; en la morfología dentaria, dicha variabilidad corresponde esencialmente a cambios en la morfología oclusal debidos al desgaste y cierre de flexos/idos.
- La nueva especie reconocida es la más dispar respecto de las restantes especies del género en buena parte de sus caracteres esqueléticos y dentarios. Dichos caracteres distintivos incluyen la morfología de la fosa yugal en el cigoma, de la muesca y cresta masetérica mandibular (ambos vinculados a un mayor desarrollo de los m. maseteros), de los molariformes (especialmente los superiores), y de la cresta gluteal del fémur.
- El género *Eumysops* presenta una combinación única de caracteres primitivos y derivados que permiten definirlo dentro de los Echimyidae. Rasgos derivados en la morfología del incisivo y del rostro sustentan la monofilia del género.
- El análisis filogenético realizado con caracteres morfológicos agrupó los Echimyidae extintos y vivientes analizados en dos grandes clados. Uno de ellos está integrado por géneros de las subfamilias “Echimyinae”, “Dactilomyinae” y Myocastorinae; este clado incluye el extinto “*Eumysops*” *parodii* (Mioceno tardío), y los vivientes *Mesomys*,

*Proechimys* y *Trinomys*, cuyas afinidades siguen siendo interpretadas de modo contradictorio. El clado restante está integrado por *Eumysops* (Plio-Pleistoceno), *Pampamys* (Mioceno tardío), *Thrichomys*, *Clyomys* y *Euryzygomatomys*; este agrupamiento es reconocido en este trabajo como subfamilia Eumysopinae, cuyo sentido más restringido que el tradicional es consistente con algunas propuestas sistemáticas previas.

- Las especies de *Eumysops* se agrupan en dos clados: *E. laeviplicatus* (*E. formosus*-*E. chapalmalensis*) y *E. gracilis*-*Eumysops* sp. nov. La especie *E. laeviplicatus*, registrada en el Montehermosense-Chapadmalalense inferior, habría coexistido con *E. formosus* al menos durante el Chapadmalalense inferior. Las tres especies restantes, más modernas, se registran en el área de Chapadmalal; *E. chapalmalensis* y *E. gracilis* habrían coexistido durante el Chapadmalalense superior-Marplatense, y ambas se registran conjuntamente con *Eumysops* sp. nov. en el Vorohuense-Sanandresense (aún en las mismas localidades); el biocron de las dos primeras se extiende más allá del límite Sanandresense-Ensenadense. Los yacimientos pliocénicos de Farola Monte Hermoso y del área de Chapadmalal no comparten especies de este género. La presencia de *E. laeviplicatus* en el "Irenense" de Cascada Grande sustenta propuestas previas que asignan a esta localidad una antigüedad Montehermosense o Chapadmalalense inferior.
- El patrón de coexistencia de especies de un mismo género en el Plioceno, como el detectado en *Eumysops*, es único entre los octodontoideos, y al menos inusual entre los caviomorfos. En los octodontoideos actuales, la simpatria, y aún microsimpatria, de especies de un mismo género ocurre únicamente en la familia Echimyidae (ver Eisenberg y Redford, 1999: 492-493, 499; exceptuando la condición de parapatria exhibida por algunas especies de *Ctenomys*).
- *Eumysops* representaría el más grande de los equimidos terrestres, tanto extintos como vivientes. Habría tenido hábitos esencialmente epigeos cursoriales, y al menos en *E. chapalmalensis*, *E. gracilis* y *Eumysops* sp. nov., las especializaciones postcraneanas involucran rasgos favorables para el salto, como fuera sugerido en hipótesis previas; de todos modos, ni este género, ni los restantes caviomorfos con hábitos ricochetales facultativos, alcanzaron el grado de especialización morfológica presente en roedores ricochetales de otros subórdenes. La morfología cigomasetérica de *Eumysops* sugiere

que este género, además, pudo haber desarrollado fuerzas a nivel de incisivos potencialmente favorables para la excavación; esto último es especialmente notorio en *Eumysops* sp. nov. Estas características adaptativas, así como la información paleoclimática disponible para el Chapadmalalense superior-Sanandresense, sugieren que este equímido habría estado adaptado esencialmente a ambientes abiertos, áridos o semiáridos, al menos durante dicho lapso. Esto sustenta hipótesis previas que reconocen el clado al que pertenece *Eumysops* como una radiación austral de eumysopinos vinculada al desarrollo de ambientes abiertos en el sur de América del Sur. Lo antedicho, conjuntamente con el biocrón del género, refuta la hipótesis de que la extinción (aún local) de *Eumysops* habría obedecido al incremento de aridez detectado en el Sanandresense.

- La filogenia y distribución temporal de las especies de *Eumysops* sugieren que el patrón evolutivo de este género involucra al menos cuatro eventos cladogenéticos. A diferencia de hipótesis previas, no se detectaron cambios anagenéticos que involucren a más de una de las especies reconocidas. De acuerdo a datos biocronológicos, el Mioceno tardío representa una antigüedad mínima para el clado Eumysopinae propuesto en este trabajo (ca. 7.0 Ma). La cladogénesis de *Eumysops* se registra a partir del Plioceno temprano (tradicionalmente, ca. 5.3 Ma), aunque su divergencia respecto del género hermano *Pampamys* debió ocurrir en algún momento durante el Mioceno tardío.

**BIBLIOGRAFÍA**

- Ackermann, R.R. y J.M. Cheverud. 2004. Morphological integration in Primate Evolution. En: Pigliucci, M., Preston, K. (Eds.), Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes. Oxford University Press, Oxford, 302-319.
- Alberdi, M.T., G. Leone y E.P. Tonni (Eds.). 1995. 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, 423 pp.
- Alho, C.J.R. 1982. Brazilian rodents: their habitats and habits. En: Mares, M.A., Genoways, H. (Eds.), Mammalian Biology in South America. Special Publication, Pymatuning Laboratory of Ecology 6: 143-156.
- Ameghino, F. 1888. Lista de especies de Mamíferos Fósiles del Mioceno Superior de Monte Hermoso, hasta ahora conocidas. Imprenta Coni e hijos, Buenos Aires 1-21.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Actas de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba) 6: 1-1028 y Atlas: 98 láminas.
- Ameghino, F. 1891. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. Revista Argentina de Historia Natural 1 (3): 129-167.
- Ameghino, F. 1899. Sinopsis geológico-paleontológica. Suplemento (adiciones y correcciones), La Libertad, La Plata, 1-13.
- Ameghino, F. 1906. Les Formations Sédimentaires du Crétace Supérieur et du Tertiaire de Patagonie. Anal. Mus. Nac. Buenos Aires: 1-568.
- Ameghino, F. 1908. Las Formaciones Sedimentarias de la Región Litoral de Mar del Plata y Chapadmalal. Anal. Mus. Nac. Buenos Aires: 343-423
- Arnold, S.J. 1983. Morphology, performance and fitness. Amer. Zool. 23:347-361.
- Avila-Pires, F.D. y M.R.C. Wutke. 1981. Taxonomia e evolução de *Clyomys* Thomas 1916 (Rodentia, Echymyidae). Rev. Brasil. Biol. 41: 529-534.
- Barone, R. 1987. Anatomíaacomparada de los mamíferos domésticos. Fascículo I. Tomo I, parte II. Hemisferio sur. Buenos Aires 160 pp.
- Barone, R. 1990. Anatomíaacomparada de los mamíferos domésticos. Fascículo II. Tomo I, parte II. Hemisferio sur. Buenos Aires 428 pp.
- Begall, S. y M.H. Gallardo. 2000. *Spalacopus cyanus* (Rodentia: Octodontidae): an extremist in tunnel constructing and food storing among subterranean mammals. Journal of Zoology, 251: 53-60.
- Berggren, W.A., D.V. Kent, C.C. Swisher III y M.-P. Aubry. 1995. A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy. En: Berggren, W.A., Kent, D.V., Aubry, M.-P.,

- Hardenbol, J. (Eds.), Geochronology, Time Scales and Global Stratigraphic Correlation, Soc. Sediment. Geol. Spec. Publ., vol. 54, pp. 129-212.
- Biknevicius, A.R. 1993. Biomechanical scaling of limb bones and differential limb use in caviomorph rodents. *J. Mamm.* 74: 95-107.
- Biknevicius, A.R., D.A. McFarlane y R.D.E. MacPhee. 1993. Body size in *Amblyrhiza inundata*. *Am. Mus. Nov.* 3079: 1-25.
- Bonaparte, J. 1960. La sucesión estratigráfica de Monte Hermoso (Provincia de Buenos Aires). *Acta Geológica Lilloana* 3: 273-278. Tucumán.
- Bond, M. 1977. Revisión de los Echimyidae (Rodentia, Caviomorpha) de la Edad Huayqueriense (Plioceno medio) de las Provincias de Catamarca y Mendoza. *Ameghiniana* 14:312.
- Bookstein, F.L., B.Chernoff, R.L. Elder, J.M. Humphries, G.R. Smith y R.E. Strauss. 1985. Morphometric in evolutionary biology. Special Publication of the Academy of Natural Science of Philadelphia 15:1-277.
- Bowdich, T.E. 1821. An analysis of the natural classifications of Mammalia, for the use of students and travelers. J. Smith, Paris, 115 pp.
- Brandt, J.F. 1855. Beiträge zur nähern Kenntniss der Säugethiere Russlands. Mémoire de l'Académie impériale des Sciences, St. Petersburg, Physique, Mathématique, et Naturalistique. Séries 6, 9: 1-365.
- Bueno, A.A., M.J. Lapenta, F. Oliveira y J.C. Motta-Junior. 2004. Association of the "IUCN vulnerable" mouse *Clyomys bishopi* (Rodentia: Echimyidae) with palm trees and armadillo burrows in southeastern Brazil. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744)* vol. 52 (4).
- Butler, P.M. 1980. Functional aspects of the evolution of rodents molars. *Paleovertebrata*, Montpellier, Mém. Jubil. R. Lavocat: 249-262.
- Butler, P.M. 1985. Homologies of molar cusps and crests, and their bearing on assessments of rodent phylogeny. En: *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*. W. P. Luckett and J. L. Hartenberger, eds]. Plenum Press: 381-401.
- Campos, C.M., M.F. Tognelli y R.A. Ojeda. 2001. *Dolichotis patagonum*. *Mammalian Species* No. 652, 1-5 pp.
- Candela, A.M. 2005. Los roedores del "Mesopotamiense" (Mioceno tardío, Formación Ituzaingó) de la provincia de Entre Ríos (Argentina). *INSUGEO, Miscelánea* 14: 37-48.
- Candela, A.M. y M. Picasso. 2008. Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): Indicators of locomotor behavior in Miocene porcupines. *J. Morph.* 269:552-593.
- Candela A.M., J.I. Noriega y M.A. Reguero. 2007. The first Pliocene mammals from the northeast (Mesopotamia) of Argentina: biostratigraphic and paleoenvironmental significance. *J. Vert. Paleont.* 27:476-483.

- Canevari, M. y O. Vaccaro. 2007. Guía de mamíferos del Sur de América del Sur. 1a ed. Lola, Buenos Aires. 413 pp.
- Carvalho, G.A.S. y O.L. Salles. 2004. Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). *Zoological Journal of the Linnean Society* 142: 445-477.
- Casinos, A., C.A. Quintana y C. Viladiu. 1993. Allometry and adaptation in the long bones of a digging group of rodents (Ctenomyiinae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 107:107-115.
- Cione, A.L. y E.P. Tonni. 1995a. Chronostratigraphy and "Land-mammal ages" in the Cenozoic of southern South America: Principles, practices and the "Uquian" problem. *Journal of Paleontology*, 69: 135-159.
- Cione, A.L. y E.P. Tonni. 1995b. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico Superior de la región pampeana. 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, Madrid, 12: 49-74.
- Cione, A.L. y E.P. Tonni. 1995c. Los estratotipos de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32: 369-374.
- Cione, A.L. y E.P. Tonni. 1996. Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of Southern South America. Correlation of the type Chapadmalalan with Bolivian sections. *Journal of South American Earth Sciences*, 9 (3-4): 221-236.
- Cione, A.L. y E.P. Tonni. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. In: Tonni, E. P., Cione, A. L. (Eds.), *Quaternary vertebrate paleontology in South America. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12, pp. 23-51.
- Cione, A.L. y E.P. Tonni. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European Vertebrate-Bearing units. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 40, 167-173.
- Cione, A.L., M.M. Azpelicueta, M. Bond, A.A. Carlini, J. Casciotta, M. Cozzuol, M.S. de la Fuente, Z. Gasparini, F.J. Goin, J.I. Noriega, G.J. Scillato-Yané, L. Soibelzon, E.P. Tonni, D.H. Verzi y M.G. Vucetich. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos, eastern Argentina. In: F. Azeñolaza y R. Herbst (eds.) *El Mio-Plioceno Argentino*. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, 14 (1-2): 191-237.
- Cione, A L, E.P. Tonni, M.S. Bargo, M. Bond, A.M. Candela, A.A. Carlini, C.M. Deschamps, M.T. Dozo, G. Esteban, F.J. Goin, C.I. Montalvo, N. Nasif, J.I. Noriega, E. Ortiz-Jaureguizar, J.L. Pascual, J.L. Prado, M.A. Reguero, G.J. Scillato-Yané, L. Soibelzon, D.H. Verzi, E.C. Vieytes, S.F. Vizcaino, y M.G. Vucetich. 2007. Mamíferos continentales del Mioceno tardío

- a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. *Ameghiniana* publ. esp. 11: 257-278.
- CINZ, Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, 2000. Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica. Cuarta Edición, Madrid, 156 pp.
- Collard, M. y B.A. Wood. 2007. Defining the genus *Homo*. In: Henke, W., Tattersall, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, Phylogeny of Hominids*. Springer-Verlag, Berlin, 3, pp. 1575-1610.
- Cracraft, J. 1990. The origin of evolutionary novelties: Pattern and process at different hierarchical levels. En: *Evolutionary Innovations*. M.H. Nitecki, Ed. The University of Chicago Press, Chicago and London: 21-44.
- De Santis, L.J.M., G.J. Moreira y E.R. Justo. 1998. Anatomía de la musculatura branquiométrica de algunas especies de *Ctenomys* Blainville, 1826 (Rodentia, Ctenomyidae): Caracteres adaptativos. *Bol. Soc. Biol. Concepción* 69: 89-107.
- De Santis, L.J.M. y G.J. Moreira. 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. 2005. Late Cenozoic mammal stratigraphy in southwestern Buenos Aires province, Argentina. *Ameghiniana* 42: 733-750.
- Deschamps, C.M., E.C. Vieytes, A.I. Olivares y M.G. Vucetich. 2009. Primer registro de *Cardiatherium chasicoense* (Rodentia, Hydrochoeridae) fuera del área pampeana (Argentina) y su valor bioestratigráfico. *Ameghiniana*, aceptado.
- dos Reis, S.F. y L.M. Pessôa. 2004. *Thrichomys apereoides*. *Mammalian species*. No. 741: 1-5.
- dos Reis, S.F., L.C. Duarte, L.R. Monteiro y F.J. Von Zuben. 2002. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). I. Geometric descriptors and patterns of variation in shape. *Journal of Mammalogy* 83: 333-344.
- Dunnum, J.L y J. Salazar-Bravo. 2004. *Dactylomys boliviensis*. *Mammalian Species*, 745:1-4.
- Eisenberg, J.F. y K.H. Redford. 1999. *Mammals of the Neotropics. The central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brasil*. Vol. 3. The University of Chicago Press. Chicago.
- Elissamburu, A. y S.F. Vizcaíno. 2004. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha), *J. Zool. London* 262: 145-159.
- Emerson, S.B. 1985. Jumping and leaping. En: *Functional Vertebrate Morphology* (M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem y D.B. Wake, Eds.): 58-72, Harvard University Press.
- Emmons, L.H. 1981. Morphological, ecological, and behavioral adaptations for arboreal browsing in *Dactylomys dactylinus* (Rodentia, Echimyidae). *Journal of Mammalogy* 62:183-189.
- Emmons, L.H. 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia, echimyidae) in southeastern Peru. *Tropical Ecology* 23:280-290.

- Emmons, L.H. 2005. A Revision of the Genera of Arboreal Echimyidae (Rodentia: Echimyidae, Echimyinae), With Descriptions of Two New Genera. In: Mammalian Diversification: From Chromosomes to Phylogeography (A Celebration of the Career of James L. Patton). Lacey E.A. y P. Myers Eds. University of California Press, Berkeley. 133: 247-309.
- Emmons, L. y F. Feer. 1997. Neotropical rainforest mammals: a field guide. (Second edition.) University of Chicago Press, Chicago.
- Emmons, L.H. y M.G. Vucetich. 1998. The identity of Winge's *Lasiuromys villosus* and the description of a new genus of echimyid rodent (Rodentia: Echimyidae). American Museum Novitates 3223:1-12.
- Fernández, M.E., A.I. Vassallo y M. Zárate. 2000. Functional morphology and palaeobiology of the Pliocene rodent *Actenomys* (Caviomorpha: Octodontidae): The evolution to a subterranean mode of life. Biol. J. Linnean Soc. 71: 71-90.
- Fidalgo, F., F.O. De Francesco y R. Pascual. 1975. Geología superficial de la llanura bonaerense. Relatorio del VI Congreso Geológico Argentino. Bahía Blanca, 103-108
- Fidalgo, F. y E.P. Tonni. 1982. Observaciones Geológicas y Paleontológicas en las "Barrancas de Monte Hermoso" (Provincia de Buenos Aires). III Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. 19-17. Corrientes.
- Filler, A.G. 1986. Axial carácter seriation in mammals: an historical and morphological exploration of the origin, development, use, and current collapse of the Homology Paradigm. Tesis doctoral, Department of Anthropology, Harvard University. BrownWalker, Boca Ratón. 349pp.
- Frailey, C.D. y K.E. Campbell. 2004. Paleogene Rodents from the amazonian Peru: the Santa Rosa local fauna. En: The Paleogene mammalian fauna of Santa Rosa, amazonian Peru. K.E. Campbell Ed. Science series. 40: 61-69.
- Galewski, T., J.F. Mauffrey; Y.L.R. Leite; J.L. Patton y E.J.P. Douzery. 2005. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia: Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. Molecular Phylogenetics and Evolution 34: 601-615.
- Gardner, A.L. y L.H. Emmons. 1984. Species groups in *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) as indicated by karyology and bullar morphology. Journal of mammalogy 65: 10-25.
- Gavrilov, K. 1959. Curso de anatomía y fisiología comparadas, IV Esqueleto (primera parte). Univ. Nac. Tucumán. 119p.
- Genise, J.F. 1989. Las cuevas de *Actenomys* (Rodentia, Octodontidae) de la Formación Chapadmalal (Plioceno superior) de Mar del Plata y Miramar (Provincia de Buenos Aires). Ameghiniana, 26: 33-42.
- Gingerich, P. D. 1976. Cranial anatomy and evolution of early Tertiary Plesiadapidae (Mammalia, Primates). University of Michigan, Papers on Paleontology, 15: 1-140

- Gingerich, P.D. y B.H. Smith. 1984. Allometric scaling in the dentition of primates and insectivores. En: W. L. Jungers (Ed.), *Size and Scaling in Primate Biology*, Plenum, New York, pp. 257-272.
- Goin, F.J. y U.F.J. Pardiñas. 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 Geol.* 52: 327-359.
- Goin, F.J., U.F.J. Pardiñas y M.J. Lezcano. 1994. Un nuevo resto de Cenoléstido *Pliolestes* Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia) del Plioceno de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 31(1): 15-21.
- Goloboff, P.A. 1993. NONA 2.0, MS-DOS tree-searching program and documentation.
- Goloboff, P.A., J.S. Farris y K.C. Nixon. 1999. TNT: Tree Analysis Using New Technology, Disponible en [www.cladistics.com](http://www.cladistics.com).
- Goloboff, P.A., J.S. Farris y K.C. Nixon. 2003. TNT: Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation. Disponible en <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>.
- Goloboff, P.A., J.S. Farris y K.C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.
- Gonçalves, L.G., M.A. Faria-Correa, A.S. Cunha y T.R.O. Freitas. 2007. Bark consumption by the spiny rat *Euryzgomatomys spinosus* (G. Fisher) (Echimyidae) on e *Pinus taeda* Linnaeus (Pinnaceae) plantatio in South Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21: 260-263.
- Grandcolas, P. y C. D'Haese. 2002. The origin of a 'true' worker caste in termites: phylogenetic evidence is not decisive. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 885-888.
- Grassé, P.-P. 1967. *Traité de Zoologie, Anatomie, systématique, biologie*. Tome 16. Mammifères, Tèguments et Squelette. 1078p.
- Gray, J.E. 1825. Outline of an attempt at the disposition of the Mammalia into tribes and families with a list of the genera appertaining to each tribe. *Ann. Philos.* NS 10: 337-344.
- Greaves, W. S. 1973. The inference of jaw motion from tooth wear facets. *Journal of Paleontology* 47: 1000-1001.
- Hatt, R.T. 1932. The vertebral columns of ricochetal rodents. *Bull. Am. Mus. Nat. His.* 63. 738p.
- Hershkovits, P. 1958. A Geographic Classification of Neotropical Mammals. *Fieldiana Zoology* 36 (6): 581-620.
- Hildebrand, M. 1985. Digging in quadrupeds. In: *Functional Vertebrate Morphology* (M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem y D.B. Wake, Eds.). Harvard University Press 89-109.
- Hildebrand, M. 1988 *Analysis of vertebrate structure*. 3ra edición, Wiley y Sons, New York. 701pp.
- Hill, J.E. 1935. The Cranial foramina on Rodents. *J. Mamm.* 16: 121-128.

- Hopkins, S.S.B. 2008. Reassessing the mass of exceptionally large rodents using toothrow length and area as proxies for body mass. *Journal Mammalogy* 89: 232-243.
- Horovitz, I. 1991. Análisis morfofuncional de la locomoción de *Eumysops* (Mammalia, Rodentia, Echimyidae) del Plio-Pleistoceno de Argentina. Seminario Inédito, Universidad Nacional de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 83 pp.
- Howell, A.B. 1944. Speed in animals, their specialization for running and leaping. University Chicago press. Chicago. 270 pp.
- Jackson, J.E., L.C. Branch y D. Villarreal. 1996. *Lagostomys maximus*. *Mammalian Species*. No 543: 1-6.
- James, R.S., C.A. Navas y A. Herrel. 2007. How important are skeletal muscle mechanics in setting limits on jumping performance? *The Journal of Experimental Biology* 210: 923-933.
- Janis, C.M. 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. En: J. Damuth y B.J. MacFadden (eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 255-300.
- Janis, C.M. 1993. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 467-500.
- Koenigswald, W. von, P.M. Sander, M.B. Leite, T. Mörs y W. Santel. 1994. Functional symmetries in the schmelzmuster and morphology of rootless rodent molars. *Zoological Journal of the Linnean Society* 110: 141-179.
- König, H.E. y H.-G. Liebich. 2005. Anatomía de los animales domésticos. Aparato locomotor. Tomo I. Segunda edición. Editorial Panamericana. 278p.
- 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, J.L. 1945. Un nuevo Roedor del Entrerriano: *Eumysops parodii* n. sp. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 140. Pp. 16-21. Figs. 1-3 Buenos Aires.
- Kraglievich, J.L. 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* 1: 53-70
- Kraglievich, J.L. 1957. Revisión de los Roedores extinguidos del Género "*Eumysops*" Ameghino, 1888, (Nota Preliminar). *Ameghiniana* 1 (3): 37-39.
- Kraglievich, J.L. 1965. Speciation phylétique dans les rongeurs fossiles du genre *Eumysops* Amegh. (Echimyidae, Heteropsomyinae). *Mammalia* 29:258-267.
- Kraglievich, L.J. y O.A. Reig. 1954. Un nuevo prociónido del Plioceno de Las Playas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 9: 210-231p.
- Lacher, T.E. Jr. y C.J.R. Alho. 1989. Microhabitat use among small mammals in the Brazilian Pantanal. *J. Mamm.* 70: 396-401.

- Landry, S.O. Jr. 1957. The interrelationships of the New and Old World Hystricomorph rodents. University of California Publications in Zoology 56: 1-118.
- Lara, M.C. y J.L. Patton. 2000. Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. Zool. J. Linn. Soc, 130: 661-686.
- Lara, M.C., J.L. Patton y M.N.F. Da Silva. 1996. The simultaneous diversification of South American Echimyid rodents (Hystricognathi) based on complete cytochrome b sequences, Mol. Phylogenet. Evol. 5: 403-413.
- Lavocat, R. 1971. Essai sur les relations du maxillaire et du palatin dans la région orbito-temporale des rongeurs. Abh.hess. L.-Amt. Bodenforsch. 60: 117-120.
- Leach, W.J. 1952. Functional anatomy of the mammal. A guide to de dissection of the cat and an introduction tu the structural and funcnional relationship between the cat and man. McGraw-Hill, New York, 276 pp.
- Legendre, P. 2001. Model II regression – user’s guide. De’ partement de sciences biologiques, Université de Montréal. <http://www.fas.umontreal.ca/biol/legendre>.
- Legendre, P. y L. Legendre. 1998. Numerical ecology. (2da ed). Amsterdam: Elsevier.
- Leite, Y.L.R. 2003. The evolution and systematic of Atlantic tree rats, genus *Phyllomys* (Rodentia: Echimyidae), with description of two new species. Berkeley, University of California Publications in Zoology, 118p.
- Leite, Y.L.R. y J.L. Patton. 2002. Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the star phylogeny hypothesis revisited. Mol. Phylogenet. Evol. 25: 455-464
- Lessa, E.P. 1993. Patrones de evolución morfológica en roedores subterráneos americanos. Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay 8: 37-46.
- Lessa, E.P., A.I. Vassallo, D.H. Verzi y M.S. Mora. 2008. Evolution of morphological adaptations for digging in living and extinct ctenomyid and octodontid rodents. Biological Journal of the Linnean Society 95: 267-283.
- Liebich, H.-G. y H.E. König. 2005. Miembros pelvianos. En Anatomía de Animales Domésticos. König H.E. y Liebich H.-G. (eds.) 203-264.
- Mares, M.A. y R.A. Ojeda. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American Hystricognath rodents. In: Mammalian biology in South America (M.A. Mares y H. Genoways, eds.). Special Publication, Pymatuning Lababoratory of Ecology 6: 393-432.
- Marivaux, L., M. Vianey-Liaud y J.-J. Jaeger. 2004. High-level phylogeny of early Tertiary rodents: dental evidence. Zoological Journal of the Linnean Society 142:105-134
- Marshall, L.G. y B. Patterson. 1981. Geology and chronology of the mammal bearing Tertiary of the Valle de Sante María and río Corral Quemado, Catamarca Province, Argentina. Fieldiana, New Series 9: 1-80.

- Marshall, L., R. Hoffstetter y R. Pascual. 1983. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Paleovertebrata. Mém. Extraordinaire*: 1-93.
- Marshall, L.G., A. Berta, R. Hoffstetter, R. Pascual, O.A. Reig, M. Bombin y A. Mones. 1984. Mammals and stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*: 1-76.
- McKenna, M.C. y S.K. Bell. 1997. Classification of mammals above the species level. Columbia University Press, New York.
- Mignone, J.A. 1946. Los sedimentos Arauco-entrerrianos del Quequén Salado. *Bol. Cient. Lujanense* 1: 13-17.
- Miller, G. y J. Gidley. 1918. Synopsis of supergeneric groups of rodents. *J. Washington Acad. Sci.* 8: 431-448.
- Mones, A. 1997. Estudios sobre la familia Dinomyidae, II. Aportes para una osteología comparada de *Dinomys branickii* Peters, 1873 (Mammalia: Rodentia). *Comunicaciones paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 29: 1-40.
- Monteiro, L.R. y S.F. dos Reis. 2005. Morphological evolution in the mandible of spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 43: 332-338.
- Monteiro, L.R., V. Bonato, y S.F. dos Reis. 2005. Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible shape divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae). *Evol. Develop.* 7: 430-440.
- Moore, W.J. 1981. The mammalian skull. Cambridge University Press. Cambridge, 369pp.
- Mora, M., A.I. Olivares y A.I. Vassallo. 2003. Size, shape and structural versatility of the skull of the subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Caviomorpha): Functional and morphological analysis. *Biol. J. Linn. Soc.* 78: 85-96.
- Morgan, C.C. 2008. Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): Form, function and phylogeny. *Mamm. Biol.* (en prensa) doi:10.1016/j.mambio.2008.09.006.
- Morgan, C.C. y D.H. Verzi. 2006. Morphological diversity of the humerus of the South American subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). *J. Mamm.* 87: 1252-1260.
- Morgan, C.C., A.I. Olivares, A. Alvarez y D.H. Verzi. 2007. Myoskeletal specializations for digging in the rodent *Lagostomus maximus* (Caviomorpha, Chinchillidae). *Cienc. Morf.* 9(2): 55.
- Narita, Y. y S. Kuratani. 2005. Evolution of the Vertebral Formulae in Mammals: A Perspective on Developmental Constraints. *Journal of Experimental Zoology. Mol. Dev. Evol.* 304B: 91-106.
- Nevo, E. 1999. Mosaic Evolution of Subterranean Mammals: Regression, Progression and Global Convergence. Oxford University Press. Oxford.

- Novacek, M.J. 1993. Patterns of diversity in the mammalian skull. In J. Hanken and B. K. Hall (eds.), *The Skull*, Univ. Chicago Press, vol. 2, pp.438-545.
- Nowak, R.M. 1991. *Walker's Mammals of the World* (fifth ed.), Johns Hopkins University Press, Baltimore. 1629pp.
- Ogg, J.G., G. Ogg y F.M. Gradstein. 2008. *The Concise Geologic Time Scale*. Cambridge University Press, 184 pp.
- Olivares, A.I., D.H. Verzi y A.I. Vasallo. 2004. Masticatory morphological diversity and chewing modes in South American caviomorph rodents (family Octodontidae). *J. Zool.* 263: 167-177. London.
- Olivares, A.I., D.H. Verzi y M.G. Vucetich. 2005. "*Eumysops*" *parodii*: un octodontoidea (Rodentia, Caviomorpha) de afinidades inciertas del Mioceno tardío del este de Argentina. *Ameghiniana* 42 (4): 74-75R.
- Orgeira, M.J. 1987. Estudio paleomagnético de sedimentos del Cenozoico tardío en la costa atlántica bonaerense. *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 42 (3-4): 362-376.
- 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. *Phys. Earth Planet. Int.* 64: 121-132.
- Orgeira, M.J. 1991. Correlación magnetoestratigráfica de secuencias cenozoicas tardías de la República Argentina y Bolivia. *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 46 (1-2): 127-135.
- Olivares, A.I., D.H. Verzi y M.G. Vucetich. 2005. "*Eumysops*" *parodii*: un octodontoidea (Rodentia, Caviomorpha) de afinidades inciertas del Mioceno tardío del este de Argentina. *Ameghiniana* 42 (4): 74-75R.
- Pascual, R. 1967. Los roedores Octodontoidea (Caviomorpha) de la formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior) de la Provincia de Buenos Aires. *Rev. Mus. La Plata (n. ser.) Paleontología* 5: 259-282.
- Pascual, R. 1984. Late Tertiary mammals of southern South America as indicators of climatic deterioration. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. 2: 1-30. A. Balkema. Rotterdam.
- Pascual R., J. Pisano y E.J. Ortega. 1965. Un nuevo Octodontidae (Rodentia, Caviomorpha) de la Formación Epecuén (Plioceno medio) de Hidalgo (Provincia de La Pampa). Consideraciones sobre los Ctenomyinae Reig, 1958, y la morfología de sus molariformes. *Ameghiniana* 4: 19-30.
- Patterson, B. y R. Pascual. 1968. New echimyid rodents from the Oligocene of Patagonia, and a synopsis of the family. *Mus. Comp. Zool., Breviora* 301:1-14.
- Patterson B.D. y P.M. Velazco. 2008. Phylogeny of the Rodent Genus *Isothrix* (Hystricognathi, Echimyidae) and its Diversification in Amazonia and the Eastern Andes. *J. Mamm. Evol.* 15: 181-201.

- Patterson, B. y A.E. Wood. 1982. Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia and the Relationships of the Caviomorpha. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 149: 371-543.
- Patton, J.L. 1987. Species Groups of spiny rats, Genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). *Fieldiana, Zoology.* 305-345.
- Patton J.L. y L.H. Emmons. 1985. A review of the genus *Isothrix* (Rodentia, Echimyidae). *Am. Mus. Nov.* 2817: 1-14.
- Patton, J.L. y O.A. Reig. 1989. Genetic differentiation among echimyid rodents, with emphasis on spiny rats, genus *Proechimys*. In: *Advances in Neotropical mammalogy.* (K. H. Redford y J. F. Eisenberg, eds). The Sandhill Crane Press, Gainesville: 75-96.
- Patton, J.L., M.N.F. Da Silva y J.R. Malcolm. 2000. Mammals of the rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 244:1-306.
- Pearson, O.P. 1984. Taxonomy and natural history of some fossorial rodents of Patagonia, southern Argentina. *J. Zool.* 202: 225-237.
- Petter, F. 1973. Les noms de genre *Cercomys*, *Nelomys*, *Trichomys* et *Proechimys* (Rongeurs, Echimyides). *Mammalia* 37 (3): 422-426.
- Quintana, C.A. 1996. Diversidad del roedor *Microcavia* (Caviomorpha, Caviidae) de América del Sur. *Mastozool. Neotrop.* 3(1): 63-86.
- Ray, C.E. 1958. Fusion of cervical vertebrae in the Erethizontidae and Dinomyidae. *Mus. Comp. Zool., Breviora* 97: 1-13.
- Reig, O.A. 1950. Sobre nuevos restos de roedores del género *Isomyopotamus* Rov. *An. Soc. Cient. Argent.* Tomo III, 149, 108-118.
- Reig, O.A. 1952. Nuevos datos descriptivos sobre *Chapalmatherium novum* Amegh. *Rev. Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* 1: 105-117.
- Reig, O.A. 1955. Un nuevo género y especie de cenolestinos del Plioceno de la Provincia de Buenos Aires (República Argentina). *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 10: 60-71.
- Reig, O.A. 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. I. Lista faunística preliminar. *Acta Geol. Lilloana* 2: 241-253.
- Reig, O.A. 1970. Ecological notes on the fossorial octodont rodent *Spalacopus cyanus* (Molina) *J. Mamm.* 51 (3): 592-601.
- Reig, O.A. 1978. Roedores cricétidos del Plioceno Superior de la Provincia de Buenos Aires. *Pub. Mus. Mun. Ciencias Nat. de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"* 2, 164-190.
- Reig, O.A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. In: *High Altitude Tropical Biogeography* (Vuilleumier, F., Monasterio, M., Eds.). Oxford University Press, Pp. 404-439.
- Reig, O.A. 1987. An assessment of the systematics and evolution of the Akodontini, with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae: Sigmodontinae). En: *Studies in*

- Neotropical Mammalogy: Essays in Honor of Philip Hershkovitz (B. D. Patterson y R. M. Timm, Eds.), Fieldiana, Zoology, New Series, 39: 347-399.
- Reig, O.A. 1989. Karyotypic repatterning as one triggering factor in cases of explosive speciation. In: Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations (Fontdevila, A. Ed.). Springer-Verlag, Berlin, Pp. 246-289.
- Reig, O.A., J.R. Contreras y M.J. Piantanida. 1965. Estudio morfológico y estadístico en poblaciones del género *Ctenomys* de la provincia de Entre Ríos y de la zona costera bonaerense del Río de La Plata (Rodentia). Physis 25 (69): 161-163.
- Rensberger, J.M. 1973. An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. J. Paleont. 47: 515-528.
- Reynolds, P.S. 2002. How big is a giant? The importance of method in estimating body size of extinct mammals. J. Mamm. 83: 221-232.
- Rocha Barbosa, O., S. Renous y J.-P. Gasc. 1996. Adaptation à la course chez le cobaye *Cavia porcellus* (Mammifere, Rongeur, Caviomorpe). Bull. Soc. Zool. Fr. 121: 115-117.
- Rocha, P.B.L. 1995. *Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from fossil sand dunes in the Brazilian Caatinga. Mammalia 59: 537-549.
- Rocha, P.B.L. y M.T. Rodrigues, 2005. Electivities and resource use by an assemblage of lizards endemic to the dunes of the São Francisco River. Northeastern Brazil. Pap. Avulsos. Dep. Zool. (São Paulo) 45: 261-755.
- Rocha, P.B.L., S. Renous, A. Abourachid y E. Höfling. 2007. Evolution toward asymmetrical gaits in Neotropical spiny rats (Rodentia: Echimyidae): Evidences favoring adaptation. Can. J. Zool. 85: 709-717.
- Rose, K.D. y B.J. Chinnery. 2004. The postcranial skeleton of early Eocene rodents. Bull. Carn. Mus. Nat. Hist. 36: 221-244.
- Rovereto, C. 1914. Los Estratos Araucanos y sus fósiles. An. Mus. Nac. Hist. Nat., 25, Buenos Aires, Pp. 1- 250.
- Rusconi, C. 1930. Evolución craneodental de la nutria (*Myocastor coypus bonariensis*) a través de su desarrollo postembrionario. An. Soc. Cient. Argent. Tomo 110: 5-31.
- Rusconi, C. 1935. Tres nuevas especies de mamíferos del Puelchense de Villa Ballester. Bol. Paleont. Buenos Aires 5: 1-4.
- Rusconi, C. 1936. Nuevo género de roedores del Puelchense de Villa Ballester. Bol. Paleont. Buenos Aires 7: 1-4.
- Samuels, J.X. y B. Van Valkenburgh. 2008. Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. J. Morphol. 269: 1387-1411.
- Schultz, P.H., M.A. Zárate, W. Hames, C. Camilion, J. King. 1998. A 3.3 Ma impact in Argentina and possible consequences. Science 282: 2061-2063.

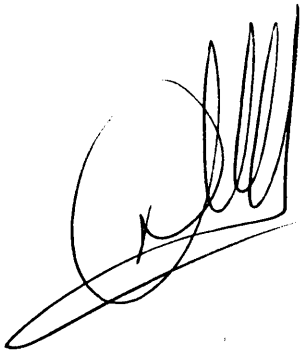
- Seckel, L. y C. Janis. 2008. Convergences in scapula morphology among small cursorial mammals: an osteological correlate for locomotory specialization. *J. Mamm. Evol.* 15: 261-279.
- Shockey, B.J., R. Hitz y M. Bond. 2004. Paleogene Notoungulates from the Amazon Basin of Peru. En: *The paleogene mammalian fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru* (K.E. Campbell, Ed.) Los Angeles, Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Science series. 40: 61-69p.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 85: 1-350.
- Smith, K.K. y K.H. Redford. 1990. The anatomy and function of the feeding apparatus in two armadillos (*Dasypoda*): anatomy is not destiny. *J. Zool.* 22: 1-21.
- Spotorno, A.E., J.P. Valladares, J.C. Marin, R.E. Palma y C. Zuleta. 2004. Molecular divergence and phylogenetic relationships of chinchillids (Rodentia: Chinchillidae). *J. Mamm.* 85: 384-388.
- Stein, B.R. 2000. Morphology of subterranean rodents. En: Lacey, A.E., Patton, J.L., Cameron, G.N. (Eds.), *Life Underground. The Biology of Subterranean Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 19-61.
- Tauber, A.A. 2000. Las Caleras, Provincia de Córdoba, primer yacimiento fosilífero de origen cárstico de Argentina. *Rev. Esp. Paleont.* 15:233-244.
- Teruggi, M.E., R.H. Andreis, M.M. Mazzoni, L.H. Dalla Salda y L.A. Spalletti. 1974. Nuevos criterios para la estratigrafía del cuaternario de las barrancas de Mar del Plata-Miramar. *LEMIT Anales* 2 (268): 133-148.
- Tognelli, M.F., C.M. Campos y R.A. Ojeda. 2001. *Microcavia australis*. *Mamm. Sp.* 648:1-4.
- Tonni, E.P., M.T. Alberdi, J.L. Prado, M.S. Bargo y A.L. Cione. 1992a. Changes of mammal assemblages in the Pampean Region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeogeog., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 95: 179-194.
- Tonni, E.P., J.L. Prado, F. Fidalgo y J.H. Laza. 1992b. El Piso/Edad Montehermosense (Plioceno) y sus mamíferos. *Acta Terceras Jornadas Geológicas Bonaerenses*: 113-118. La Plata.
- Torres-Mura, J. C. and L. C. Contreras. 1998. *Spalacopus cyanus*. *Mamm. Species* 594:1-5..
- Ubilla, M. 2008. Postcranial morphology of the extinct caviine rodent *Microcavia criollensis* (late Pleistocene, South America). *Zool. Linn. Soc.* 154:795-806.
- Ubilla, M. y C. Altuna. 1990. Analyse de la morphologie de la main chez des especes de *Ctenomys* de l'Uruguay (Rodentia, Octodontidae). *Adaptations au fouissage et implications evolutives. Mammalia* 54(1): 107-117.
- Vassallo, A.I. 1998. Functional morphology, comparative behavior, and adaptation in two sympatric subterranean rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). *J. Zool.* 244: 415-427.
- Vassallo, A.I. y D.H. Verzi. 2001. Patrones craneanos y modalidades de masticación en roedores caviomorfos (Rodentia, Caviomorpha). *Bol. Soc. Biol. Concepción* 72: 145-151.

- Vassallo, A.I. y M.S. Mora. 2007. Interspecific scaling and ontogenetic growth patterns of the skull in living and fossil ctenomyid and octodontid rodents (Caviomorpha: Octodontoidea). In: Kelt, D.A., Lessa, E.P., Salazar-Bravo, J., Patton, J.L. (Eds.), *The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson*. University of California Publications in Zoology, California, 134, pp. 945-968.
- Verzi, D.H. 1987. "Consideraciones sobre la función masticatoria en *Ctenomys talarum* Thomas (Rodentia, Octodontidae) en base al desgaste dentario". Terceras Jornadas Argentinas de Mastozoología, Vaquerías (Córdoba), Res. 55.
- Verzi, D.H. 1994. Origen y evolución de los Ctenomyinae (Rodentia, Octodontidae): un análisis de anatomía cráneo-dentaria. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. 2 Tomos: 244 pp.
- Verzi, D.H. 2001. Phylogenetic position of Abalosia and the evolution of the extant Octodontinae (Rodentia, Caviomorpha, Octodontidae). *Acta Theriol.* 46, 243-268.
- Verzi, D.H. 2002. Patrones de evolución morfológica en Ctenomyinae (Rodentia, Octodontidae). *Mastozool. Neotrop.* (Homenaje a Osvaldo A. Reig) 9: 309-328.
- Verzi, D.H. 2008. Phylogeny and adaptive diversity of rodents of the family Ctenomyidae (Caviomorpha): delimiting lineages and genera in the fossil record. *J. Zool.* 274: 386-394
- Verzi, D.H. y A. Alcover. 1990. *Octodon bridgesi* Waterhouse, 1844 (Rodentia: Octodontidae) in the Argentinian living mammalian fauna. *Mammalia* 54(1): 61-67.
- Verzi, D.H. y C.A. Quintana. 2005. The Caviomorph rodents from the San Andrés Formation, east-central Argentina, and global Late Pliocene climatic change. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 219: 303-320
- Verzi, D.H. y C.I. Montalvo. 2008. The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 267: 284-291
- Verzi, D.H. y A.I. Olivares. 2006. Craniomandibular joint in South American burrowing rodents (Ctenomyidae): adaptations and constraints related to a specialised mandibular position in digging. *J. Zool.* 270: 488-501.
- Verzi, D.H., M.G. Vucetich y C.I. Montalvo. 1994. Octodontoid-like Echimyidae (Rodentia): an Upper Miocene episode in the radiation of the Family. *Palaeovertebrata* 23: 199-210.
- Verzi, D.H., M.G. Vucetich y C.I. Montalvo. 1995. Un nuevo Eumysopinae (Rodentia, Echimyidae) del Mioceno tardío de la Provincia de La Pampa y consideraciones sobre la historia de la subfamilia. *Ameghiniana* 32: 191-195.
- Verzi, D.H., C.I. Montalvo y M.G. Vucetich. 1999. Afinidades y significado evolutivo de *Neophanomys biplicatus* (Rodentia, Octodontidae) del Mioceno tardío-Plioceno temprano de Argentina. *Ameghiniana* 36: 83-90.

- Verzi, D.H., C.M. Deschamps y M.G. Vucetich. 2002a. Sistemática y antigüedad de *Paramyocastor diligens* (Ameghino, 1888) (Rodentia, Caviomorpha, Myocastoridae). *Ameghiniana* 39: 193-200.
- Verzi, D.H., E.P. Tonni, O.A. Scaglia y J.O. San Cristobal. 2002b. The fossil record of the desert-adapted South American rodent *Tympanoctomys* (Rodentia, Octodontidae). Paleoenvironmental and biogeographic significance. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 179: 149-158.
- Verzi, D.H., E.C. Vieytes y C.I. Montalvo. 2004. Dental evolution in *Xenodontomys* and first notice on secondary acquisition of radial enamel in rodents (Rodentia, Caviomorpha, Octodontidae). *Geobios* 37: 795-806.
- Vizcaíno, S.F., M.S. Bargo y G.H. Cassini. 2006. Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biological features in fósil xenarthrans. *Ameghiniana* 43:11-26.
- Vrba, E.S., G.H. Denton, T.C. Partridge y L.H. Burckle (Eds.). 1995. *Paleoclimate and Evolution with Emphasis on Human Origins*. Yale Univ. Press, New Haven. ppp
- Vucetich, M.G. 1975. La anatomía del oído medio como indicadora de relaciones sistemáticas y filogenéticas en algunos grupos de roedores Caviomorpha. *Actas I Congreso Argentino Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán, Argentina* 2: 477-494.
- Vucetich, M.G. 1995. *Theridomysops parvulus* (Rovereto, 1914), un primitivo Eumysopinae (Rodentia, Echimyidae) del Mioceno tardío de Argentina. *Matozool. Neotrop.* 2: 167-172.
- Vucetich, M.G. y D.H. Verzi. 1992. Las Homologías en los diseños oclusales de los roedores Caviomorpha: un modelo alternativo. *Matozool. Neotrop.* 1:61-72.
- Vucetich, M.G. y D.H. Verzi. 1995. Los Roedores Caviomorpha. En "Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años" (M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni, eds.) *Monograf. Mus. Cienc. Nat. Madrid* 12: 213-225.
- Vucetich, M.G. y D.H. Verzi. 1996. Un nuevo Eumysopinae (Rodentia, Echimyidae) de la "Formación" Irene (Chapadmalalense inferior?) y la diversidad de la subfamilia. *Actas IV Jornadas Geológicas Geofísicas Bonaerenses* 1: 15-22.
- Vucetich, M.G., D.H. Verzi y E.P. Tonni. 1997. Paleoclimatic implications of the presence of *Clyomys* (Rodentia, Echimyidae) in the Pleistocene of central Argentina. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 128: 207-214.
- Vucetich, M.G. y D.H. Verzi. 1999. Changes in diversity and distribution of the caviomorph rodents during the late Cenozoic in southern South America. In: *Quaternary Vertebrate Palaeontology in South America*. (E.P. Tonni y A.L. Cione, eds). *Quat. South Am. and Antarct Peninsula* 12: 207-223.
- Vucetich, M.G. y A.G. Kramarz. 2003. New Miocene rodents of Patagonia (Argentina) and their bearing in the early radiation of the octodontiform octodontoids. *J. Vert. Paleont.* 23 (2): 435-444.

- Vucetich, M.G., E.C. Vieytes, D.H. Verzi, J. Noriega y E.P. Tonni. 2005. Unexpected primitive rodents in the quaternary of Argentina. *J. South Am. Earth Sci.* 20:57-64.
- Vucetich, M.G., A.A. Carlini, E.C. Vieytes y M.E. Pérez. En prensa. The rodents from La Cantera and the early evolution of caviomorphs in South America. En: *The Paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia.* (M.G. Vucetich, A.A. Carlini y R.H. Madden, Eds). Cambridge University Press.
- Wahlert, J.H. 1984. *Kirkomys*, a new Lorentiamyid (Rodentia, Geomyoidea) from the Whitneyan of Sioux County, Nebraska. *Am. Mus. Nov.* 2793.
- Weisbecker, V. y S. Schmid. 2007. Autopodial skeletal diversity in hystricognath rodents: Functional and phylogenetic aspects. *Mamm. Biol.* 72: 27-44.
- Wilkins, K.T. y L.L. Cunningham. 1993. Relationship of cranial and dental features to direction of mastication in tuco-tucos (Rodentia: Ctenomys). *J. Mamm.* 74: 383-390.
- Wilson, R.W. 1935a. Cricetine-like rodents from the Sespe Eocene of California. *PNAS* 21(1): 26-32.
- Wilson, R.W. 1935b. *Simimys*, a new name to replace *Eumysops* Wilson, preoccupied. A correction. *PNAS* 21(3): 179-180.
- Wood, B.A. y M.C. Collard. 1999. The human genus. *Science* 284: 65-71.
- Wood, A.E. y B. Patterson. 1959. The Rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the Beginings of South American Rodent Evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 120 (3): 281-428.
- Wood, A.E. y R.R. White. 1950. The myology of the Chinchilla. *J. Morphol.* 86 (3): 547-597.
- Woods, C.A. 1972. Comparative myology of jaw, hyoid and pectoral appendicular regions of New and Old World hystricomorph rodents. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 147: 115-198.
- Woods, C.A. 1982. The history and classification of South American hystricognath rodents: Reflections on the far away and long ago. In: *Mammalian Biology in South America.* (M.A. Mares and H. Genoways, eds.). Special Pub. Pymatuning Lab. of Ecol. 6: 377-392
- Woods, C.A. 1993. Suborder Hystricognathi. En: *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference.* (D.E. Wilson y D.M. Reeder Eds). Smithsonian Institution Press, Washington: 771-806.
- Woods, C.A. y E.B. Howland. 1979. Adaptive radiation of capromyid rodents: anatomy of the masticatory apparatus. *J. Mamm.* 60: 95-116.
- Woods, C.A. y C.W. Kilpatrick. 2005. Infraorder Hystricognathi Brandt, 1855. En *Mammal species of the World* (Wilson, D.E. y Reeder, D.M. Eds). Baltimore: Johns Hopkins University Press. 1538-1600.
- Woods, C.A. y B. Mckeen. 1989. Convergence in New World porcupines and West Indian hutías: an analysis of tooth wear, jaw movement, and diet in rodents. In *Advances in Neotropical mammalogy* (Redford, K.H. y Eisenberg, J.F. Eds). Gainesville, FL: Sandhill Crane Press. 97-124.

- Woods, C.A., L. Contreras, G. Willner-Chapman y H.P. Whidden. 1992. *Myocastor coypus*. Mamm. Sp. 398: 1-8.
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas y K. Billups. 2001. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. Science 292: 686-693.
- Zárate, M.A. y J.L. Fasano. 1989. The Plio-Pleistocene record of the central eastern pampas, Buenos Aires Province, Argentina: The Chapadmalal case study. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 72: 27-52.
- Zavala, C.A. 1993. Estratigrafía de la localidad de Farola Monte Hermoso (Plioceno-Reciente). 10<sup>a</sup> Congreso Geológico Argentino y segundo Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Actas II: 228-235.
- Zavala, C.A. y E. Navarro. 1993. Depósitos fluviales en la formación Monte Hermoso (Plioceno inferior-medio). Provincia de Buenos Aires. 10<sup>a</sup> Congreso Geológico Argentino y segundo Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Actas II: 236-244.



ANEXOS

APÉNDICES

## APÉNDICE I. ESPECIES EXTINTAS: MATERIALES Y PROCEDENCIA

ESPECÍMEN	DESCRIPCIÓN	LOCALIDAD	PROCEDENCIA LITOESTRATIGRÁFICA	PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA Y CRONOLÓGICA
<b><i>Eumysops laeviplicatus</i></b>				
MACN A T 1623	Porción de cráneo con ambas series dentarias completas	Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, Plioceno temprano
MACN A 1626	Maxilar con DP4-M1	Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, Plioceno temprano
MACN Pv 7322	Porción de rama mandibular izquierda con m1-3	Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, Plioceno temprano
MACN Pv 7337	Porción de maxilar con DP4	Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, Plioceno temprano
MACN Pv 7339	Porción de maxilar con M1-2	Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, Plioceno temprano
MACN Pv 7314	Porción de rama mandibular con DP4-M1-2	Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, Plioceno temprano
MACN Pv 9560	Porción de rama mandibular con dp4-m1	Monte Hermoso.	Fm. Monte Hermoso, Div inferior Hermosense	Fm. Monte Hermoso; Montehermosense; Plioceno temprano
MACN Pv 7663	Rama mandibular izquierda con i1 y dp4-m1	Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, Plioceno temprano
MLP 48-XII-16-234	Paladar con P4-M3 izquierdo y P4-M2 derecho	Monte Hermoso.	Fm. Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, Montehermosense, Plioceno temprano
MLP 48-XII-16-233	Rama mandibular derecha con serie dentaria completa	Monte Hermoso.	Fm. Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, Montehermosense, Plioceno temprano
MMP 857-M	Región anterior de cráneo con i1, molariformes excepto m3 derecho, mandíbula con molariformes, cubito y húmero izquierdos, esternón	Monte Hermoso, Farola Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, ??, Plioceno temprano
MD 1 provisorio	Rama mandibular con m1-2	Monte Hermoso, Farola Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, limolitas claras	Fm. Monte Hermoso, Chapadmalalense temprano, Plioceno temprano
MLP 60-X-4-61	Cráneo casi completo con ambas series dentarias completas	Cascada Grande, Río Quequén Salado	"Fm." Irene	"Fm. Irene"; Irenense; Plioceno temprano
<b><i>Eumysops formosus</i></b>				
MACN A T 7327	Porción de cráneo con ambas series dentarias completas	Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, Plioceno temprano
MACN Pv 7313	Porción de rama mandibular izquierda con dp4-m1-2	Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, Plioceno temprano
MACN Pv 7315	Porción de rama mandibular izquierda con series dentaria completa	Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, Plioceno temprano
MD 9 provisorio	Porción mandibular con m1	Monte Hermoso	Fm. Monte Hermoso, limolitas claras	Fm. Monte Hermoso, Chapadmalalense temprano, Plioceno temprano
<b><i>Eumysops chapadmalensis</i></b>				
MLP T15-20a	Maxilar izquierdo con serie de molares completos y hemimandíbula con m1-m3	Barrancas costeras de Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 98	Gran porción de cráneo con la dentadura completa	Playa Chapadmalal.	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 99	Mitad izquierda de cráneo con parte de la dentición. Hueso del oído medio	Playa de los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 100	Región anterior de cráneo con dentición; fémur, tibias, resto distal de húmero, fragmentos de pelvis, ulna, radio, esqueleto de manos y pies	Chapadmalal. Playa Los Acanuilados	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 101	Cráneo completo y Atlas	Playa del Barco	Fm. Barranca de Los Lobos	Fm. Barranca de Los Lobos
MACN Pv 5798	Porción de cráneo con un incisivo, cuatro molares del lado izquierdo y dos del derecho; ambos fémures; una tibia; una rama mandibular con el incisivo; porciones de la pelvis un calcáneo y metatarsiano	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío

ESPECÍMEN	DESCRIPCIÓN	LOCALIDAD	PROCEDENCIA LITOESTRATIGRÁFICA	PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA Y CRONOLÓGICA
MACN Pv 5834	Porciones de ambas ramas mandibulares con los incisivos y parte de la dentadura	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 5839	Rama mandibular izquierda con los molares	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 5911	Rama mandibular derecha con la dentadura; espécimen algo joven	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 6011	rama mandibular completa	Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 6076	Porción de cráneo y mandíbula con molares; fémur, tibia y fragmentos	Chapadmalal. Arroyo de los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 6441	Rama mandibular derecha con la dentadura	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 6653	Rama mandibular izquierda con los molares	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 6657	Porción de maxilar con molares	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 6658	Rama mandibular izquierda con la dentadura	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 10011	Rama mandibular izquierda con la dentadura y fragmento de maxilar con dos molares aislados	Miramar. Costa Atlántica entre Brusquitas y Punta Vorohué	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 10030	Porción de rama mandibular, con incisivo y dos molares	Miramar. Costa Atlántica entre Brusquitas y Punta Vorohué	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 10056	Rama mandibular con parte del incisivo y tres molares	Miramar. Costa Atlántica. Entre Durazno y Brusquitas	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 10208	Paladar con los molares	Chapadmalal (sensu lato)	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 10279	Porción de cráneo	Chapadmalal (sensu lato)	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 10297	Parte de cráneo con incisivos y molares	Chapadmalal (sensu lato)	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 10334	Rama mandibular con los molares	Campo Chapadmalal. Entre Arroyo Lobería y Arroyo Seco	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 10346	Porción anterior de cráneo con toda la dentadura	Campo Chapadmalal. Entre Arroyo Lobería y Arroyo Seco	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 10396	Maxilar con los molares y los dos incisivos	Chapadmalal	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 10935	Rama mandibular con todos los dientes	Miramar	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 10963	Porción posterior de cráneo con los molares, porción de rama mandibular con los molares y sacro.	Miramar	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 10976	Rama mandibular, casi completa	Miramar	Sin datos	Sin datos
MACN A 11657	Dos porciones mandibulares con molares			
MACN Pv 14287	Porción derecha de cráneo	Chapadmalal	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 16808	Parte posterior de cráneo	Miramar. Barrancas al Norte	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 17297	Rama mandibular derecha algo incompleta atrás con todos los dientes y porción anterior del I1 izquierdo con un trocito de pared alveolar	Miramar. Borde S. del displayado al S. de la desembocadura del A° Las Brusquitas (extremo N. de Barranca Parodi).	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17364	Un molar superior aislado	Chapadmalal. 200 m. al S. de la primer punta que hay al N. de Punta Lobería	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17574	Porción de rama mandibular derecha con dp4 - m3	Chapadmalal.	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué ?, Plioceno tardío

ESPECÍMEN	DESCRIPCIÓN	LOCALIDAD	PROCEDENCIA LITOESTRATIGRÁFICA	PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA Y CRONOLÓGICA
MACN Pv 17765	Rama mandibular izquierda incompleta	Chapadmalal. Al N. de Punta Lobería, frente al vivero Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17778	Gran porción de cráneo, atlas, dos vértebras lumbares, diáfisis de tibia izquierda	Chapadmalal. Barranca de Los Lobos. Primera punta al S. de playa Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17790	Rama mandibular y porción de pelvis	Chapadmalal. Al S.W. de Punta Martínez de Hoz	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17791	Rama mandibular incompleta	Chapadmalal. Playa Los Lobos. Al Norte	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17804	Paladar con molares	Chapadmalal. Cerca de Martínez de Hoz	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17819	Porción mandibular con molares	Chapadmalal. Playa de los Lobos	Fm. Barranca de Los Lobos	Fm. Barranca de Los Lobos
MACN Pv 17868	Rama mandibular y otros restos del esqueleto	Chapadmalal. Playa de los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17869	Rama mandibular	Chapadmalal. Punta entre playa Lobería y Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17891	Molares	Chapadmalal. Entre Playa Las Palomas y Playa Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 18082	Porción maxilar con molares y parte de rama mandibular con dientes	Arroyo Lobería. 300 m. al Sur	Fm. Barranca de Los Lobos	Fm. Barranca de Los Lobos
MACN Pv 19300	Molar	Playa Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19302	Maxilar izquierdo con P4 - M2	Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19312	Fragmento rama mandibular derecha con m1 - m2, pm., inc.	Chapadmalal. Playa Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19324	Resto de cráneo con P4 - M3	Chapadmalal. Playa Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19357	Maxilar derecho con P4 - M3	Arroyo Seco. Al Sur	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MACN Pv 19470	Porción anterior de la rama mandibular con inc. p4 - m1	Chapadmalal. Punta Lobería	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19475	Resto anterior de rama mandibular derecha con toda la dentición	Chapadmalal. Playa Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19698	Fragmento maxilar derecho con P4-M1	Chapadmalal. Entre Arroyo Lobería y Punta Vorohué.	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés, Sanandresense, Plioceno tardío
MACN Pv 19699	Rama mandibular izquierda con m1-3	Chapadmalal. Entre Arroyo Lobería y Punta Vorohué.	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés, Sanandresense, Plioceno tardío
MACN Pv 19703	Rama mandibular izquierda con m1-2	Chapadmalal. Entre Arroyo Lobería y Punta Vorohué.	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés, Sanandresense, Plioceno tardío
MACN Pv 19704	Fragmento maxilar izquierdo con P4-M1	Chapadmalal. Entre Arroyo Lobería y Punta Vorohué. s	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés, Sanandresense, Plioceno tardío
MACN Pv 19705	Serie p4 - m2	Chapadmalal. Entre Arroyo Lobería y Punta Vorohué. s	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés, Sanandresense, Plioceno tardío
MLP 15-18a	Mandíbula	Barrancas costeras de	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío

ESPECÍMEN	DESCRIPCIÓN	LOCALIDAD	PROCEDENCIA LITOESTRATIGRÁFICA	PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA Y CRONOLÓGICA
		Chapadmalal		
MLP 15-21a	Hemimandíbula com m1-m3	Barrancas costeras de Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 48-IV-14-1	max der c/ DP4-M1	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 48-IV-22-1	mand izq c/dp4-m3 y paladar completo	Miramar. A° Las Brusquitas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 48-IV-22-2	mand izq c/dp4-m3 y molar sup aislado	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 48-IV-22-3	mand izq c/m1-3	Miramar?	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 48-IV-22-4	mand der c/dp4-m3	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 48-IV-27-2	mand izq c/m2	Miramar. Baliza Chica	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 48-IV-27-3	mand izq c/dp4-m2	Miramar. Entre El Durazno y Las Brusquitas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 48-IV-27-7	mand c/2 molariformes	Miramar?	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 48-IV-27-8	mand der c/m1	Miramar?	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 49-IX-7-2	Cráneo con DP4-M3 der, M1-M3 izq.	Va. Miramar	"Eopampeano"	"Eopampeano"
MLP 51-VI-11-48	max izq c/DP4-M2	Playa Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 52-IX-27-55	mand izq c/dp4-m3	Miramar. Baliza Chica	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 52-IX-27-56	mand der c/m1-2	Miramar. Baliza Chica	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 56-X-17-2	mand der c/m1-3	Chapadmalal	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MLP 58-IX-3-23	mand der c/m1-3	Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal ? Chapadmalalense?
MLP 62-VII-27-130	mand der y 1 molariforme	Barancas entre M del Plata y Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 62-VII-27-76	mand der c/dp4-m3	Miramar. A° Las Brusquitas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 62-VII-27-78	mand der c/m1-3	Barrancas entre M del Plata y Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 63-IX-25-11	mand c/molariforme	SW Baliza Chica (techo)	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno tardío
MLP 71-II-11-13	mand der c/2 molariformes (falta diente suelto)	Mar del Plata. SW campamento lobería	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 84-XII-3-44	mand der c/DP4-M3	Mar del Plata. Sur de balneario Cruz del Sur	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 84-XII-3-46	mand izq c/m1-3	Mar del Plata. Sur de balneario Cruz del Sur	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 84-XII-3-48	mand der c/m1-3	Mar del Plata. Entre balneario Siempre Verde y Luna Roja	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 84-XII-3-49	mand izq c/dp4-m1 y 2 bulas	Barranca de los lobos		
MLP 84-XII-3-51	max der c/M1-2	Mar del Plata. Balneario Siempre Verde	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 88-VII-5-2	mand izq c/dp4-m3	Miramar. Complejo turístico Poder Judicial.	Sin datos	Sin datos
MLP 88-VII-5-5	frag. paladar DP4-M3 izq. y DP4-M2 der	Miramar. Complejo turístico Poder Judicial.	Sin datos	Sin datos
MLP 88-VII-5-7	3 molariformes	Miramar. Complejo turístico Poder Judicial.	Sin datos	Sin datos
MLP 91-II-20-3	mand izq c/serie completa	Bca de los lobos, base del mirador	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío

ESPECÍMEN	DESCRIPCIÓN	LOCALIDAD	PROCEDENCIA LITOESTRATIGRÁFICA	PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA Y CRONOLÓGICA
MLP	91-II-20-9	Frag mand izq c/p4-m3	Playa Las Palomas	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	91-IV-5-209	4 dientes aislados y otros	?	Sin datos
MLP	91-IV-5-228	mand der c/dp4-m2	Entre Fortín 88 y Bca de los lobos	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	91-IV-6-11	mand der c/m3	Chapadmalal, entre campamento y escalera del túnel	Sin datos
MLP	91-IV-6-13	mand izq c/dp4-m3	A° Seco, sector antenas militares	Fm. Barranca de Los Lobos
MLP	91-IV-6-14	mand izq c/dp4-m1 y resto mand der c/l	Barranca Parodi	
MLP	91-IV-6-15	2 mand der c/serie completa	Cruz del Sur	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	91-IV-6-16	rostro c/l-M1-3 y huesos largos y 1 molar Actenomys	Chapadmalal, entre campamento y escalera del túnel	Sin datos
MLP	91-IV-6-2	Hemimandib izq, dp4 izq y der, DP4	N de A° Las Brusquitas, Miramar	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MLP	91-IV-6-3	max izq c/DP4-M1 . mand izq c/dp4-m3	El Marquesado S	Fm. Barranca de Los Lobos
MLP	91-IV-6-5	mand der c/ dp4-m1	Terrazas del Marquesado S	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MLP	91-IV-6-6	mand der c/dp4-m2 y molar aislado	Cruz del Sur	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MLP	91-IV-6-7	mand izq c/m1-2	Terrazas del Marquesado S	Sin datos
MLP	91-IV-6-9	mand der c/m1-2	Playa Santa Isabel N	Fm. San Andrés
MLP	94-VI-5-7a	paladar con DP4-M1 der y 1 molar aislado	Playa Las Palomas	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	95-IX-4-22	Bula auditiva y m3	Playa Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	96-II-2-1	Cráneo	Bal. Cruz del Sur	Fm. Vorohué
MLP	97-IV-1-2	mand izq c/dp4-m3	Barranca Parodi Miramar	Sin datos
MLP	97-V-1-3	mand der c/dp4-m1	La Estafeta, 300 m N de la bajada.	Sin datos
MLP	97-V-1-6	Cráneo	La Estafeta 350m al N de la escalera.	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	97-V-1-7	Molar	La Estafeta, 5 m S de escalera	Sin datos
MLP	99-X-25-1	Fragmento mandíbula der. c/molares e incisivo	Playa Santa Isabel,	Fm. San Andrés
MLP	03_1	Mandíbula		Sin datos
MLP	03_5	Mandíbula		Sin datos
MMP	69-S	Maxilar con ambas series dentarias	Bca. al SO de Arroyo Seco	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP	63-S	Cráneo sin el arco cigomático izquierdo ni el Dp4 izquierdo.	Escalera de B de Los Lobos	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	194-S	Cráneo sin el arco cigomático derecho ni los nasales.	350 m al norte del Arroyo Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	212-S	Rama mandibular izquierda con p4-m3	Punta Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP	349-S	Fragmento derama mandibular izquierda con P4-M2.	100 m al N de Punta Martinez de Hoz	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	363-M	Rama mandibular izquierda con toda la dentición	Brancas de Mar del Plata	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	369-S	Ambas ramas mandibulares con series dentarias completas excepto p4 derecho	Punta Lobería	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	399-M	Cráneo	Barranca de Los Lobos	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	404-M	Rama mandibular izquierda con i1 y m3, Rama mandibular derecha con p4-m2	4500 m al N de Canada Chapar	Fm. Barranca de Los Lobos
MMP	406-S	Porción de rama mandibular derecha con p4-m3, femur, dos metapodios y dos falanges	Arroyo Lobería	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío

ESPECÍMEN	DESCRIPCIÓN	LOCALIDAD	PROCEDENCIA LITOESTRATIGRÁFICA	PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA Y CRONOLÓGICA
MMP 405-M	Porción de rama mandibular derecha con i1, p4, dos incisivos, pelvis, fémur y tibia	4500 m al N de Cañada Chapar	Fm. Barranca de Los Lobos	Fm. Barranca de Los Lobos, Barrancalobense, Plioceno Tardío
MMP 406-M	Rama mandibular izquierda con IM3.	4500 m al N de Cañada Chapar	Fm. Barranca de Los Lobos	Fm. Barranca de Los Lobos
MMP 408-S	Porción de rama mandibular derecha con dp4-m	SO de Arroyo Lobería	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 412-S	Rama pélvica derecha	Punta Plataforma	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 415-M	Paladar con DP4-M3, derechos y M1-M3 izquierdos	NE de Playa de Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 429-S	Rama mandibular derecha con m1-m3 y fragmento de tibia	NE de Arroyo las Brusquitas	Fm. Barranca de Los Lobos	Fm. Barranca de Los Lobos
MMP 435-S	Rama mandibular derecha incompleta con todos los molares	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar	Sin datos	Sin datos
MMP 441-S	Rama mandibular derecha con series dentarias completas.	NE de Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 446-S	Rama mandibular derecha incompleta con ambas series dentarias completas	Barranca de Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 454-S	Rama mandibular derecha incompleta con raíces de p4-m3	S de Playas Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 455-S	Rama pélvica derecha	Primer Barranca al SO de Arroyo Lobería	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 456-M	Rama mandibular derecha con i1-m3	Playa Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 467-S	Porción mandibular izquierda con i1-m2	Barranca al SO de Punta Vorohué	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 490-S	Rama mandibular derecha incompleta con ambas series dentarias completas	Barrancas al NE de Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 521-M	Maxilares con M1-M3	Playa Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 547-M	Ambas ramas mandibulares con i1-m3	Playa Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 557-M	maxilares con DP4-M3, izquierdos DP4 y M2-M3 derechos	Punta San Andrés	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés
MMP 563-M	Rama mandibular izquierda con i1-m3	Playa Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 567-S	Mandíbula con series dentarias completas	Punta San Andrés	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 568-S	Porciones de las ramas mandibulares con dp4-m3 y maxilar izquierdo con dp4-m3	Punta San Andrés	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 591-M	Rama mandibular derecha con i1-m3	NE de Punta San Andrés	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 592-M	Rama mandibular derecha con i1-m2	NE de Punta San Andrés	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 595-M	Rama mandibular izquierdo	Playa Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 603-M	Ramas con i1-m2, astragalo, calcaneo, premaxilares con tibia derecha	Baliza Caniu	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 622-M	Maxilares con I1, M3	NE de Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 623-M	Rama mandibular izquierda incompleta con series dentarias completas	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar	Sin datos	Sin datos
MMP 624-M	Rama mandibular izquierda incompleta con series dentarias completas	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar	Sin datos	Sin datos
MMP 625-M	Rama mandibular izquierda incompleta con i1, m2	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar	Sin datos	Sin datos
MMP 626-M	Rama mandibular derecha incompleta con dp4-m1	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar	Sin datos	Sin datos
MMP 627-M	Rama mandibular izquierda incompleta con series dentarias completas	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar	Sin datos	Sin datos

ESPECÍMEN	DESCRIPCIÓN	LOCALIDAD	PROCEDENCIA LITOESTRATIGRÁFICA	PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA Y CRONOLÓGICA
MMP 634-M	Rama mandibular izquierda incompleta con i1, m1	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar	Sin datos	Sin datos
MMP 635-M	Rama mandibular izquierda incompleta con i1, m3	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar	Sin datos	Sin datos
MMP 668-S	Rama mandibular con m1	Base de la Barranca de Baliza Caniu	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 728-S	Maxilares con I1, M3, premaxilar con I1	SO DE Punta Vorohué	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 729-S	Rama mandibular izquierda con series dentarias completas.	SO DE Punta Vorohué	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 765-S	Rama mandibular derecha con series dentarias completas.	Punta Lobería,	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 775-M	Rama mandibular izquierda incompleta con dp4-m3	Punta Lobería,	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 781-S	Rama mandibular izquierda con i1, m3	Punta Lobería,	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 781-M	Rama mandibular derecha con i1, m3	Punta Lobería,	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 791-M	Porción de cráneo con M2 derecho y M2-M3 izquierdo	200 m al S de Playa Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 792-S	Rama mandibular izquierda con dp4-m3	SO de Arroyo Lobería	Sin datos	Sin datos
MMP 832-M	Cráneo sin occipitales con ambas ramas mandibulares	Escalera de Barranca de Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 834-M	Cráneo casi completo	Playa Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 839-M	Cráneo casi completo	Farola San Andrés	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés
MMP 1053-M	Cráneo sin la región occiital y mandíbula completa	Punta Vorohué	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 1057-M	Cráneo sin el rostro con todos los molariformes y rama mandibular izquierda con i1, m3	SO de Arroyo Lobería	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 1216-M	Maxilar con ambas series, dp4-m2	Punta Martínez de Hoz	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 1222-M	Porción anterior de cráneo, rama mandibular	Punta San Andrés	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 1259-M	Porción de cráneo con ambas series, i1, m3.	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 1328-M	Cráneo sin el arco cigomático derecho	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 1331-M	Cráneo incompleto con todos los molares	Arroyo Lobería	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 1332-M	Rama mandibular izquierda con dp1-m3	Arroyo Las Brusquitas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 1362-M	Cráneo incompleto, dos fémures, tibia	Playa Las palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 1627-M	Rama mandibulares con i1, m1	Arroyo Las Brusquitas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 1670-M	Cráneo sin occipital, ni arco cigomático dercho, rama mandibular izquierda con i1-m3	Playa Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 1676-M	Rama mandibular derecha con i1, m3	Playa Chapadmalal	Sin datos	Sin datos
MMP 1710-M	Rama mandibular izquierda con dp1-m3.	Arroyo Seco	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 1716-M	Molares e I1	Arroyo Seco	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 2082-M	Rama mandibular izquierda con dp4-m3	Playa Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío

ESPECÍMEN	DESCRIPCIÓN	LOCALIDAD	PROCEDENCIA LITOESTRATIGRÁFICA	PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA Y CRONOLÓGICA
MMP 2114-M	Cráneo incompleto con I1, M2 izquierdos, I1 derecho, rama mandibular derecha con i1, dp4, rama mandibular derecha con i1, dp4	Playa Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 4201-M	Cráneo y mandíbula con serie de molares completas y esqueleto axial y apendicular	Playa Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 4172-M	Cráneo con series DP4-M2 y esqueleto apendicular	Playa Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío

***Eumysops gracilis***

MACN A T 53-2	Pequeña porción de rama mandibular izquierda con los cuatro molares	Chapadmalal (sensu lato)	Fm. Chapadmalal?	Fm. Chapadmalal ?
MACN Pv 6012	Fragmento de rama mandibular con los m1-2	Chapadmalal (sensu lato)	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 5839	Rama mandibular izquierda con los molares	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 5912	Porción de rama mandibular izquierda con los molares	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 10245	Rama mandibular con la dentadura y calcáneo	Chapadmalal (sensu lato)	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 10373	Rama mandibular con la dentadura	Chapadmalal (sensu lato)	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 14289	Dos ramas mandibulares, una derecha y otra izquierda	Chapadmalal (sensu lato)	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 17320	Cinco molares superiores (PM4 - M1 derechos; PM4 izquierdos y otros dos sueltos)	Chapadmalal. Bajada del Balneario de Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17772	Parte de rama mandibular izquierda, con la Serie premolar (Hallado junto a 17773)	Chapadmalal. Barranca de Los Lobos. 20 m. al N. de la escalera entre Playa Los Lobos y de Playa Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17840	Bloque con molares	Chapadmalal. Punta entre playa Los Lobos y Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17846	Molares aislados, entoscado	Chapadmalal. Playa Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17849	Blockcon porción mandibular y otros restos	Baliza Caniú	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17905	Rama mandibular izquierda	Chapadmalal. Playa Las Palomas. Punta al S.W.	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 17938	Molares superiores	Chapadmalal. Punta Lobería	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19319	Maxilar derecho con P4, M1 y M3	Chapadmalal. Playa Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19335	Cráneo incompleto con M1 - M2	Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19433	Resto de rama mandibular con m1 - m3	Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19455	Rama mandibular	Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19449	Resto de rama mandibular con inc. p4 - m2	Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19479	Resto mandibular con p4 - m3	Los Acatilados	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19531	Resto de rama mandibular con molares y un molar suelto	Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MACN Pv 19532	P4	Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 51-VI-11-37	mand izq c/dp4-m3	Playa Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío

ESPECÍMEN	DESCRIPCIÓN	LOCALIDAD	PROCEDENCIA LITOESTRATIGRÁFICA	PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA Y CRONOLÓGICA	
MLP	62-VII-27-75	Cráneo casi completo con toda la dentadura	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar.	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	62-VII-27-77	mand der c/dp4-m3	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar.	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	62-VII-27-96	mand c/3 molariformes	Baln. El Castillo	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	91-IV-5-190	mand izq y der c/dp4-m3	Fortín 88, M del Plata	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	91-IV-5-191	max c/DP4-M3	Entre Fortín 88 y Bca de los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	91-IV-5-224	Mand dp4-m1	Entre Fortín 88 y Bca de los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	91-IV-6-1	max izq c/DP4-M2 y 1 molar aislado	Chapadmalal, Bajada Martínez de Hoz, escalera	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	91-IV-6-8	rostro c / I1, DP4-M2 der y DP4 izq	Fortín 88 justo debajo de la Costra	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	94-VI-5-4	mand der c/m1-3, mand izq c/dp4-m1, y otro	Playa Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	94-VI-5-7b	paladar con serie completa y otro con DP4-M1 der y 1 molar aislado	Playa Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	97-V-1-14	max c/ DP4 der, DP4-M1 izq	Las Palomas I	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP	97-V-1-15	Frag Max (no). Mand Izq. dp4-m2	Las Palomas I.	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	264-S	Resto de Cráneo con series DP4-M2 y resto de rama mandibular derecha con p4-m1	Barranca al NE de Punta Lobería	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	323-S	Region anterior de cráneo con toda la dentición	SO de Punta mala, Baliza Caniúm	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	403-M b	Hemimandíbula Izquierda	850 m al SO de la escalera de Barrancade Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	410-M	Cráneo completo	NE de Arroyo Lobería	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	451-S	Rama mandibular izquierda con series dentarias completas.	Punta Plataforma	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	504-M	Cráneo incompleto con series dentarias completas.	Baliza caniu	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	559-M	Rama mandibular derecha con i1-m3	Punta Vorohué	Fm. Vorohué?	Formación Vorohué
MMP	628-M	Rama mandibular derecha con i1 y m3	Sin datos	Sin datos	Sin datos
MMP	636-M	rama mandibular izquierda incompleta con i1, m2	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar	Sin datos	Sin datos
MMP	782-S	rama mandibular izquierda con i1, m3	Punta NE de Baliza Caniu	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	798-M	Cráneo incompleto con series dentarias completas, rama mandibular derecha completa rama mandibular izquierda con i1, m2, fémur derecho, astrágalo y calcaneo, porción de húmero, radio y ulna	Entre Punta Plataforma y Playa Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	799-M	Parte anterior de cráneo con i1 derecho y M1-M3 izquierdos	Entre Punta Plataforma y Playa Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	1058-M	Cráneo con i1, m3 izquierdos i1, dp4 derechos sin la mitad izquierda	Baliza Caniu	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	1342-M	Rama mandibular derecha con i1, m3	Barrancas entre Mar del Plata y Miramar.	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés, Sanandresense, Plioceno tardío
MMP	2055-M		Playa Santa Isabel	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés, Sanandresense, Plioceno tardío

ESPECÍMEN	DESCRIPCIÓN	LOCALIDAD	PROCEDENCIA LITOESTRATIGRÁFICA	PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA Y CRONOLÓGICA
MMP 2077-M	Rostro con series dentarias completas. Playa las Palomas	Playa Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 2365-M			Sin datos	Sin datos
<b><i>Eumysops</i> sp. nov.</b>				
MMP 482-S T	Maxilar izquierdo con DP4-M3, maxilar derecho con DP4-M3, Maxilar derecho con DP4-M3, rama mandibular derecha con i1-m3, femur, plevis	Baliza San Andrés	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés, Sanandresense, Plioceno tardío
MACN Pv 19700	Región media del cráneo con los parietales, parte del arco cigomático derecho y toda la dentadura (Excursión) epto el M3 izquierdo; tibia derecha sin la epifisis proximal	Chapadmalal. Entre Arroyo Lobería y Punta Vorohué	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés, Sanandresense, Plioceno tardío
MACN Pv 19701	Fragmento maxilar derecho con P4 - M2	Chapadmalal. Entre Arroyo Lobería y Punta Vorohué	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés, Sanandresense, Plioceno tardío
MACN Pv 19702	Rama mandibular izquierda con m1 - 3	Chapadmalal. Entre Arroyo Lobería y Punta Vorohué	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés, Sanandresense, Plioceno tardío
MMP 484-S	Maxilar derecho con DP4-M2, maxilar izquierdo con i1, M3	Baliza San Andrés	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés, Sanandresense, Plioceno tardío
MMP 1052-M	Cráneo completo	Punta San Andrés	Fm. San Andrés	Fm. San Andrés, Sanandresense, Plioceno tardío
MMP 1055-M	Maxilar izquierdo con M1-M3, derecho con DP4-M3	Punta Vorohué	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
MMP 1056-M	Maxilar derecho con DP4-M3, izquierdo con M1-M3	Punta Vorohué	Fm. Vorohué	Fm. Vorohué, Vorohuense, Plioceno Tardío
<b>Poscráneo</b>				
MACN Pv 9989	húmero	Miramar. Entre Arroyo Brusquitas y Punta Vorohué		
MACN Pv 19579	Femur y Bula			
MACN Pv 10998	Húmero completo	Miramar		
MACN Pv 16861	Fémur derecho incompleto y porción de sacro	Chapadmalal. Barrancas cerca de Bajada Martínez de Hoz		
MACN Pv 16959	Gran parte de una tibia	Miramar. Punta Vorohué. Barrancas al S.W.		
MLP 48-IV-27-5/6	fémur y tibia	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 51-VI-11-65	fémur, tibia, radio, cúbito y otros	Playa Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 52-XI-5-7	ambos fémures de un mismo individuo	Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MLP 66-IV-23-9/11	huesos largos	Las Vertientes	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 570-S	Femur izquierdo.	SO de Punta Vorohué Cerca del displayado Los Cardos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 620-M	Frontales y premaxilares con parte de I1. Fragmentos de tibia izquierda, pelvis, ulna vértebras, calcáneo, metapodios	NE de Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 621-M	Dos porciones de pelvis, extremo distal de tibia, extremo distal de húmero	NE de Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío

ESPECÍMEN	DESCRIPCIÓN	LOCALIDAD	PROCEDENCIA LITOESTRATIGRÁFICA	PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA Y CRONOLÓGICA
MMP 1672-M	Fémur derecho	Playa Chapadmalal	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 1673-M	Húmero	Playa Las Palomas	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP	Tibia derecha	700 m al N de la escalera de Barranca de Los Lobos	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 401-S	Fémur, porciones de pelvis, tibia, húmero cúbito, radio	Barranca al NE de Arroyo Durazno	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío
MMP 439-S	Tibia izquierda	NE de Miramar	Fm. Chapadmalal	Fm. Chapadmalal, Chapadmalalense, Plioceno temprano-Plioceno tardío

### Restos que no pueden asignarse a alguna especie

MACN Pv 10174	Porción de cráneo, solo parietales	Miramar. Las Brusquitas. Diez cuadras antes	Sin datos	Sin datos
MACN Pv 14290	Porción anterior de cráneo, y los incisivos	Chapadmalal	Sin datos	Sin datos
MLP 52-X-2-1	Fragmento de cráneo, solo huesos laminares	Miramar. Entre El Durazno y Las Brusquitas	Sin datos	Chapadmalalense
MLP 52-X-3-42	Incisivo	Miramar. Baliza Chica	Sin datos	Chapadmalalense
MLP 52-X-3-66	huesos largos	Miramar		Chapadmalalense
MLP 91-IV-6-12	Incisivo	A° Seco. antenas militares	Sin datos	Sin datos

### "*Eumysops*" *ponderosus*

MACN Pv T 8377	Porción de rama mandibular con dos molares	Andalhualá		Fm. Araucana
----------------	--	------------	--	--------------

### "*Eumysops*" *intermedius*

MACN Pv T 8378	Porción de rama mandibular con dos molares	Andalhualá		Fm. Araucana
MACN Pv T 8564	Porción de rama mandibular derecha con dos molares	Huayquerías		Fm. Araucana
MACN Pv T 8577	Porción mandibular	Huayquerías		Fm. Araucana

### "*Eumysops*" (= *Theridomysops*) *parvulus*

MACN Pv T 8379	Porción de rama mandibular con tres molares	Andalhualá		Fm. Araucana
----------------	---	------------	--	--------------

### "*Eumysops*" (= *Neophanomys*) *parvulus*

MACN Pv T 8565	Porción de rama mandibular derecha con tres molares	Huayquerías		Fm. Araucana
----------------	---	-------------	--	--------------

### "*Eumysops*" *parodii*

MLP 41-XII-13- 272	Porción de cráneo	"Conglomerado osífero"	Fm. Itzaingó	Huayqueriense, Mioceno tardío
--------------------	-------------------	------------------------	--------------	-------------------------------

### "*Eumysops*" *incertus*

PVL 854	Molar aislado, m1-2	Puelchense		Plioceno
---------	---------------------	------------	--	----------

### *Eumysopinae* sp. *Vucetich y Verzi, 1996*

MLP 63-VI-10-45	mand der c/dp4-m3	Quequén Salado, Cascada Grande	Fm. Irene	Fm. Irene
-----------------	-------------------	--------------------------------	-----------	-----------

### *Pampamys emmonsae*

GHUNLPam 8571	Fragmento de maxilar cno Dp4-M1, izquierdo	Laguna Chillhué	Fm Cerro Azul	Huayqueriense
GHUNLPam 5456	Fragmento de maxilar cno Dp4-M2, izquierdo	Laguna Chillhué	Fm Cerro Azul	Huayqueriense
GHUNLPam 2229	Hemimandibula izquierda con m2	Laguna Chillhué	Fm Cerro Azul	Huayqueriense
GHUNLPam 8975	Hemimandibula derecha con dp4.m2	Laguna Chillhué	Fm Cerro Azul	Huayqueriense
GHUNLPam 8557	Hemimandibula izquierda con dp4-m2	Laguna Chillhué	Fm Cerro Azul	Huayqueriense
GHUNLPam 2214	Hemimandibula derecha con dp4-m3	Bajo Guilliani	Fm Cerro Azul	Huayqueriense

ESPECÍMEN		DESCRIPCIÓN	LOCALIDAD	PROCEDENCIA LITOESTRATIGRÁFICA	PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA Y CRONOLÓGICA
GHUNLPam	2344	Hemimandíbula derecha con dp4-m2	Bajo Gulliani	Fm Cerro Azul	Huayqueriense
GHUNLPam	2337	Hemimandíbula izquierda con dp4-m2	Bajo Gulliani	Fm Cerro Azul	Huayqueriense
GHUNLPam	5021	Maxilar derecho con Dp4-M2	Bajo Gulliani	Fm Cerro Azul	Huayqueriense
<b>Octodontoidea</b>					
GHUNLPam	8084	Hemimandíbula izquierda con dp4-m3	Telén	Fm Cerro Azul	Huayqueriense
GHUNLPam	8387	Molar superior izquierdo	Telén	Fm Cerro Azul	Huayqueriense
<b><i>Sciamys varians</i></b>					
MLP	15-24	Hemimandíbula izquierda			

## APÉNDICE II. TAXONES VIVIENTES ANALIZADOS

ESPECIMEN	DESCRIPCION	PROCEDENCIA
<b>Familia Echimyidae</b>		
<b><i>Thrichomys apereoides</i></b>		
MMPMa 1242	Cráneo y mandíbula	Brasil, Palmeiras
MMPMa 1243	Cráneo y mandíbula	Brasil, Palmeiras
MMPMa 1244	Cráneo y mandíbula	Brasil, Palmeiras
MMPMa 1245	Cráneo y mandíbula	Brasil, Palmeiras
MMPMa 1246	Cráneo y mandíbula	Brasil, Dto. Pernambuco
MMPMa 1247	Cráneo y mandíbula	Brasil
MMPMa 1247	Cráneo y mandíbula	Brasil
MMPMa 1292	Cráneo y mandíbula	Brasil
MMPMa 1293	Cráneo y mandíbula	Brasil, Pocotí, Fortaleza
MMPMa 1294	Cráneo y mandíbula	Brasil, Baturite, Fortaleza
MMPMa 1295	Cráneo y mandíbula	Brasil, S. do Ipanema
MMPMa 1296	Cráneo y mandíbula	Brasil, S. do Ipanema
MMPMa 1297	Cráneo y mandíbula	Brasil, Pocotí, Fortaleza
MMPMa USB 00542	Esqueleto	Brasil, Tapeçuza
<b><i>Thrichomys apereoides</i></b>		
UnB 188	Esqueleto	Brasil, 7 km SE Cristalina
UnB 189	Esqueleto	Brasil, 7 km SE Cristalina
UnB 190	Esqueleto	Brasil, 7 km SE Cristalina
MN-UFRJ 46896	Esqueleto	Brasil, Bela Vista, Mato Grosso do Sul
MN-UFRJ 61659	Esqueleto	Brasil, Jaborandi, Bahia
MN-UFRJ 34406	Esqueleto	Sin procedencia
<b><i>Proechimys poliopus</i></b>		
MLP 22.II.00.8	Esqueleto	Venezuela
MLP 22.II.00.7	Esqueleto	Venezuela
MACN 50.32	Cráneo y mandíbula	
MACN 14223	Cráneo y mandíbula	
<b><i>Proechimys roberti</i></b>		
UnB 316	Cráneo y mandíbula	Brasil, Parque Nacional de Brasília
UnB 326	Cráneo y mandíbula	Brasil, Parque Nacional de Brasília
MVZ 197578	Esqueleto	Brasil, Mato Grosso, Reserva ecológica Cristalino, 40km.N Alta Floresta, Brasil
<b><i>Proechimys breviceauda</i></b>		
MVZ 153623	Esqueleto	Brasil, Mato Grosso, Reserva ecológica Cristalino
<b><i>Trinomys dimidiatus</i></b>		
UnB 723	Cráneo y mandíbula	Brasil, Parque Nacional da Serra dos Órgãos
UnB 739	Cráneo y mandíbula	Brasil, Parque Nacional da Serra dos Órgãos
MN-UFRJ 62273	Esqueleto	Brasil, Parnaíba, Ilha Grande, Angra dos Reis, Rio de Janeiro
MN-UFRJ 62275	Esqueleto	Brasil, Parnaíba, Ilha Grande, Angra dos Reis, Rio de Janeiro
MN-UFRJ 62278	Esqueleto	Brasil, Parnaíba, Ilha Grande, Angra dos Reis, Rio de Janeiro
<b><i>Trinomys yonenagae</i></b>		
UFBA 00467	Esqueleto	Brasil, Ibiraba Barra, Bahia
UFBA 00468	Esqueleto	Brasil, Ibiraba Barra, Bahia
UFBA 00469	Esqueleto	Brasil, Ibiraba Barra, Bahia
UFBA 00470	Esqueleto	Brasil, Ibiraba Barra, Bahia
UFBA 00471	Esqueleto	Brasil, Ibiraba Barra, Bahia
UFBA 00472	Esqueleto	Brasil, Ibiraba Barra, Bahia
UFBA 00473	Esqueleto	Brasil, Ibiraba Barra, Bahia
<b><i>Euryzgomatomys spinosus</i></b>		
MLP 16.VII.02.11	Esqueleto	Argentina, Misiones
MACN 18103	Cráneo y mandíbula	Argentina, Misiones
<b><i>Clyomys laticeps</i></b>		
UnB 2077	Cráneo y mandíbula	Brasil, Parque Estadual Serra de Caldas Novas
UnB 2079	Cráneo y mandíbula	Brasil, Parque Estadual Serra de Caldas Novas
MN-UFRJ 63851	Esqueleto	Sin procedencia
MN-UFRJ 63853	Esqueleto	Sin procedencia
MN-UFRJ 68967	Esqueleto	Sin procedencia

ESPECIMEN	DESCRIPCION	PROCEDENCIA
<b><i>Dactylomys dactylinus</i></b>		
MLP 30.VIII.99.1	Cráneo	Misiones
MVZ 190620	Esqueleto	Brasil, margen izquierdo Río Juruá on Igarapé Arabidi, afluente del Parana Breu
<b><i>Kannabateomys sp.</i></b>		
MACN 15457	Cráneo y mandíbula	Argentina, Misiones
MACN 49359	Cráneo y mandíbula	Argentina, Misiones
<b><i>Mesomys hispidus</i></b>		
MVZ 190653	Esqueleto	Brasil, Acre, Nova vida, margen derechas del Río Juruá
<b><i>Phyllomys pattoni</i></b>		
MVZ 183139	Esqueleto	Brasil, Rio de Janeiro, Sumidouro
<b><i>Isothrix bistrata</i></b>		
MVZ 190629	Esqueleto	Brasil, lado opuesto a Altamira, margen izquierda del Río Juruá
MLP 1447	Cráneo y mandíbula	Brasil, lado opuesto a Altamira, margen izquierda del Río Juruá
<b><i>Echimys sp.</i></b>		
MACN 31.160	Cráneo y mandíbula	Ecuador
MACN 31.161	Cráneo y mandíbula	Ecuador
MACN 3.28	Cráneo y mandíbula	Ecuador
<b><i>Myocastor coypus</i></b>		
MLP 1089	Esqueleto	Argentina
MACN 14058	Esqueleto	Argentina
MACN 30.70	Esqueleto	Argentina
<b>Familia Octodontidae</b>		
<b><i>Octodon sp.</i></b>		
MLP 12.VII.88.6	Cráneo y mandíbula	Argentina, Lago Currué Chico, Neuquén
MLP 12.VII.88.1	Esqueleto	Argentina, Lago Currué Chico, Neuquén
MLP 12.VII.88.2	Cráneo y mandíbula	Argentina, Lago Currué Chico, Neuquén
MLP 12.VII.88.5	Cráneo y mandíbula	Argentina, Lago Currué Chico, Neuquén
MLP 12.VII.88.3	Esqueleto	Argentina, Lago Currué Chico, Neuquén
<b><i>Octodontomys gliroides</i></b>		
MLP 25.XI.98.1	Cráneo y mandíbula	Argentina
<b><i>Aconaemys porteri</i></b>		
MLP 17.II.92.3	Cráneo y mandíbula	Argentina, Lago Currué Grande, Neuquén
MLP 17.II.92.6	Cráneo y mandíbula	Argentina
MLP 17.II.92.2	Cráneo y mandíbula	Argentina
MLP 17.II.92.11	Cráneo y mandíbula	Argentina
MLP 17.II.92.5	Cráneo y mandíbula	Argentina
MLP 17.II.92.4	Cráneo y mandíbula	Argentina
<b><i>Spalacopus cyanus</i></b>		
MLP 10.XI.95.5	Esqueleto	Chile, Provincia Noble
MLP 30.XI.93.1	Cráneo y mandíbula	Chile,
<b>Familia Ctenomyidae</b>		
<b><i>Ctenomys talarum</i></b>		
MLP MLP 3.VIII.99.1	Cráneo y mandíbula	Argentina, Buenos Aires
MLP MLP 10.V.87.6	Cráneo y mandíbula	Argentina, Buenos Aires
MLP MLP 1.XI.95.8	Cráneo y mandíbula	Argentina, Buenos Aires
MLP MLP 23.VIII.01.5	Cráneo y mandíbula	Argentina, Buenos Aires
MLP MLP 23.VIII.01.2	Cráneo y mandíbula	Argentina, Buenos Aires
MLP MLP 26.VIII.01.15	Cráneo y mandíbula	Argentina, Buenos Aires
<b><i>Ctenomys lewisi</i></b>		
CBF 2288	Esqueleto	Bolivia
CBF 2281	Esqueleto	Bolivia
CBF 2282	Esqueleto	Bolivia
<b>Familia Caviidae</b>		
<b><i>Cavia aperea</i></b>		
MLP 585(414)	Cráneo y mandíbula	Argentina
MLP 585(280)	Cráneo y mandíbula	Argentina
MLP 566(232)	Esqueleto	Argentina
MLP 573(92)	Esqueleto	Argentina
MLP 30.V.02.8	Esqueleto	Argentina, Formosa
MLP 5.VI.00.8	Esqueleto	Argentina
MLP 26.XII.02.1	Esqueleto	Argentina, Formosa

ESPECIMEN	DESCRIPCION	PROCEDENCIA
<b><i>Microcavia australis</i></b>		
MLP 683(9)	Esqueleto	Argentina
MLP 683(5)	Cráneo y mandíbula	Argentina
MLP 683(18)	Cráneo y mandíbula	Argentina
MLP 683(7)	Esqueleto	Argentina
MLP 683(13)	Esqueleto	Argentina
MLP 683(4)	Esqueleto	Argentina
MLP 26.VIII.01.22	Esqueleto	Argentina, Chubut, Bajo del Sampol
CN 6242	Esqueleto	Argentina, San Juan
CN 3825	Esqueleto	Argentina, San Juan
<b><i>Dolichotis patagona</i></b>		
MLP 208	Esqueleto	Argentina, Chubut,
MLP 1078	Esqueleto	Argentina, Chubut,
MLP 1079	Esqueleto	Argentina, Chubut,
MLP 1080	Esqueleto	Argentina, Chubut,
<b><i>Dolichotis salinicola</i></b>		
MLP 1081	Esqueleto	Argentina
<b><i>Dasyprocta</i></b>		
MLP MLP 10.VI.98.1	Esqueleto	
MLP 1090	Esqueleto	
<b><i>Cuniculus paca</i></b>		
MACN 49.396	Esqueleto	Argentina, Misiones, Río Uruguay
<b>Familia Chinchillidae</b>		
<b><i>Chinchilla</i> sp.</b>		
MACN 42.387	Esqueleto	
MACN 16268	Esqueleto	
MACN 13037	Esqueleto	Argentina, Jujuy
MLP 11.VIII.99.41	Esqueleto	
<b><i>Lagidium viscacia</i></b>		
MACN 34263	Esqueleto	
MACN 11.25	Esqueleto	
MACN 14.17	Esqueleto	
MLP 19.XII.00.3	Esqueleto	
<b><i>Lagostomus maximus</i></b>		
MLP 39.92	Esqueleto	
MLP 1683	Esqueleto	
MACN 27.IV.95.1	Esqueleto	
<b>Familia Eretizontidae</b>		
<b><i>Coendou</i></b>		
MACN 14159	Cráneo y mandíbula	Argentina, Misiones
<b>Familia Capromyidae</b>		
<b><i>Capromys</i></b>		
MLP 87	Cráneo y mandíbula	



## Continuación Apéndice III.

Especie	Especimen	HO	PO	ACC	HCC	SUPC	LDM	Proc	AM	HCO	ACO	LCO	BE	APCO	IB
<i>E. laeviplicatus</i>	MACN A-1623	11,99	38												
<i>E. laeviplicatus</i>	MMP 857-M						9,53	144	19,6	3,22	2,24	4,14	41,42		7,02
<i>E. laeviplicatus</i>	MLP 60-X-4-61														
<i>E. laeviplicatus</i>	MACN 7663						6,25		16,26						
<i>E. formosus</i>	MACN 7327	11,12	35												
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 4201-M	14,57	46	25,35	18,37	465,7	10,31	137	25,4	1,61	2,33	4,32	45,69	2,85	3,65
<i>E. chapalmalensis</i>	MLP 97-V-I-6														
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 1053	15,41	48				10,74	151	31,72	4,12	2,63	4,9	50,3		7,7
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP S-163	11,36	36	24,38	18,83	459,1									
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 832-M	13,12	41	27,59	19,32	533	7,29		27,46	3,67	3,3	4,09	40,32		5,05
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 834-M	12,46	39	25,12	16,53	415,2									
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 1328-M	14,94	47	26,8	17,97	481,6									
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP S-194	14,9	47	28,08	18,96	532,4									
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 1362	15,59	49	27,27	18,98	517,6									
<i>E. chapalmalensis</i>	MLP 49-IX-7-2														
<i>E. chapalmalensis</i>	MLP 96-II-2-1														
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 839-M	13,04	41	23,71	17,19	407,6		136							
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 1057-M						7,73	139	30,72						
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 1331-M														
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 403-M	13,54	43	27,78	18,15	504,2									
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 1259-M														
<i>E. chapalmalensis</i>	03_1														
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 2082-M														
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 1670-M	11,66	37				6,24		18,82	1,44	2,37	4,85	42,84		9,04
<i>E. chaopalmalensis</i>	MMP 4172-M	9,6	30												
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 17778														
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 18082														
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 9989														
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 10963														
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 5798						9,25		26,38						
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 17778														
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 18082														
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 101														
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 98														
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 100														
<i>E. chapalmalensis</i>	MLP 62-VII-27-75														
<i>E. gracilis</i>	MMP 410-M	10,61	33	22,62	14,66	331,6									
<i>E. gracilis</i>	MMP 1058-M	10,8	34	11,5	15,72	180,8									
<i>E. gracilis</i>	MLP 91-IV-6-8														
<i>E. gracilis</i>	MMP 798-M	7,7	24	21,1	13,61	287,2	6,98	137	15,52	3,79	1,5	2,8	33,45		5,21
<i>E. gracilis</i>	MMP 799-M														
<i>E. gracilis</i>	MMP S-264														
<i>E. gracilis</i>	MMP S-323														
<i>E. gracilis</i>	MMP 504-M														
<i>E. gracilis</i>	MMP 2077														
<i>E. gracilis</i>	MMP 2365														
<i>E. umysops</i> sp. nov.	MMP S-482														
<i>Eumysops</i> sp. nov.	MMP 1052-M	10,67	34	24,63	16,68	410,8									
<i>Eumysops</i> sp. nov.	MACN 19700														

Apéndice IV. Medidas mandibulares de *Eumysops*

Espécie	Especímen	LDM	Proc	AM	HCO	ACO	LCO	BE	IB
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP S-451	8,3							
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP M-563	7,16		24,56					
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP S-441	8,26	145	25,64	1,17	1,87	3,72	39,68	7,8
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 595-M	9,23	141	19,38	1,82	1,75		40,85	6,21
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 625-M		141	11,63	2,25	3,12	4,52	45,79	6,82
<i>E. chapalmalensis</i>	03_5	10,92		28,54					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 6441	7,12		22,58	1,08	1,93	5,42	37,13	7,8
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 14289	8,81							
<i>E. chapalmalensis</i>	MLP 15-20 a	8,27			0,21	2,04	3,04		6,51
<i>E. chapalmalensis</i>	MLP 15-21 a								
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP S-196	9,75		16,48					
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP M-2436	10,48		16,95	1,98	2,61	5,27		6,72
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP M-775			10,81					
<i>E. chapalmalensis</i>	MLP 99-X-25-1	10,31							
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP M-546	9,34		13,73	3,25	2,71	4,62	47,85	7,81
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP M-406	8,43							
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP M-636	6,98							
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP M-1627	7,58		9,52					
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP M-404	8,53	142	14,82					
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP M-547	9,29	138						
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP S-429	8,36		11,17	0,59	2,5	4,47		8,19
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP S-490	8,92		10,81					
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP S-435	10,27		13,43					
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP S-668	4,43							
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP M-2422	8,45							
<i>E. chapalmalensis</i>	MLP 48-XII-16-2	7,82		10					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 11657	6,45							
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 6013	9,46							
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 6441	8,54		21,3					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 10935	10,6		21,08					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 14289	8,94		19,52	2,5	1,89	4,18	37,25	7,81
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 17790	7,62		20,52					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 17868	7,74		17,92					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 17869	9,51							
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 6658	8,62		23,36					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 10056	9,91		23,98					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 17297	7,96		30,28					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 10976	9,47		24,12					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 6011	10,53		28,28	0,65	2,74	4,13	50,96	9,78
<i>E. gracilis</i>	MMP 1342-M		155						
<i>E. gracilis</i>	MMP S-782	8,52		13,36	1,25	2,65	3,85	39,01	9,11
<i>E. gracilis</i>	MACN 10373	9,65		8,08	0,84	1,96	2,88	34,64	7,75
<i>E. gracilis</i>	MACN 10245	7,81							





Continuación Apéndice V.

Especie	Espequeño	LT	LDP4	LM1	LM2	LM3	ADP4	AM1	AM2	AM3	VPDFA	APM3	Lu	Lub4	Lm1	Lm2	Lm3	Ab4	Am1	Am2	Am3	
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 5798										3,6	4,7										
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 17778										2,76	4,39										
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 18082										3,61	4,87										
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 19353	10,96	2,52	2,646	3,15	3,024	2,772	2,898	3,15	3,15			12,47	2,394	2,646	3,024	3,78	2,016	2,52	2,646	3,15	
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 5834												12,6	2,898	3,024	3,402	3,276	2,016	2,52	2,772	3,024	
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 17547												12,47	2,52	2,772	3,654	3,528	1,764	2,394	2,646	1,89	
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 17437												14,99	3,402	2,898		4,284	2,268	1,89	2,016		
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 10011												13,23	2,646	2,772	3,528	3,78	2,016	2,646	3,276	2,772	
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 10030												10,96	2,898	2,52	2,772	3,276	1,89	2,142	2,772	2,52	
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 5912												13,23	3,402	3,15	3,78	3,394	2,142	2,646	2,898	2,016	
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 10541												13,61	0	2,646	3,15	3,276	0	2,394	3,276	3,15	
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 5839												13,61	2,898	3,024	3,654	4,158	2,142	2,52	3,402	3,024	
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 9808												13,23	3,528	3,528	3,78		2,142	2,646	2,772		
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 10976														3,15				2,898			
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 6013																					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 6653																					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 10334																					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 7339																					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 6657	11,09	2,52	2,772	3,276	3,024		2,898	0	0												
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 6076	11,34	2,394	2,772	3,276	2,898	2,52	3,024	3,15	2,772	2,52	3,15										
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 5798	10,21	2,394	2,52	2,898	2,52	2,52	2,646	3,024	2,394	2,394	3,78										
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 10208	10,33	2,016	2,52	3,024	2,898	2,52	3,402	3,78	3,15	3,024	2,772										
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 10397																					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 10279	10,58	2,52	2,772	3,402	0	2,52	2,772	3,528	0												
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 10346	10,08	2,016	2,268	2,898	3,15	2,394	2,646	3,15	2,772												
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 6441																					
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN-Py 17297																					
<i>E. gracilis</i>	MACN-A 53-2																					
<i>E. gracilis</i>	MACN-A 6012																					
<i>E. gracilis</i>	MMP 559-M																					
<i>E. gracilis</i>	MMP 633-M																					
<i>E. gracilis</i>	MMP 638-M																					
<i>E. gracilis</i>	MMP 3077-M	7,812	1,764	2,016	2,268	1,638	1,89	2,394	2,142	1,386	2,268	3,906										
<i>E. gracilis</i>	MIP 94-V1-5-7	8,694	1,89	2,142	2,52	1,89	1,89	2,52	2,268	1,512	1,764	3,15										
<i>E. gracilis</i>	MMP 2365-M	8,946	2,016	2,268	2,646	2,268	2,268	2,52	2,772	2,142	2,142	2,898										
<i>E. gracilis</i>	MIP 91-V4-8																					
<i>E. gracilis</i>	MMP 410-M	8,064	1,764	1,764	2,394	2,268	1,89	2,268	2,52	2,268	2,268	3,276										
<i>E. gracilis</i>	MMP 1058-M	9,324	2,142	2,142	2,646	2,772	2,394	2,52	3,024	2,52	2,142	3,402										
<i>E. gracilis</i>	MMP 798-M																					
<i>E. gracilis</i>	MMP 799-M																					
<i>E. gracilis</i>	MMP 264-S																					
<i>E. gracilis</i>	MMP 333-S																					
<i>E. gracilis</i>	MMP 304-M																					
<i>E. gracilis</i>	MMP 1342-M																					
<i>E. gracilis</i>	MMP 2055-M																					
<i>E. gracilis</i>	MMP M-405																					
<i>E. gracilis</i>	MMP 782-S																					
<i>E. gracilis</i>	MMP 482-S	9,828	1,89	2,394	2,772	2,646	2,016	2,394	2,898	2,394	2,016	3,276										
<i>Eumysops sp. nov.</i>		9,576	1,89	2,52	2,772	2,394	1,89	2,52	2,646	2,142	2,52											
<i>Eumysops sp. nov.</i>																						

Continuación Apéndice V

Species	Specimen	LT	L DP4	L M1	L M2	L M3	NDP4	MI	M2	M3	NDPA	MP3	Lu	Ldp4	Lm1	Lm2	Lm3	Mp4	Mm1	Mm2	Mm3		
<i>Emyscops</i> sp. nov.	MACN-PV 19700										2.74	4.35											
<i>Emyscops</i> sp. nov.	MMP 1055-M	9.954	2.394	2.646	2.772	2.394	2.142	2.52	2.772	2.142	2.016	2.646											
<i>Emyscops</i> sp. nov.	MMP 1056-M	10.33	2.142	2.52	2.898	2.394	2.268	2.394	2.394	2.016	2.142	3.402											
<i>Emyscops</i> sp. nov.	MMP 1052-M		2.394	2.646	2.394		2.142	2.268	1.638		1.638	2.394											
<i>Laptoleptia</i>	MACN-PV 8892							10.21	2.898	2.772	2.52	2.331	2.52	2.52	2.52	2.52	2.331	2.52	2.52	2.52	1.89		
<i>E. serratus</i>	MACN-PV 8564														2.743	2.486	2.786		2.143	2.143	2.186		
<i>E. ponderosus</i>	MACN-PV 8377														2.743	3.471			2.957	2.614			
<i>E. intermedius</i>	MACN-PV 8378														2.143	2.229			1.757	1.5			
<i>E. parvulus</i>	MACN-PV 8379								1.971	1.714	1.8					1.8		1.5	1.586	1.371			

Apéndice VI. Medidas craneomandibulares taxones vivientes analizados

Genero	Especimen	LBC	LBL	LP	LD	LAC	AR	ABM	ABA	AFI	AB	LB	AINC	GINC	AC	LFG	AFG	AFI	LFI	LFINT
Clymys	UNB 2077	16.94	39.34	17.8	11.36	21.63	9.87	27.87	20.89	4.41	10.25	15.11	3.92	2.64	15.3	3.33	2.53	2.394	5.166	1.386
Clymys	UNB 2079	17.91	42.52	21.83	13.21	21.86	10.12	28.17	22.53	5.08	10.65	15.57	4.1	2.92	16.28	3.59	3.26	2.52	5.292	0.756
Clymys	MN 63851	16.28	36.5	16.5	10.52	19.42	8.14	24.74	18.32	4.01	10.29	15.42	3.5	2.64	14.31	3.5	1.92	2.646	4.41	0.862
Clymys	MN 63853	16.63	36.39	16.45	10.23	21.06	9.04	25.24	20.17	4.33	9.51	14.74	3.64	2.78	15.1	2.96	2.38	2.016	3.78	1.008
Clymys	MN 68967	17.19	40.64	19.15	11.32	23.02	9.07	28.41	22.03	5.03	10.51	14.94	3.94	2.75	16.55	3.06	2.49	2.142	4.032	1.638
Euryzognatomys	MLP 16.VII.02.11	13.13	32.41	15.92	9.9	17.69	8.98	25.3	19.87	3.8	6.87	11.05	1.87	2.36	13.88	2.87	1.96	2.142	3.906	0.862
Euryzognatomys	MACN 18103	14.67	37.76	18.34	11.12	19.32	10.45	25.5	20.22	4.17	7.29	11.61	4.43	2.6	14.92	4	2.29	2.268	3.654	1.26
Thrichomys	MMP USB 542	17.26	45	19.17	10.95	21.27	9.05	28.6	21.39	4.8	8.36	12.22	1.66	2.92	14.76	2.97	2.33	3.654	5.166	1.26
Thrichomys	UNB 189	17.39	41.62	19.78	11.66	22.61	9.27	28.98	22.15	4.23	7.83	12.41	2.07	3.19	16.16	2.53	1.77	3.528	6.426	1.366
Thrichomys	UNB 188	14.27	33.59	15.54	8.63	18.96	7.64	24.79	17.36	2.97	7.32	10.73	1.64	2.54	13.13	2.49	1.53	2.898	5.166	1.366
Thrichomys	UNB 190	15.68	37.52	17.58	9.6	20.71	8.38	26.94	19.87	3.33	7.45	10.28	1.71	3.02	14.64	2.65	1.79	2.898	5.166	0.862
Thrichomys	UNB 1247	15.47	34.23	15.92	9.13	19.69	8.22	25.02	18.41	4.2	8.17	12.2	1.33	2.67	12.91	2.78	1.45	3.15	4.41	1.89
Thrichomys	UNB 1248	16.27	37.06	17.78	10.33	20.74	10.22	25.59	20.09	4.22	7.72	12.12	1.46	2.77	14.15	2.74	2.4	3.276	4.662	1.26
Thrichomys	MMP 1296	16.52	37.87	18.74	10.27	22.26	9.93	27.87	20.64	4.47	8.11	11.82	1.85	2.95	15.06	3.2	2.38	3.528	7.182	1.134
Thrichomys	MMP 1246	15.66	37.22	18.55	10.15	21.72	9.67	27.3	19.46	4.07	7.59	11.84	1.84	2.98	14.41	3.06	1.81	3.276	5.796	1.008
Thrichomys	MMP 1295	15.67	34.84	16.77	9.58	20.22	9.07	25.74	18.46	3.91	7.74	12.62	1.38	2.71	14.14	2.87	2.07	2.898	5.544	0.63
Thrichomys	MMP 1297	15.93	38.7	18.28	10.1	22.55	10.07	27.24	19.77	4.48	7.78	12.37	1.44	3.01	14.22	2.81	2.15	3.276	5.796	1.764
Thrichomys	MMP 1242	13.54	32.51	15.9	9.01	18.73	7.29	22.84	17.41	3.73	7.23	10.85	1.2	2.41	12.04	2.47	1.65	3.15	4.662	1.638
Thrichomys	MMP 1243	14.14	32.64	15.11	8.8	18.3	8.24	23.28	17.93	3.58	6.93	10.74	1.45	2.89	12.47	2.45	1.95	2.898	5.796	1.512
Thrichomys	MMP 1244	13.75	31.94	15.5	9.2	17.69	8.19	21.89	17.23	3.42	7.19	11.42	1.08	2.62	12.25	2.6	1.44	3.276	4.536	1.638
Thrichomys	MMP 1245	14.23	35.54	17.77	10.11	20.42	9.42	26.23	19.36	3.99	7.28	11.16	1.44	2.98	13.34	2.92	1.71	3.276	5.166	1.386
Thrichomys	MMP 1292	10.39	23.46	10.82	6.13	13.77	6.32	18.78	14.28	2.51	6.16	9.41	0.96	1.64	9.58	2.42	0.9	2.142	3.402	0.504
Thrichomys	MMP 1293	12.67	30.17	13.45	7.74	18.15	7.95	22.89	17.33	3.67	6.91	10.55	1.31	2.22	11.79	2.39	1.93	2.898	4.284	1.366
Thrichomys	MMP 1294	10.86	26.67	12.51	7.77	15.56	6.4	20.79	14.66	2.86	6.41	9.53	1.12	1.73	10.52	2.19	1.08	2.52	6.552	0.862
Thrichomys	MN 46896	17.32	39.88	20.16	11.34	22.85	10.31	28.27	23.39	5.1	8.31	12.01	2.2	3.24	15.38	2.95	2.58	3.906	5.544	1.638
Thrichomys	MN 34406	17.15	40.79	20.29	11.07	19.49	9.33	25.45	19.89	4.11	6.22	9.83	1.5	2.54	14.37	3.23	1.55	2.268	3.528	0.252
Thromys	UNB 0739	18.64	36.79	16.88	11.07	18.96	9.41	25.92	19.7	4.46	6.87	9.63	1.42	2.62	14.44	3.28	2.02	2.016	3.15	0.378
Thromys	UNB 0723	18.08	34.97	15.14	9.84	18.96	9.41	25.92	19.7	4.46	6.87	9.63	1.42	2.62	14.44	3.28	1.75	2.268	3.276	0.756
Thromys	MN 62273	18.95	36.77	16.37	10.93	20.28	9.17	26.11	20.98	4.27	6.87	8.85	1.8	2.38	13.79	3.18	1.75	2.268	3.276	0.756
Thromys	MN 62278	14.43	36.36	16.61	11.03	20.9	9.16	26.23	21.62	4.43	6.8	9.11	1.77	2.7	13.83	3	1.87	1.89	1.764	0.63
Proechimys	MLP 22.II.00.8	14.47	35.4	16.04	9.82	19.79	8.53	24.14	18.05	3.02	6.91	10.69	1.36	2.15	13.13	2.71	1.72	4.914	2.394	0.378
Proechimys	UNB 316	15.34	37.06	17.25	10.11	21.66	9.01	26.65	19.33	4.19	8.06	11.81	1.47	2.51	13.67	3.17	1.89	2.394	5.04	0.504
Proechimys	UNB 326	15.52	36.63	17.15	10.34	21.2	8.13	25	18.84	4.12	8.36	11.17	1.55	2.29	13.43	3.06	1.58	2.394	5.166	0.63
Proechimys	MLP 22.II.00.7	13.66	36.34	16.35	10.36	20.74	7.85	24.97	19.32	3.24	6.5	10.27	1.29	2.35	13.31	3.26	1.35	5.04	2.898	0.378
Proechimys	CN 197578	14.21	33.35	15.64	9.41	20.83	7.48	22.97	18.51	3.46	6.82	9.74	3.03	2.06	12.11	2.66	1.49	2.394	4.284	0.378
Proechimys	CN 153623	15	38.52	19.48	11.82	22.44	8.32	25.25	19.55	4.11	7.15	10.45	3.22	2.18	14.4	3.17	2.38	2.142	4.662	0.252
Echymys	MACN 31.161	16.91	41.14	22.11	12.15	25.27	8.28	26.67	23.67	5.31	7.91	10.48	3.01	2.51	16.26	3.77	3.12	2.36	6.51	0.45
Echymys	MACN 31.160	19.29	45.78	23.33	13.6	26.73	9.38	30.18	28.24	5.99	8.05	12.74	3.76	2.51	17.78	5.36	2.27	2.43	6.7	0.79
Echymys	MACN 3.28	19.1	49.28	24.41	13.46	27.76	10.48	31.16	26.9	6.03	7.73	12.05	4.65	2.82	18.4	5.98	2.21	2.97	6.74	0.87
Isotrix	MLP 1447	18.73	43.38	20.69	11.78	23.78	10.14	30.24	24.52	5.06	8.37	12.55	2.15	2.78	16.42	4.23	2.43	2.142	5.166	0.252
Isotrix	CN 190629	16.88	39.27	17.92	11.16	21.73	8.95	26.76	21.05	4.15	8.92	11.45	3.95	2.45	15.02	3.62	1.82	1.638	3.906	0.63
Mesomys	CN 190653	13.31	31	13.72	9.19	17.32	7.39	22.42	16.55	2.94	6.84	9.37	2.85	2.29	11.66	2.7	1.67	1.134	2.646	0.252
Phyllomys	CN 183139	14.58	34.54	16.29	8.63	19.86	6.44	23.26	17.98	4.01	7.66	10.78	2.89	1.93	13.08	3.42	2	1.512	3.276	0.378
Phyllomys	CN 190620	22.74	59.78	34.79	15.88	34.44	11.13	36.76	27.03	7.4	8.94	14.38	6.56	3.39	20.05	6.21	3.07	1.638	3.402	0.252
Kannabateomys	MACN 15457	19.89	47.27	26.61	12.6	26.93	9.74	31	27.08	6.54	7.5	11.58	6.02	2.88	19.46	5.24	2.94	1.26	3.276	0.504
Kannabateomys	MACN 49359	18.74	46.23	24.47	12.36	26.33	9.24	28.59	24.01	5.51	7.83	11.53	5.08	2.8	18.26	5.71	2.49	1.386	2.646	0.504
Cavia	MLP 585(414)	18.91	53.18	29.65	17.73	29.99	10.66	34.62	29.98	5.86	8.78	10.98	1.61	2.62	18.91	6.77	2.02	1.512	4.662	1.008
Cavia	MLP 585(280)	16.64	46.24	26.82	16.23	26.34	10.43	30.4	24.23	4.87	7.96	11.31	1.59	2.35	17.41	5.89	2.23	1.512	4.788	1.008
Cavia	MLP 566(232)	18.09	50.67	28.77	16.48	27.9	10.06	33.59	29.03	7.37	8.15	11.03	1.38	2.51	19.3	5.28	3.52	1.638	4.788	1.134
Cavia	MLP 573(92)	17.13	48.25	27.39	17.04	27.13	10.45	32.32	28.15	7.58	8.35	10.57	1.52	2.56	19.19	5.64	2.85	1.764	3.906	1.008
Microcavia	MLP 683(9)	14.2	39.21	21.92	12.29	20.83	7.61	30.06	24.55	7.3	8.72	13.8	1.26	2.33	15.35	3.26	2.01	2.268	5.796	1.386

Continuación Apéndice VI

Genero	Especímen	PROC	X	Y	IC	HO	PO	ACC	HCC	SUPC	LDM	Proc	AM	HCO	ACO	LCO	BE	APCO	IB
<i>Clyomys</i>	UNB 2077	92	8.44	7.93	1.06	6.91	22	22.11	15.81	349.56	5.25	134	23.01	8.13	1.9	3.98	30	1.35	5.75
<i>Clyomys</i>	UNB 2079	88	7.18	9.15	0.96	8.23	26	21.39	15.33	327.91	7.48	125	23.16	8.39	2.51	3.85	32.5	1.76	5.54
<i>Clyomys</i>	MN 63851	94	7.18	7.56	0.95	6.57	21	20.9	13.94	291.35	6.33	121	21.63	5.17	1.77	3.5	27.43	1.2	4.92
<i>Clyomys</i>	MN 63853	83	8.17	7.88	1.06	5.83	18	20.12	14.89	299.59	5.7	127	22.86	5.41	1.92	4.03	28	2.35	5.09
<i>Clyomys</i>	MN 69987	98	9.05	8.28	1.09	7.35	23	14.94	14.96	223.5	6.68	122	22.52	8.18	2.06	5.2	30.9	2.13	4.88
<i>Euryzgomatomys</i>	MLP 16.VII.02.11	102	7.57	7.05	1.07	5.04	16	19.57	12.7	248.54	8.41	126	21.29	5.11	1.85	3.52	27.25	0.99	4.62
<i>Euryzgomatomys</i>	MACN 18103	105	6.52	8.57	0.76	5.54	19	12.4	235.6	5.98	127	24.25	5.94	1.99	3.62	29.8	1.3	4.032	
<i>Thrichomys</i>	MMP USB 542	67	10.98	5.32	2.06	10.12	32	29.97	13.87	415.68	5.93	126	19.45	4.51	1.91	2.92	30.31	1.76	5.75
<i>Thrichomys</i>	UNB 189	83	11.47	6.24	1.84	10.13	32	32.02	14.46	463.01	6.05	128	20.85	2.68	2.22	3.9	31.75	1.81	7.09
<i>Thrichomys</i>	UNB 188	81	10.52	4.51	2.33	8.32	26	20.96	13.43	281.49	5.37	127	18.27	2.51	1.47	3.32	24.85	0.91	5.79
<i>Thrichomys</i>	UNB 190	84	11.18	5.33	2.10	8.83	28	21.92	13.73	300.96	4.96	128	20.71	3.11	1.65	3.81	27.82	1.52	6.78
<i>Thrichomys</i>	UNB 1247	97	9.73	5.14	1.89	8.25	26	20.86	13.43	280.15	4.79	127	18.17	2.01	1.41	3.6	26.4	0.82	5.61
<i>Thrichomys</i>	UNB 1248	77	10.82	5.01	2.16	9.14	29	19.9	13.08	280.29	4.98	133	18.34	4.01	1.75	2.84	27.51	1.46	5.51
<i>Thrichomys</i>	MMP 1296	77	11.97	5.44	2.20	10.02	31	20.94	13.34	279.34	5.29	125	19.28	4.9	1.87	3.69	29.35	2.39	6.55
<i>Thrichomys</i>	MMP 1246	77	9.96	5.68	1.75	9.72	31	20.7	13.81	285.87	5.61	127	20.26	5.13	1.98	2.92	28.76	1.06	6.12
<i>Thrichomys</i>	MMP 1295	71	9.64	5.27	1.83	9.43	30	20.57	13.42	276.05	5.35	127	17.83	4.83	1.73	3.82	26.87	0.87	5.97
<i>Thrichomys</i>	MMP 1297	70	9.99	5.7	1.75	9.03	28	20.09	13.08	262.78	5.36	127	21.33	2.01	1.95	3.27	31.74	0.85	7.03
<i>Thrichomys</i>	MMP 1242	80	9.57	4.04	2.37	8.62	27	18.75	11.96	224.25	4.84	132	16.88	2.91	1.15	2.96	24.64	0.85	5.25
<i>Thrichomys</i>	MMP 1243	77	9.86	3.56	2.77	7.76	24	19.19	12.61	241.99	4.88	131	17.67	3.4	1.33	2.77	24.68	1.01	5.55
<i>Thrichomys</i>	MMP 1244	72	8.82	4.07	2.17	8.23	26	19	12.7	241.3	4.95	127	15	3.33	1.44	2.87	24.03	1.31	5.53
<i>Thrichomys</i>	MMP 1245	73	9.48	4.72	2.01	9.41	30	20.68	12.99	268.63	5.01	129	18.37	3.6	1.72	3.58	26.97	1.47	6.37
<i>Thrichomys</i>	MMP 1292	76	7.6	3.28	2.32	7.08	22	12.27	11.05	135.58	4.13	130	12.52	2.46	1.34	3.09	18.03	0.78	4.19
<i>Thrichomys</i>	MMP 1293	73	9.2	4.44	2.07	6.99	22	18.23	12.13	221.86	4.49	131	17.06	4.95	1.56	2.78	23.39	1.14	5.18
<i>Thrichomys</i>	MMP 1294	76	8.08	3.71	2.18	7.5	24	18.59	11.87	219.95	4.19	135	13.86	1.95	1.36	2.45	19.85	0.78	4.88
<i>Thrichomys</i>	MN 46896	79	11.9	5.97	1.99	10.11	32	21.24	14.08	299.06	6.67	126	23.74	4.16	2.22	4.12	30.87	2.23	7.21
<i>Thrichomys</i>	MN 34406	78	10.85	6.07	1.79	8.83	28	21.03	13.15	276.54	6.74	127	22.36	7.47	1.92	5.27	32.01	1.86	7.35
<i>Thrichomys</i>	UNB 0739	77	7.99	6.84	1.17	6.53	21	19.21	13.4	257.41	5.85	131	19.42	3.93	2.07	5.45	29.4	0.94	8.84
<i>Thrichomys</i>	UNB 0723	82	7.76	6.8	1.14	5.18	16	19.7	13.1	258.07	4.57	129	17.86	4.79	1.79	4.71	29.09	1.44	8.96
<i>Thrichomys</i>	MN 62273	77	8.93	6.85	1.30	5.97	19	20.09	13.55	272.22	5.85	127	20.05	5.94	1.74	4.17	27.79	0.84	7.86
<i>Thrichomys</i>	MN 62278	77	8.66	6.93	1.25	6.2	19	20.6	14.17	291.9	5.99	132	20.11	6.25	2.08	4.31	28.36	1.3	8.74
<i>Proechimys</i>	MLP 22.II.00.8	69	9.2	5.41	1.70	7.8	25	19.87	12.41	246.59	5.67	130	19.35	3.64	1.61	2.98	25.52	1.56	7.27
<i>Proechimys</i>	UNB 316	69	10.24	5.04	2.03	7.97	25	21.54	13.47	290.14	4.83	132	18.45	4	1.68	3.64	26.97	0.7	8.36
<i>Proechimys</i>	UNB 326	67	10.51	5.6	1.88	8.23	26	21.41	13.61	291.39	5.62	131	18.26	4.09	1.73	3.17	27.9	1.01	7.66
<i>Proechimys</i>	MLP 22.II.00.7	73	9.99	5.44	1.84	7.78	24	20.2	12.4	250.48	5.09	136	18.71	3.85	1.43	2.85	27.8	0.82	7.54
<i>Proechimys</i>	CN 197578	65	10.04	4.12	2.44	7.98	25	19.09	11.99	228.89	5.69	136	16.95	3.03	1.35	3.88	24.33	2.08	6.55
<i>Proechimys</i>	CN 153623	79	10.91	5.66	1.93	9.4	30	19.65	13.29	261.15	6.98	132	18.24	3.83	1.73	3.73	30.02	1.78	8.59
<i>Echimy</i>	MACN 31.161	11.51	7.13	1.61	11.03	35	20.32	14.02	284.89	7.67	18.91	2.27	2.11	3.2	32.51	1.02	8.34		
<i>Echimy</i>	MACN 31.160	12.01	9.14	1.31	12.43	39	21.98	14.02	308.16	7.48	21.37	6.03	2.73	2.77	34.51	0.79	9.22		
<i>Echimy</i>	MACN 3.28	10.83	11.03	0.98	9.74	31	22.5	14.57	327.83										
<i>Isothrix</i>	MLP 1447	78	11.64	7.71	1.51	10.48	33	21.53	14.14	304.43	6.77	129	22.61	6.58	2.46	3.76	32.29	0.86	10.08
<i>Isothrix</i>	CN 190629	91	10.25	5.88	1.49	9.45	30	21.41	14.31	306.38	6.64	130	19.53	5.17	1.73	4.42	29.12	2.12	7.66
<i>Mesomys</i>	CN 190653	97	8.22	5.95	1.38	7.25	23	17.94	12.76	228.91	4.31	138	16.78	4.2	1.52	3.18	23.29	1.28	7.23
<i>Phyllomys</i>	CN 183139	82	8.42	7.24	1.16	6.7	21	19.95	13.04	260.15	8.7	131	17.55	5.37	1.22	3.43	24.62	0.68	8.03
<i>Dactylops</i>	CN 190620	88	12.46	13.52	0.92	10.44	33	24.32	16.83	409.31	8.49	128	22.83	8.51	3.55	4.86	49.87	4.04	10.66
<i>Karnabateomys</i>	MACN 15457	82	10.34	10.65	0.97	9.64	30	21.48	15.79	339.17	7.23	128	22.83	9.49	2.6	3.68	35.04	2.78	9.94
<i>Karnabateomys</i>	MACN 49359	84	11	10.11	1.09	9.64	30	21.79	15.47	337.09	7.18	136	21.51	9.27	1.86	4	34.01	2.97	9.05
<i>Cavia</i>	MLP 585(414)	97	13.96	8.05	1.73	8.98	28	25.47	17.28	440.12	13.74	129	25.3	1.96	2.08	4.23	44.52	1.11	15.13
<i>Cavia</i>	MLP 585(280)	92	9.87	9.25	1.07	9.73	31	23.97	17.06	408.93	13.05	128	21.61	1.82	1.82	4.49	39.83	1.02	13.34
<i>Cavia</i>	MLP 566(232)	98	12.69	7.78	1.63	9.95	31	24.84	17.02	422.78	13.55	124	23.38	4.01	2.54	4.27	41.77	0.53	14.45
<i>Cavia</i>	MLP 573(92)	95	10.56	8.72	1.21	8.88	28	24.18	16.68	403.32	13.03	119	23.29	1.46	2.17	3.85	40.52	0.97	13.53
<i>Microcavia</i>	MLP 683(9)	86	8.08	5.86	1.38	10.77	34	22.92	15.6	357.55	8.29	126	18.31	3.53	1.8	2.49	34.88	0.73	12.59

Continuación Apéndice VI

Género	Especimen	LBC	LBL	LP	LD	LAC	AR	ABM	ABA	AFL	AB	LB	AINC	GINC	AC	LFG	AFG	AFL	LFI	LFINT	
Microcavia	MLP 683(5)	14.62	39.54	20.47	21.07	22.19	6.67	30.19	25.19	7.3	9.07	14.66	1.19	2.17	14.49	3.49	2.38	2.268	5.418	1.512	
Microcavia	MLP 683(18)	14.24	37.69	20.34	11.08	20.42	7.47	29.94	24.13	6.85	9.27	14.71	1.33	2.23	15.27	3.29	2.08	2.394	4.284	1.638	
Microcavia	MLP 683(7)	14.09	40.05	22.84	12.83	21.31	7.25	30.54	25.64	6.85	9.02	14.79	1.39	2.4	15.72	3.42	1.93	2.646	6.426	1.386	
Microcavia	MLP 683(13)	14.21	40.48	22.12	12.47	20.86	6.76	29.79	25.36	6.83	8.62	14.22	1.33	2.34	15.3	3.25	2.01	1.89	4.914	1.386	
Microcavia	MLP 683(4)	15.34	41.5	23.28	12.44	21.37	7.73	32.25	25.28	6.89	9.29	15.36	1.53	2.54	15.91	3.15	2	2.268	5.292	1.512	
Ctenomys	MLP 3.VIII.99.1	11.7	31.09	16.42	9.1	16.62	8.46	22.54	19.51	3.2	6.84	12.94	2.3	2.09	12.56	2.6	2.56	1.008	2.394	1.134	
Ctenomys	MLP 10.V.87.6	14.4	39.84	21.67	13.7	20.11	10.87	27.78	23.35	4.08	7.08	14.31	2.83	2.72	15.58	3.58	2.41	1.89	3.78	1.512	
Ctenomys	MLP 1.XI.95.8	11.49	31.39	16.78	9.61	16.11	8.84	22.92	18.57	3.98	6.24	13.4	2.38	2.1	13.3	2.88	1.85	1.638	3.402	1.134	
Ctenomys	MLP 23.VIII.01.5	12.17	31.67	16.53	10.31	16.13	9.02	23.43	20.25	3.81	6.24	13.31	2.3	2.14	13.07	3.18	2.15	1.512	3.024	1.386	
Ctenomys	MLP 23.VIII.01.2	12.12	31.93	17.24	10.51	17.2	9.08	22.89	19.45	3.7	6.33	13.67	2.57	2.18	13.72	3.4	2.4	1.386	3.024	0.756	
Ctenomys	MLP 26.VIII.01.15	11.34	28.7	16.03	9.06	15.26	8.8	21.67	17.64	3.21	6.57	13.21	2.07	1.97	12.78	2.21	2.54	1.512	3.15	0.756	
Ctenomys	CBF 3659	16.01	41.62	22.03	13.02	22.12	11.51	30.22	26.64	5.51	6.61	15.81	6.94	2.65	17.46	3.62	3.2	1.638	1.89	0.126	
Ctenomys	CBF 3658	16.33	42.29	22.3	13.4	22.13	11.38	31.09	25.45	6.13	6.42	15.31	7.15	2.6	17.97	3.18	3.35	1.638	2.142	0.126	
Aconaemys	17.II.92.3	11.65		16.23	10.71	18.02	8.63	23.58	21.65	4.39	6.72	9.36	5.11	2.38	13.83	3.62	2	1.512	2.898	1.134	
Aconaemys	17.II.92.5	12.29	30.02	15.24	6.35	17.43	7.87	21.53	19.15	3.56	7.4	10.12	4.47	1.99	12.53	3.08	2	1.386	2.646	1.26	
Aconaemys	17.II.92.2	12.59	31.32	15.83	9.64	17.24	7.84	21.7	20.51	4.58	6.29	9.15	4.48	2.22	13.17	2.67	3	1.512	2.52	1.134	
Aconaemys	17.II.92.11	12.84	31.17	16.58	9.14	17.37	7.47	23.08	19.71	3.73	6.21	9.35	4.76	2.01	13.27	3.54	9	1.638	2.898	1.134	
Aconaemys	17.II.92.5	12.84	31.92	16.52	10.08	17.36	8.61	21.66	21.01	4.45	6.55	10.04	5.39	2.29	12.67	3.53	3	1.386	2.52	0.862	
Aconaemys	17.II.92.4	13.26	34.06	17.32	10.27	18.31	8.48	23.98	21.35	4.39	6.75	10.27	4.97	2.25	13.78	3.49	5	1.638	3.024	1.26	
Spalacopus	10.XI.95.5	11.48	31.97	18.39	11.84	18.68	7.61	23.85	19.81	4.41	5.77	9.72	4.11	2.3	14.17	3.78	10	1.26	2.772	2.016	
Spalacopus	30.XI.93.1	11.2	30.92	17.85	11.15	16.56	7.07	23.52	20.53	3.62	5.94	9.54	4.08	2.32	14.42	3.53	15	1.26	2.394	1.638	
Octodon	12.VII.88.6	13.48	35.1	16.75	9.52	20.01	7.95	23.14	19.58	4.83	7.24	10.54	4.41	2.06	12.98	3.21	12	1.512	3.15	1.386	
Octodon	B 12.VII.88.1	11.73	32.2	16.5	10	19.81	7.93	22.93	19.98		6.81	11.33	4.72	1.95	13.36	3.12	11	1.512	2.898	1.89	
Octodon	12.VII.88.2	13.84	35.42	15.33	10.42	20.29	8.03	23.57	20.62	5.05	7.11	10.57	4.92	2.01	14.27	2.96	10	1.638	2.646	1.512	
Octodon	25.XI.98.1	14.87	38.3	17.61	12.75	18.75	8.18	24.68	19.49	4.3	9.79	12.81	4.64	2.69	14.28	4.43	17	2.268	4.41	1.764	
Octodontomys	UFBA 00467	12.97	32.1	8.36	13.63	18.89	8.32	23.06	17.39	3.37	8.79	11.99	2.79	2.49	12.69	2.83	14.6	2.142	3.528	0.862	
T. yonenagae	UFBA 00470	13.23	33.7	8.8	15.39	20.16	7.67	22.41	18.04	3.8	9.02	11.74	2.83	2.25		3.03	1.91				
T. yonenagae	UFBA 00469	13.97	34.98	9.7	15.76	20.88	7.97	23.21	17.61	4.16	9.23	13.19	3.04	2.48		3.26	1.73				
T. yonenagae	12.16	30.51	8.15	13.69	18.72	7.44	21.83	16.76	3.73	3.73	8.48	11.68	2.29	2.11		2.95	1.63				
T. yonenagae	UFBA 00471	12.63	12.81	9.38	15.22	18.21	7.27	22.04	17.46	4.3	8.43	11.5	2.78	2.3		2.74	1.53				
T. yonenagae	12.7	32.73	8.98	15.24	20.3	8.56	22.97	17.65	4.73	9.31	12.39	2.8	2.43			2.96	2.01				
T. yonenagae	UFBA 00472	13.55	34.22	9.09	14.94	20.43	7.82	24.22	18.71	4.3	8.67	11.85	2.97	2.4		2.68	1.79				
T. yonenagae	UFBA 00473																				

Continuación Apéndice VI

Sénero	Especimen	PROC	X	Y	IC	HO	PO	ACC	HCC	SUPC	LDM	Proc	AM	HCO	ACO	LCO	BE	APCO	IB
Microcavia	MLP 683(5)	95	7,63	6,55	1,16	10,57	33	23,29	16,23	378	8,05	134	18,36	1,89	1,67	2,7	34,43	1,07	13,46
Microcavia	MLP 683(18)	93	7,26	6,01	1,21	9,94	31	23,34	15,74	367,37	8,6	129	18,45	2,65	1,48	3,36	33,61	1,08	11,81
Microcavia	MLP 683(7)	83	6,33	6,79	0,93	10,52	33	23,66	16,53	391,1	8,89	139	20,94	2,13	1,72	2,88	35,1	0,78	12,84
Microcavia	MLP 683(13)	94	8,16	6,45	1,27	10,49	33	22,2	15,45	342,99	8,68	134	18,13	2,48	1,56	3,23	35,83	0,67	12,09
Microcavia	MLP 683(4)	91	7,05	6,74	1,05	9,95	31	25,08	16,48	413,32	8,09	134	21,6	2,44	1,67	2,99	35,65	0,8	13,78
Ctenomys	MLP 3.VIII.99.1	97	6,19	5,41	1,14	5,54	17	14,89	10,31	153,52	5,13	123	24,74	5,72	2,01	3,29	25,57	2,19	6
Ctenomys	MLP 10.V.87.6	98	7	7,08	0,99	6,62	21	16,81	12,16	204,41	8,15	134	29,41	8,8	2,24	3,48	32,89	3,59	6,96
Ctenomys	MLP 1.XI.95.8	98	6,48	5,35	1,21	5,16	16	14,62	10,83	158,33	5,81	122	24,61	6,05	1,53	2,65	26,47	2,28	6,12
Ctenomys	MLP 23.VIII.01.5	97	6,45	5,76	1,12	5,35	17	15,48	11,24	174	6,41	132	27,06	6,56	1,9	3,38	27,35	3,13	6,26
Ctenomys	MLP 23.VIII.01.2	100	6,63	6,72	0,99	4,74	15	14,45	11,17	161,41	6,58	122	25,44	7,23	2,02	3,05	28,11	2,63	6,23
Ctenomys	MLP 26.VIII.01.15	100	6,52	5,43	1,20	5,57	17	15,56	11,17	173,81	5,82	122	23,67	5,92	1,66	3,18	25,36	2,28	5,34
Ctenomys	CBF 3659	118	8,04	9,1	0,88	7,27	23	18,81	14,82	278,76	8,94	139	29,73	9,27	2,95	4,15	38,39	0,3	4,662
Ctenomys	114	8,45	9,08	0,93	6,2	19	18,35	14,64	288,64	8,17	142	30,25	9,66	7,4	2,12	3,34	27,24	1,72	5,05
Aconaemys	17.II.92.3	86	6,7	5,84	1,15	5,77	18	16,57	11,61	192,38	5,91	124	25,6	7,4	2,12	3,34	27,24	1,72	5,05
Aconaemys	17.II.92.6	83	6,07	5,87	1,03	5,63	18	16,04	11,1	178,04	5,19	124	22,4	4,62	1,44	2,59	26,11	1,27	4,99
Aconaemys	17.II.92.2	87	6,31	5,7	1,11	6,08	19	15,36	11,13	170,96	5,19	126	23,14	6,61	1,9	3,01	25,22	1,68	4,78
Aconaemys	17.II.92.11	93	7,08	5,56	1,27	5,56	17	15,24	11,11	169,32	5,15	129	24,87	5,71	1,67	2,31	25,24	1,11	5,08
Aconaemys	17.II.92.5	83	6,39	5,77	1,11	6,12	19	15,5	10,59	164,15	5,67	126	21,01	7,26	2,17	3,09	26,27	1,4	4,61
Aconaemys	17.II.92.4	87	7,04	6,1	1,15	5,25	16	16,76	11,92	199,76	5,94	130	27,16	8,47	1,92	2,85	27,59	1,4	5,28
Spalacopus	10.XI.95.5	107	6,75	6,98	0,97	4,66	15	13,91	11,12	154,68	8,24	145	23,81	7,73	2,59	4,54	29,56	1,4	2,15
Spalacopus	30.XI.93.1	110	6,59	6,09	1,08	6,03	19	16,04	11,61	186,22	7,69	134	23,04	5,84	2,41	3,25	27,38	1,73	1,72
Octodon	12.VII.88.6	81	8,1	6,03	1,34	6,6	21	17,69	12	212,28	5,26	124	23,18	6,4	1,33	3,3	28,34	1,04	7,99
Octodon	B 12.VII.88.1	83	8,05	5,77	1,40	5,83	18	17,53	11,51	201,77	4,9	124	23,96	7,23	1,25	2,69	27,81	1,16	7,87
Octodon	12.VII.88.2	85	8,75	5,67	1,54	6,76	21	17,67	14,45	255,33	6,44	122	23,46	6,62	1,58	2,59	28,46	1,38	7,85
Octodon	12.VII.88.5	85	8,58	5,35	1,60	6,67	21	16,37	11,85	193,98	5,22	123	22,67	5,86	1,24	2,61	25,6	1,5	7,37
Octodon	25.XI.98.1	95	8,52	6,08	1,40	6,66	21	19,18	15,06	288,85	6,81	136	23,36	5,93	1,43	2,67	30,76	1,92	6,91
<i>T. yonenagae</i>	UFBA 00467	69	9,08	4,9	1,85	7,19	23	19,17	13,31	255,15	3,94	129	15,95	1,83	1,52	3,32	25,8	1,13	6,43
<i>T. yonenagae</i>	UFBA 00470		9,01	5,31	1,70	7,46	23	18,88	12,23	230,9	5,12		16,95		1,56	2,92	27,38	1,4	
<i>T. yonenagae</i>	UFBA 00469		9,63	5,88	1,64	7,89	25	19,24	11,85	227,99	5,7		17,06		1,7	3,72	27,55	1,06	
<i>T. yonenagae</i>	UFBA 00468		8,58	5,17	1,66	7,61	24	18,6	12,07	224,5	4,62		14,15		1,28	3,39	24,67	1,4	
<i>T. yonenagae</i>	UFBA 00471		9,31	5,05	1,84	7,59	24	18,72	12,4	232,13	4,4		8,39		1,44	3,04	24,79	1,18	
<i>T. yonenagae</i>	UFBA 00472		8,97	4,98	1,80	7,49	24	19,22	13,39	257,36	4,03		16,41		1,34	3,18	25,66	1,18	
<i>T. yonenagae</i>	UFBA 00473		9,33	5,57	1,68	7,36	23	19,48	12,55	244,47	4,15		16,08		1,66	3,7	27,62	1,47	



Continuación Apéndice VII

Clasificación	MMP	ADF	APRF	NT	UCM	ACE	AEF	AFI	ETFI	ETM	VPF	UFT	AMU	ADU	APRU	UCT	AMFI	ADFI	VPFI	DAE	DA	USP	LP	UPA	LC	LA	
<i>E. leucipolus</i>	MMP 857-M																										
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 4201-M	5.9	10.2	6.2	4.4	4.2	5.0	12.0	41.4	48.1	8.6	5.0	6.2	7.4	10.4	23.6											
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 100	5.9	9.2	4.6	4.3	4.8	12.2	37.6	42.7		5.1	5.5	7.3	7.3	9.8	21.9	2.1	4.5	17.2	7.5			42.04	18	10.2		
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 403-M	5.4	8.4	6.9			38.3				4.8	4.9	7.9	11.0	21.3				18.0	7.1					18		
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 4172-M	4.9	7.6	5.6	3.2	3.4	4.2	10.1	28.0	33.8	4.8	4.3	3.4	7.1	9.8				13.9	6.5			30.95	14	7.98		
<i>E. chapalmalensis</i>	MACN 1099H																										
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 401-S	5.3	8.6	6.0	4.2	4.3	5.1	11.6	38.5	46.6	4.7	5.1	5.0	7.4	10.1	30.8			19.4	7.6					16	9.18	
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 630-M																										
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 621-M																										
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 439-S																										
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 603-M																										
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 265-S																										
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 570-S	6.0	9.3	6.5	4.5	4.6		11.4	37.8	43.9		5.2	5.7														
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 1672-M	6.2	9.0	6.9	3.7	4.3	5.0	11.2	41.7	48.2	9.8	5.3	7.1						17.5	7.6	22.5	70.0	47.15				
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 455-S	6.3	10.2	6.7	4.2	4.7	6.1	13.1	43.6	50.6		5.7							17.7	7.3							
<i>E. chapalmalensis</i>	MMP 405-M	3.8	5.9	4.6	3.0	3.0	3.5	6.7	26.4	30.4		3.4	4.2												12	6.86	
<i>E. gracilis</i>	MMP 798-M	4.6	6.7	5.5				33.1			6.7	3.7							13.8	5.8							
<i>Emyscops sp. nov.</i>	MMP 482-M																										
<i>Proecimus</i>	MLP 22.II.00.8	4.1	5.6	4.5	2.6	2.4	3.6	7.5	24.6	31.0	4.0	4.2	3.1	4.1	5.8	15.7	1.0	3.0	5.4	4.4	11.8	39.4	25.91	11	5.6		
<i>Proecimus</i>	MLP 22.II.00.7	3.8	5.7	4.3	3.0	2.8	3.6	7.8	26.5	31.4	4.0	3.6	2.9	4.0	5.5	14.7	1.1	2.9	5.9	9.0	12.8	40.4	27.15	11	5.01		
<i>Proecimus</i>	CN 197578	3.3	5.0	4.1	2.2	2.3	3.0	6.3	31.0	34.4	3.8	2.7	3.3						8.7	4.4	10.9	37.4	25.28				
<i>Proecimus</i>	CN 153623	4.1	5.5	4.8	2.5	2.8	4.0	8.1	38.3	37.1	4.9	3.8	3.7	3.4	4.4	17.3	1.8	2.5	6.2	6.2	10.5	5.3	12.5	46.8	31.04	11	5.86
<i>T. almidatus</i>	MN 62278	3.3	5.2	4.4	2.6	2.2	2.9	6.7	25.4	28.7	4.1	4.4	2.5	4.4	5.0	12.5	0.7	2.8	5.2	9.1	3.9	11.3	42.0	37.92	10	5.61	
<i>T. vionnense</i>	UFBA 449	3.1	4.7	4.1	2.3	2.2	2.6	5.9	32.2	25.0	5.1	3.0	3.1	2.6	3.8	4.6	12.9	1.1	1.9	4.1	8.4	4.1	9.3	35.9	24	10	5.4
<i>T. vionnense</i>	UFBA 471	2.8	4.2	3.3	2.3	2.0	2.6	5.9	30.8	23.9	4.7	2.0	2.6	2.2	3.8	4.3	12.6	1.1	2.3	4.1	7.9	4.1	8.2	33.1	22.35	9.5	4.97
<i>T. vionnense</i>	UFBA 470	3.0	4.9	3.5	2.4	2.1	3.0	6.0	32.3	25.6	4.9	2.6	2.6	2.3	4.1	4.8	13.4	0.7	2.8	4.5	8.4	4.5	10.7	34.6	23.31	11	5.19
<i>T. vionnense</i>	UFBA 473	2.8	4.8	3.0	2.3	1.9	3.0	6.6	30.1	23.2	5.2	2.5	3.0	2.4	4.0	5.1	12.5	0.6	2.2	3.9	8.4	4.4	9.8	34.4	23.52	10	5.18
<i>T. vionnense</i>	UFBA 472	3.2	4.9	3.5	1.9	2.1	2.8	5.7	31.4	24.9	5.1	2.7	3.4	2.6	4.1	5.0	14.8	1.0	2.0	8.5	4.2	9.4	33.6	22.92	9.4	5.1	
<i>T. vionnense</i>	UFBA 467	3.0	4.3	3.4	2.0	2.0	2.6	5.9	27.9	22.0	4.6	2.3	2.6	2.4	3.3	5.0	10.7	1.1	1.9	4.1	8.2	3.9	9.2	31.5	21.71	9.3	4.87
<i>Emyscops</i>	MLP 16.VII.02.11	3.0	5.0	3.8	2.0	2.3	2.8	6.2	20.7	24.2	3.0	2.9	2.1	4.0	4.8	12.7	1.0	2.3	5.1	9.0	5.1	10.7	44.2	29.67			
<i>Chomus</i>	MN 69867	4.0	5.4	4.6	2.9	2.4	3.3	6.8	25.0	28.6	3.8	4.0	3.8	3.3	4.5	6.1	1.4	2.9	6.7	10.4	5.0	10.9	49.9	31.01			
<i>Chomus</i>	MN 63851	3.4	5.6	4.2	2.4	2.2	3.0	6.5	21.5	25.9	3.4	3.1															
<i>Chomus</i>	MN 34406	3.8	6.3	4.2	2.8	2.6	3.4	7.7	28.8	33.2	4.4	3.8	3.8	3.3	4.5	6.1	1.4	2.9	6.7	10.4	5.0	10.9	49.9	31.01			
<i>Trichomys</i>	MN 46896	4.1	6.3	4.4	2.7	2.7	3.6	7.1	28.6	32.7	4.5	4.2	3.5	4.4	5.6	16.3	1.5	3.0	6.1	9.2	4.9	11.4	42.5	29.22	11	5.49	
<i>Trichomys</i>	MMP USB 542	4.1	6.0	5.0																							
<i>Trichomys</i>	UNB 189	4.3	10.5	7.8																							
<i>Trichomys</i>	UNB 190	3.8	8.6	7.2																							
<i>Trichomys</i>	UNB 188	3.4	6.9	7.9																							
<i>Metomys</i>	CN 190653	3.5	4.7	4.0	2.3	2.2	2.6	6.0	27.7	21.0	3.1	2.8	2.4	2.9	3.5	4.0	15.2	1.3	1.8	4.3	6.9	4.1	5.5	31.2	21.5	7.5	4.21
<i>Isotritax</i>	CN 190629	4.3	6.7	5.0	3.1	3.0	3.3	8.4	34.3	25.3	4.6	3.5	3.3	3.0	4.9	6.6	19.5	1.5	2.0	5.7	10.2	6.4	10.8	42.5	29.24	11	7.06
<i>Phyllomys</i>	CN 183139	3.2	4.5	3.7	2.4	2.4	3.1	6.1	27.4	19.9	3.7	2.7	2.9	2.0	3.3	4.4	14.5	1.4	2.2	4.4	8.7	4.4	7.0	30.9	21.62	8.9	5.94
<i>Dactinomys</i>	CN 190620	4.8	8.6	5.8	3.6	3.7	4.8	10.2	47.5	35.3	6.8	4.3	5.8	4.0	7.0	6.4	22.4	2.3	2.7	7.3	11.6	6.6	12.8	64.7	45.66		
<i>Urocazor</i>	MLP 1089	9.4	17.1	13.3	7.1	7.0	9.0	20.8	46.4	57.5	10.8	16.0	7.3	13.2	22.0	45.9	3.6	6.6	15.4	21.3	11.3	25.8	125.0	55.26	28	15.7	
<i>Urocazor</i>	MACN 14058	8.8	17.4	11.2	7.3	7.4	8.8	21.7	49.4	61.4	9.9	14.2	6.3	12.5	17.0	42.4	2.6	6.8	13.5	20.5	12.4	27.3	121.0	78.83	29	15.6	
<i>Microcavia</i>	MACN 30.70	9.5	16.3	10.3	7.2	7.4	8.8	20.5	49.2	60.4	8.6	12.0	7.3	12.5	17.5	45.8	3.4	6.3	13.6	20.8	11.9	32.8	115.7	73.73	28	14.9	
<i>Microcavia</i>	CN 6242	3.6	5.3	4.5	3.0	3.5	3.1	7.0	32.9	25.5	5.9	2.7	3.0	4.3	5.0	13.0	1.1	2.9	4.1	9.1	5.0	4.6	4.1	27.32	10	5.83	
<i>Microcavia</i>	CN 3825	3.4	6.2	4.3	2.8	2.5	2.9	7.0	33.1	24.9	5.8	2.8	2.9	4.7	6.0	13.1			9.8	5.4	5.8	42.9	28.28				
<i>Microcavia</i>	26.VIII.01.22	1.8	1.8	4.2	2.8	2.7	2.9	6.9	34.0	26.2	6.4	3.2	2.7	3.1	4.4	6.0	12.8		9.2	4.8	8.7	37.5	24.48	11	5.46		
<i>Caria</i>	30.V.02.8	5.8	7.0	6.2	3.3	3.0	3.6	8.5	40.8	30.5	7.9	5.3	4.2	5.2	6.7	16.4	3.1	3.0	6.4	10.3	5.4	14.1	59.8	34.58	12	6.02	
<i>Caria</i>	5.VI.00.8	5.3	8.0	5.8	3.8	3.0	3.9	8.8	43.5	34.1	7.9	4.0	3.6	5.4	7.4	22.0	1.9	3.3	6.3	10.0	5.7	11.6	37.61	13	6.58		
<i>Caria</i>	26.XII.02.1	4.5	6.0	5.0	2.8	2.9	3.2	7.5	33.8	25.2	7.0	4.0	3.6	3.5	5.8	16.3	1.6	2.4	3.9	9.4	6.0	28.7	29.37	13	5.39		

Continuación Apéndice VII

Ciudad	U1	LCD	ABC	AD	ADE	ADT	AEC	AFO	ADTCHT	ADTCHT	ADTCHT	DOCD	APH	DD	ER	LO	DTR	LTU	DTU	LE	AE	LCL	LF	LCF	CF	UTB	IET	AET	LF	LMTI	LMTII	LMTIII	LMTIV	LMTV	
Chimilla	MACN 42387	31.7	13.5	3.97	5.8	6.4	1.4	5.2	6.5	4.5	2.6	3.4	3.4	3.4	3.4	5.6	2.1	44.0	2.0	38.4	16.6	52.6	49.7	59.3	2.1	9.21	18.8	20.5	20.6	20.6	20.6	11.5			
Chimilla	MACN 16268	38.7	17.8	8.12	6.8	7.4	3.0	6.7	8.2	6.4	3.8	4.0	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	3.4	18.9	40.1	57.3	69.8	2.5	9.73	67.3	22.6	23.5	25.1	25.1	13.8			
Chimilla	MACN 13037	36.4	19.1	9.19	5.1	6.7	2.0	6.6	7.5	5.3	3.0	3.7	4.0	3.7	4.0	7.6	2.2	50.7	2.0	31.7	15.4	17.8	60.9	56.9	69.8	2.5	9.73	67.3	22.6	23.5	25.1	25.1	13.8		
Chimilla	MACN 34263	34.8	14.6	6.77	5.8	6.7	1.7	5.1	7.7	5.0	2.1	2.8	4.2	2.1	2.8	7.5	1.9	50.0	2.7	29.0	15.6	56.6	53.3	67.7	2.8	9.05	65.7	23.4	24.7	24.5	24.5	14.8			
Lagunillas	MACN 44263	56.8	27	13.1	9.2	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	
Lagunillas	MACN 44225	60.7	28.6	14.4	6.8	11.7	4.1	9.8	13.2	7.7	6.0	4.7	5.6	10.2	3.8	7.0	4.0	47.8	3.0	45.2	23.5	81.1	75.6	99.4	5.0	15	32.7	32.4	32.9	30.5	30.5	20.5			
Lagunillas	MACN 14117	54.2	26.8	13.5	9.8	10.9	3.2	9.1	12.3	6.7	5.2	4.6	4.8	10.1	3.3	6.2	3.0	62.1	3.0	49.6	26.2	97.5	91.7	112	4.1	19.2	107.4	37.2	35.9	35.7	22.3	22.3	38.3		
Lagunillas	MACN 39392	55.6	30.2	18.6	11.7	17.6	0.0	12.6	17.1	13.7	6.9	9.5	7.2	6.6	5.6	12.4	3.6	75.3	4.8	68.7	43.6	105	98.2	125	4.8	22.6	120.2	41.7	42.8	39.5	39.5	38.3			
Lagunillas	MLP 1683	71.6	44.8	29.5	14.9	19.2	5.0	13.9	19.2	15.7	7.7	9.2	7.3	6.6	9.1	7.5	73.4	4.1	88.7	109	109	10.9	131	5.6	34.2	127.2	41.0	44.7	41.8	41.8	41.8	41.8			
Lagunillas	MLP 271V 95.1	73.7	58.2	34.7	17.3	18.6	6.3	14.9	21.9	17.9	9.4	9.0	14.9	21.7	9.2	177.4	5.1	88.7	130	122	130	122	130	122	130	122	130	122	130	122	130	122	130	122	
Dolichobita	MLP 1078	110	52.2	32.5	13.8	17.1	6.6	14.9	23.1	19.0	10.8	10.0	16.3	20.7	9.1	190.6	4.7	88.1	142	131	142	131	142	131	142	131	142	131	142	131	142	131	142	131	142
Dolichobita	MLP 1079	104	52.1	26.5	11.6	17.9	7.2	14.4	23.4	17.4	10.8	8.8	14.6	23.0	9.4	177.1	4.8	91.0	132	124	132	124	132	124	132	124	132	124	132	124	132	124	132	124	132
Dolichobita	MLP 1080	112	54.8	23.8	14.2	18.7	7.5	14.8	22.9	16.5	9.5	9.6	13.9	18.6	9.5	167.5	4.0	87.1	126	117	126	117	126	117	126	117	126	117	126	117	126	117	126	117	126
Dolichobita	MLP 1090	70.4	30.1	13.5	10.4	12.5	4.5	9.0	13.0	8.3	5.3	7.2	5.6	11.6	4.3	71.0	3.6	57.6	87.4	83.3	88.9	85.4	93.5	5.3	17.5	89.9	38.7	40.9	36.5	36.5	36.5	36.5	36.5		
Dolichobita	MLP 10V1 98.1	70	32.6	16.3	10.0	12.7	5.1	10.0	13.5	8.6	5.2	6.2	6.2	6.2	13.4	4.4	78.5	4.5	58.2	74.5	70.9	74.5	70.9	74.5	70.9	74.5	70.9	74.5	70.9	74.5	70.9	74.5	70.9	74.5	70.9
Dolichobita	MLP 1081	63.8	24.9	16.6	8.2	10.0	4.4	8.6	12.8	8.8	4.4	5.2	6.9	14.2	4.7	86.5	3.9	54.5	113	108	113	108	113	108	113	108	113	108	113	108	113	108	113	108	113
Dolichobita	MACN 40396	85.7	55.6	35.7	14.4	20.3	7.8	14.8	19.2	11.2	8.2	7.0	7.0	7.0	19.0	5.6	94.3	7.0	88.5	43.6	105	98.2	125	4.8	22.6	120.2	41.7	42.8	39.5	39.5	38.3	38.3	38.3	38.3	

Continuación Apéndice VII

Ciudad	U1	LCD	ABC	AD	ADE	ADT	AEC	AFO	ADTCHT	ADTCHT	ADTCHT	DOCD	APH	DD	ER	LO	DTR	LTU	DTU	LE	AE	LCL	LF	LCF	CF	UTB	IET	AET	LF	LMTI	LMTII	LMTIII	LMTIV	LMTV	
Chimilla	MACN 42387	4.8	7.3	4.4	4.1	3.5	3.9	9.8	33.3	38.9	7.4	7.4	3.5	5.5	8.0	14.9	3.4	3.4	3.4	11.2	6.0	8.9	53.2	35.98	14	6.73	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91		
Chimilla	MACN 16268	5.9	8.4	6.5	3.7	4.0	4.6	9.9	38.9	45.2	8.2	8.2	3.7	5.9	8.5	17.8	0.6	3.4	5.4	14.0	6.9	11.5	66.4	44.24	15	7.91	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91		
Chimilla	MACN 13037	5.1	7.3	5.1	4.6	4.1	4.3	10.8	41.3	46.0	8.3	7.5	3.7	5.9	8.5	17.8	0.6	3.4	5.4	14.0	6.9	11.5	66.4	44.24	15	7.91	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91		
Chimilla	MACN 34263	4.8	7.8	5.3	4.0	3.1	4.0	9.2	30.5	37.8	8.4	3.5	6.0	3.8	5.4	7.3	16.9	0.4	2.5	4.8	13.3	7.2	8.9	59.0	44.87	14	7.17	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91	
Lagunillas	MACN 44225	9.0	12.5	8.6	7.7	5.9	7.7	18.3	61.8	71.8	14.1	12.3	7.1	10.7	11.8	27.3	2.5	4.1	8.1	23.5	11.3	24.7	105.0	67.17	22	12.4	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91		
Lagunillas	MACN 14117	6.6	11.5	7.6	6.3	5.4	6.2	14.6	53.9	61.3	9.4	9.7	6.1	9.0	22.0	24.4	1.1	4.4	20.2	9.5	18.7	86.3	56.99	23	11.9	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91			
Lagunillas	MLP 29 XII 00.3	8.9	13.8	8.3	6.9	6.4	8.1	17.8	63.8	74.1	10.6	8.7	7.8	11.7	15.3	28.2	1.6	6.5	8.4	24.0	11.1	20.6	101.9	72.18	26	14.9	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91		
Lagunillas	MACN 39392	8.9	17.1	9.6	7.0	7.4	8.9	20.7	31.6	62.7	17.6	13.4	7.1	12.9	18.6	34.2	2.8	7.4	16.7	29.5	13.0	43.3	136.2	82.79	32	19.1	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91		
Lagunillas	MLP 1683	11.0	17.5	11.5	9.5	8.6	10.5	23.0	62.3	73.5	21.7	12.9	9.3	12.5	18.2	36.3	2.8	7.4	16.7	29.5	13.0	43.3	136.2	82.79	32	19.1	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91		
Lagunillas	MLP 271V 95.1	10.7	18.7	11.5	10.3	9.6	11.2	25.4	94.4	63.0	24.1	9.7	13.9	9.8	13.7	17.7	42.5	3.3	7.3	15.5	31.4	14.0	47.1	144.5	86.33	35	18.3	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91	
Dolichobita	MLP 208	10.7	18.0	14.2	11.1	10.3	11.8	24.2	83.9	98.7	21.4	16.8	11.9	16.7	23.1	39.2	2.1	6.8	16.8	27.0	14.7	49.4	147.6	82.28	44	20.4	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91		
Dolichobita	MLP 1078	11.5	18.3	14.8	11.3	8.9	10.9	26.7	89.8	107.7	25.1	16.2	11.7	17.3	22.3	42.3	2.1	6.8	16.8	27.0	14.7	49.4	147.6	82.28	44	20.4	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91		
Dolichobita	MLP 1079	11.1	19.0	13.4	9.9	9.3	10.8	24.8	85.0	101.1	19.5	15.2	10.3	16.7	21.5	37.7	1.4	0.6	8.4	27.4	14.8	54.9	153.4	93.94	45	22.9	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91		
Dolichobita	MLP 1080	11.5	23.0	13.6	10.3	9.3	11.0	25.3	78.9	94.9	22.4	13.8	11.9	16.4	20.8	37.9	2.1	6.8	16.8	27.0	14.7	49.4	147.6	82.28	44	20.4	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91		
Dolichobita	MLP 1090	10.0	14.1	11.0	5.7	6.3	7.4	18.0	77.1	54.0	12.0	8.8	11.6	7.7	10.5	17.0	36.2	2.1	4.4	8.8	22.1	11.0	35.9	108.7	70.04	28	14.6	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91	
Dolichobita	MLP 10V1 98.1	9.2	13.5	10.9	6.0	6.4	7.3	17.2	78.2	73.1	14.8	7.4	8.4	6.6	10.4	14.8	27.6	2.2	5.5	8.3	21.9	11.0	37.7	107.8	66.67	29	14.6	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91	
Dolichobita	MLP 1081	7.5	10.2	7.6	6.0	4.7	6.1	13.7	66.1	49.2	13.6	4.8	9.1	9.0	14.3	19.7	41.2	5.2	8.8	14.0	14.0	34.6	13.1	20.4	135.6	87.13	36	17.6	12.4	6.9	10.5	66.9	45.52	15	7.91
D																																			

Apéndice VIII. Índices postcraneos analizados. (\*) Según Samuels y Van Valkenburgh, 2008.

Especimen	SMI	BI	HRI	HEB	OLI	URI	CI	FRI	FEB	TRI	TSI	PES	IM	TBG
<i>E. chapalmalensis</i>	0.467	1.205	0.108	0.217	0.138	0.073	1.305	0.097	0.199	0.069	0.298	0.473	0.670	1.472
<i>E. chapalmalensis</i>						0.093					0.311			
<i>E. chapalmalensis</i>										0.068	0.299	0.571		0.990
<i>E. chapalmalensis</i>	0.474	0.866	0.122	0.234	0.128	0.084	0.115	0.237						
<i>E. chapalmalensis</i>	0.506		0.094	0.240										
<i>E. chapalmalensis</i>									0.064	0.398				1.587
<i>E. chapalmalensis</i>									0.077	0.354		0.531		1.467
<i>Eumysops</i> sp. nov.												0.429	0.724	0.971
<i>Proechimys</i>	0.497	0.914	0.105	0.220	0.134	0.065	1.014	0.110	0.200	0.080	0.409	0.429	0.700	1.055
<i>Proechimys</i>	0.489	0.888	0.114	0.200	0.174	0.072	1.041	0.098	0.200	0.072	0.362	0.406	0.700	1.182
<i>Proechimys</i>	0.422	0.091	0.091	0.203			0.094	0.181						1.208
<i>Proechimys</i>	0.432	0.918	0.095	0.194	0.188	0.074	1.026	0.096	0.190	0.078	0.397	0.366	0.714	1.208
<i>T. dimidiatus</i>	0.448		0.105	0.205										
<i>T. dimidiatus</i>	0.424	0.944	0.095	0.186	0.166	0.055	1.102	0.086	0.176	0.060	0.299	0.443	0.681	1.252
<i>T. yonenagae</i>	0.409	1.016	0.082	0.190	0.139	0.067	1.186	0.085	0.166	0.062	0.304	0.484	0.600	1.659
<i>T. yonenagae</i>	0.429	1.025	0.082	0.195	0.164	0.074	1.229	0.081	0.171	0.052	0.299	0.551	0.584	1.682
<i>T. yonenagae</i>					0.172	0.067	1.180	0.084	0.165	0.053	0.314	0.540		1.599
<i>T. yonenagae</i>	0.412	0.988	0.085	0.179	0.139	0.063	1.213	0.079	0.188	0.057	0.295	0.510	0.598	1.866
<i>T. yonenagae</i>	0.419	1.002	0.091	0.189	0.155	0.069	1.185	0.089	0.163	0.062	0.355	0.517	0.582	1.614
<i>T. yonenagae</i>	0.430	1.024	0.087	0.200	0.173	0.064	1.190	0.092	0.181	0.061	0.275	0.516	0.603	1.548
<i>Euryzgomatomys</i>	0.427	0.862	0.107	0.258	0.214	0.086	1.020	0.100	0.206	0.066	0.410	0.348	0.702	0.993
<i>Clyomys</i>	0.431		0.122	0.248				0.109	0.185					0.703
<i>Clyomys</i>	0.405		0.143	0.269				0.104	0.201					1.018
<i>Clyomys</i>	0.405		0.159	0.257				0.110	0.195					0.743
<i>Thrichomys</i>	0.519	0.800	0.097	0.226	0.175	0.082	1.054	0.091	0.186	0.075	0.390	0.315	0.642	1.156
<i>Thrichomys</i>	0.507	0.926	0.138	0.218	0.181	0.090	0.904	0.090	0.157	0.085	0.398	0.315	0.644	1.108
<i>Thrichomys</i>	0.490	0.834	0.081	0.211	0.195	0.089	1.091	0.100		0.065	0.395		0.676	
<i>Thrichomys</i>	0.241	0.908	0.086	0.215	0.223	0.061	0.994	0.097		0.084	0.447	0.171	0.695	
<i>Thrichomys</i>	0.469	0.991	0.101	0.234	0.239	0.060	1.036	0.100		0.087	0.415	0.189	0.630	
<i>Mesomys</i>	0.508	0.857	0.102	0.258	0.215	0.098	0.955	0.113	0.191	0.098	0.510	0.300	0.702	0.880
<i>Isolthrix</i>	0.508	0.875	0.106	0.263	0.202	0.084	0.991	0.109	0.213	0.078	0.501	0.334	0.680	1.084
<i>Phyllomys</i>	0.490	0.886	0.101	0.246	0.201	0.089	1.028	0.104	0.201	0.065	0.460	0.342	0.702	1.167
<i>Dactylomys</i>	0.419	0.884	0.084	0.224	0.159	0.074	1.008	0.091	0.192	0.074	0.419		0.774	1.399
<i>Myocastor</i>	0.489	1.165	0.117	0.285	0.163	0.097		0.117	0.258			0.484		1.140
<i>Myocastor</i>	0.440	1.061	0.141	0.287	0.199	0.071	1.130	0.102	0.251	0.064	0.435	0.522	0.709	1.136
<i>Myocastor</i>	0.464	1.121	0.135	0.299	0.203	0.080	1.182	0.116	0.250	0.075	0.473	0.400	0.763	0.912
<i>Microcavia</i>	0.277	0.859	0.080	0.184	0.207	0.068	1.317	0.096	0.184	0.059	0.261	0.413	0.682	1.636
<i>Microcavia</i>	0.306		0.085	0.195			1.156	0.090	0.185	0.066	0.299			1.697
<i>Microcavia</i>	0.309	0.885	0.090	0.183	0.215	0.059	1.188	0.098	0.178	0.067	0.280	0.410	0.683	1.685
<i>Cavia</i>	0.458	0.806	0.094	0.173	0.223	0.085	1.000	0.124	0.182	0.090	0.351	0.330	0.749	1.363
<i>Cavia</i>	0.448	0.817	0.080	0.163	0.211	0.078	1.023	0.108	0.178	0.071	0.435	0.343	0.746	1.482
<i>Cavia</i>	0.442	0.848	0.100	0.189	0.234	0.077	0.989	0.117	0.195	0.094	0.429	0.361	0.772	1.564

## Continuación Apéndice VIII.

	Especimen	SMI	BI	HRI	HEB	OLI	URI	CI	FRI	FEB	TRI	TSI	PES	IM	TBG
<i>Chinchilla</i>	MACN 42.387	0.426	1,073	0.106	0.200	0.147	0.051	1,127	0.092	0.186	0.060	0.250	0.390	0.587	1,534
<i>Chinchilla</i>	MACN 16268	0.459		0.103	0.190	0.190			0.098	0.165					1,398
<i>Chinchilla</i>	MACN 13037	0.523	1,115	0.101	0.184	0.178	0.046	1,147	0.084	0.177	0.053	0.255	0.387	0.589	1,639
<i>Chinchilla</i>	MLP 11.VIII.99.41	0.421	1,185	0.080	0.192	0.175	0.063	1,196	0.085	0.162	0.056	0.250	0.436	0.611	1,744
<i>Lagidium</i>	MACN 34263	0.475	0.938	0.078	0.200	0.183	0.072	1,224	0.091	0.178	0.068	0.262	0.388	0.575	1,173
<i>Lagidium</i>	MACN 44-25	0.472	0.923	0.078	0.193	0.169	0.067	1,208	0.093	0.191	0.061	0.235	0.375	0.550	1,569
<i>Lagidium</i>	MACN 14.17	0.494	0.886	0.084	0.200	0.195	0.058	1,227	0.082	0.180	0.062	0.245	0.399	0.566	1,425
<i>Lagidium</i>	MLP 29.XII.00.3	0.448	0.895	0.094	0.200	0.215	0.056	1,153	0.091	0.183	0.070	0.251	0.368	0.563	1,195
<i>Lagostomus</i>	MACN 39.92	0.544	1,014	0.118	0.270	0.197	0.076	1,273	0.103	0.239	0.065	0.311	0.477	0.570	1,979
<i>Lagostomus</i>	MLP 1683	0.626	1,005	0.133	0.246	0.228	0.086	1,188	0.105	0.219	0.075	0.291	0.407	0.625	1,967
<i>Lagostomus</i>	MLP 27.IV.95.1	0.609	1,003	0.125	0.260	0.258	0.096	1,203	0.098	0.233	0.075	0.324	0.409	0.614	2,247
<i>Dolichotis</i>	MLP 208	0.506	1,302	0.078	0.161	0.140	0.033	1,252	0.082	0.185	0.073	0.240	0.535	0.901	1,996
<i>Dolichotis</i>	MLP 1078	0.473	1,478	0.090	0.155	0.122	0.028	1,222	0.081	0.187	0.067	0.243	0.523	0.866	2,176
<i>Dolichotis</i>	MLP 1079	0.500	1,408	0.084	0.171	0.149	0.031	1,204	0.084	0.188	0.065	0.238	0.508	0.866	1,766
<i>Dolichotis</i>	MLP 1080	0.485	1,249	0.086	0.167	0.125	0.027	1,256	0.091	0.201	0.075	0.240	0.528	0.886	1,946
<i>Dasyprocta</i>	MLP 1090	0.427	0.797	0.102	0.178	0.195	0.061	1,045	0.114	0.206	0.084	0.396	0.440	0.708	1,203
<i>Dasyprocta</i>	MLP 10.VI.98.1	0.466	0.899	0.088	0.182	0.205	0.069	1,053	0.103	0.193	0.071	0.295	0.460	0.728	1,605
<i>Pediolaagus</i>	MLP 1081	0.390	1,096	0.082	0.157	0.197	0.053	1,284	0.100	0.183	0.059	0.297	0.488	0.786	1,819
<i>Cuniculus</i>	MACN 49.396	0.649	0.816	0.082	0.237	0.252	0.093	0.956	0.113	0.216	0.083	0.380	0.289	0.702	1,669
<i>Ctenomys</i>	CBF 2288	0.480	0.900	0.156	0.369	0.289	0.085	1,056	0.119	0.245	0.073	0.424	0.329	0.821	1,261
<i>Ctenomys</i>	CBF 2281	0.489	0.959	0.144	0.405	0.228	0.081	1,073	0.132	0.272	0.077	0.419	0.332	0.811	1,125
<i>Ctenomys</i>	CBF 2282	0.479	0.918	0.119	0.353	0.283	0.100	1,053	0.106	0.236	0.064	0.390	0.304	0.794	1,279
<i>Aconaemys</i>	MLP 17.II.92.11	0.366	0.916	0.094	0.255	0.197	0.089	1,096	0.097	0.214	0.058	0.344		0.756	1,164
<i>Aconaemys</i>	MLP 17.II.92.4	0.355	0.919	0.078	0.258	0.236	0.070	1,156	0.087	0.202	0.052	0.369		0.740	1,287
<i>Aconaemys</i>	MLP 17.II.92.3	0.390	0.960	0.084	0.284	0.200	0.076	1,215	0.102	0.206	0.053	0.337		0.730	1,187
<i>Octodon</i>	MLP 12.VII.88.1	0.352	0.995	0.078	0.229	0.176	0.063	1,147	0.102	0.196	0.046	0.344		0.729	0,929
<i>Octodon</i>	MLP 12.VII.88.3	0.390	1,066	0.119	0.282	0.184	0.068	1,222	0.123	0.239	0.061	0.316		0.715	0,927
<i>Allactaga</i> *		0.466	1,239	0.093	0.292	0.156	0.036	1,561	0.072	0.155	0.049	0.246	1,108	0.367	
<i>Dipodomys</i> *		0.356	1,328	0.094	0.314	0.123	0.041	1,521	0.081	0.204	0.057	0.269	0,644	0.494	
<i>Dipodomys</i> *		0.400	1,420	0.093	0.327	0.130	0.037	1,495	0.076	0.169	0.051	0.266	0,739	0.507	
<i>Dipus</i> *		0.458	1,326	0.096	0.304	0.145	0.042	1,639	0.073	0.167	0.049	0.240	1,202	0.376	
<i>Jaculus</i> *		0.459	1,242	0.101	0.333	0.159	0.046	1,060	0.076	0.177	0.054	0.234	1,201	0.358	
<i>Pedetes</i> *		0.490	0.955	0.091	0.294	0.157	0.067	1,391	0.091	0.212	0.068	0.254	0,520	0.419	
<i>Pygeretmus</i> *		0.414	1,265	0.097	0.304	0.154	0.039	1,552	0.095	0.167	0.052	0.257	0,994	0.372	