

DEFINICIÓN DEL GÉNERO *EUMYSOPS* AMEGHINO, 1888 (RODENTIA, ECHIMYIDAE) Y SISTEMÁTICA DE LAS ESPECIES DEL PLIOCENO TEMPRANO DE LA ARGENTINA CENTRAL



A. ITATÍ OLIVARES^{1,3}, DIEGO H. VERZI^{1,3} Y M. GUIOMAR VUCETICH^{2,3}

¹Sección Mastozoología, División Zoología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA, La Plata, Argentina. iolivares@fcnym.unlp.edu.ar, dverzi@fcnym.unlp.edu.ar.

²División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA, La Plata, Argentina. vucetich@fcnym.unlp.edu.ar

³CONICET

Resumen. Se brinda una definición del género *Eumysops* Ameghino y se revisa la sistemática de sus especies más tempranas, *E. laeviplicatus* Ameghino y *E. formosus* Ameghino, del Plioceno temprano de las formaciones Monte Hermoso e “Irene” (sudoeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina central). *Eumysops* posee rasgos craneomandibulares y postcraneos que lo diferencian de los restantes Echimyidae: arqueamiento y acortamiento posterior del cráneo, rostro angosto, región orbital amplia, apófisis paraoccipital marcadamente ventral, cóndilo mandibular y proceso coronoides bajos, espina iliaca ventrocaudal distalizada y fuerte reducción de los metatarsianos I, II y V. De acuerdo al concepto de *Eumysops* propuesto aquí, el género estaría integrado por cuatro especies: *E. laeviplicatus*, *E. formosus*, *E. chapalmalensis* Rovereto y *E. gracilis* Rovereto. *E. laeviplicatus* del Montehermosense–Chapdamalalense inferior es la especie más antigua del género, mientras que *E. formosus* se registra al menos en el Chapadmalalense inferior. Estas especies están ausentes en el Plioceno temprano–tardío del área de Chapadmalal (sudeste de Buenos Aires) donde se registran otros representantes del género. Este patrón estratigráfico, coincidente con el de otros dos géneros de caviomorfos, sustenta la hipótesis de una mayor similitud faunística entre los dos niveles reconocidos para la Formación Monte Hermoso que entre el nivel superior de esta última y la Formación Chapadmalal.

Palabras claves. Echimyidae. *Eumysops*. Plioceno. Formación Monte Hermoso.

Abstract. DEFINITION OF THE GENUS *EUMYSOPS* AMEGHINO, 1888 (RODENTIA, ECHIMYIDAE) AND SYSTEMATICS OF THE SPECIES FROM THE EARLY PLIOCENE OF CENTRAL ARGENTINA A definition of the genus *Eumysops* Ameghino and a systematic review of its oldest species, *E. laeviplicatus* Ameghino and *E. formosus* Ameghino, from the early Pliocene of the Monte Hermoso and “Irene” Formations (southwest of Buenos Aires province, central Argentina), are provided. *Eumysops* has craniomandibular and postcranial features that clearly define it within the Echimyidae: posterior skull short and bowed, rostrum narrow, orbital region very wide, paroccipital apophysis ventrally protruding, condyle and coronoid processes low, distalized ventrocaudal iliac spine, and metatarsals I, II and V markedly reduced. According to the concept of *Eumysops* here proposed, the genus would include four species: *E. laeviplicatus*, *E. formosus*, *E. chapalmalensis* Rovereto and *E. gracilis* Rovereto species. The oldest species *E. laeviplicatus*, from the Montehermosan–lower Chapdamalalan, co-occurs with *E. formosus* at least in the lower Chapadmalalan. These species are absent in the early–late Pliocene of the Chapadmalal area (southeast of Buenos Aires province) where other representatives of the genus are recorded. This stratigraphic pattern, concurrent with that of other two caviomorph genera, supports the hypothesis that there is a higher faunal similarity between the two recognized levels of the Monte Hermoso Formation than between the upper level of this formation and the Chapadmalal Formation.

Key words. Echimyidae. *Eumysops*. Pliocene. Monte Hermoso Formation.

LA familia Echimyidae Gray, 1825 (incluyendo Myocastoridae; Patterson y Pascual, 1968; Leite y Patton, 2002) se distribuye ampliamente en América del Sur y Central, y su mayor riqueza se concentra actualmente en la Subregión Brasileña (*sensu* Hershkovitz, 1958; Vucetich y Verzi, 1999). Esta familia reúne alrededor del 45% de las especies vivientes de caviomorfos (más de 90 especies pertenecientes a 24 géneros; Emmons, 2005; Woods y Kilpatrick, 2005), las cuales presentan diversos modos de vida, desde arborícolas a fosoriales (Emmons, 2005; Galewski *et al.*, 2005). Posee un rico

registro fósil (Reig, 1989; Verzi *et al.*, 1994, 1995; Vucetich y Verzi, 1995, 1996; McKenna y Bell, 1997; Hadler *et al.*, 2008) que comienza en el Oligoceno tardío (Wood y Patterson, 1959; Patterson y Pascual, 1968) o aún antes (Frailley y Campbell, 2004, aunque ver Shockey *et al.*, 2004; Vucetich *et al.*, 2010). Si bien la distribución actual de la familia es esencialmente brasileña y comprende ambientes arbolados (Galewski *et al.*, 2005), parte de la historia moderna (postmiocénica) del grupo transcurrió en ambientes abiertos de la Subregión Patagónica (*sensu* Hershkovitz, 1958). Desde

el Huayqueriense (Mioceno tardío), la mayor parte de las especies registradas en América del Sur austral (esencialmente Argentina y Bolivia) están claramente relacionadas a los géneros vivos *Proechimys* Allen, 1899, *Thrichomys* Trouessart, 1880, *Clyomys* Thomas, 1916 y *Euryzygomatomys* Goldi, 1901 (Rovereto, 1914; Reig, 1989; Verzi *et al.*, 1994, 1995; Vucetich, 1995; Vucetich y Verzi, 1995, 1996). Estos géneros permanecen incluidos en la parafilética subfamilia “Eumysopinae” (Galewski *et al.*, 2005; Woods y Kilpatrick, 2005). Durante el Huayqueriense, el grupo experimentó una importante cladogénesis en el centro y oeste de la Argentina; sin embargo, como resultado de posteriores extinciones, quedó representado únicamente en el Plio–Pleistoceno de la Argentina central por el género *Eumysops* Ameghino, 1888, unos pocos registros del actual *Clyomys* y un género indeterminado (Vucetich *et al.*, 1997, 2005; Vucetich y Verzi, 1999; Tauber, 2000; Candela *et al.*, 2007).

En el género *Eumysops* se ha incluido una gran cantidad de especies de octodontoideos con molares inferiores trilofodonte, las cuales muestran similitudes al menos superficiales. Las especies descritas para este género provienen del Mioceno tardío de las provincias de Mendoza y Catamarca (Rovereto, 1914), del Mio–Pleistoceno de Entre Ríos (Kraglievich, 1945; Vucetich *et al.*, 2005; Candela *et al.*, 2007), y del Plioceno de Córdoba (Tauber, 2000) y de la costa bonaerense (Ameghino, 1888, 1906, 1908; Rovereto, 1914; Rusconi, 1935; Vucetich y Verzi, 1996). Del análisis de los trabajos donde se han listado, descrito o parcialmente ana-

lizado estas especies (Kraglievich, 1945; Kraglievich y Reig, 1954; Vucetich y Verzi, 1995; Tauber, 2000; Verzi y Quintana, 2005; Vucetich *et al.*, 2005) surge claramente que su sistemática y afinidades requieren una profunda revisión.

En el presente trabajo se brinda una nueva definición del género *Eumysops* que incluye tanto una diagnosis revisada como una nueva propuesta de su extensión (*i.e.*, el conjunto de taxones subordinados *sensu* Reig, 1987, p. 349), basada en resultados de una exhaustiva revisión de los materiales originalmente asignados al género (Olivares, 2009). Asimismo, se brinda un detallado análisis anatómico y se revisa la sistemática y distribución estratigráfica de las especies más antiguas, del Plioceno temprano de la Formación Monte Hermoso y la “Formación Irene”. Dada la abundante representación de *Eumysops* en el registro fósil y la muy buena preservación de los materiales, su estudio ha sido proyectado en etapas. Esta representa la primera contribución de una serie de trabajos en elaboración en los que se trata la anatomía, sistemática y filogenia de este peculiar género de Echimyidae.

MARCO GEOLÓGICO

El yacimiento de Farola Monte Hermoso se encuentra sobre la costa sudoeste de la provincia de Buenos Aires, en el Partido de Coronel Rosales, a 53 km al sudeste de Bahía Blanca (Zavala, 1993) y a 17 km al oeste de Pehuen-Có (Fig. 1; Cione y Tonni, 1995a). Información sobre la geología, bioestratigrafía y cronología de este yacimiento puede encontrarse en Ameghino (1889), Bonaparte (1960), Zavala

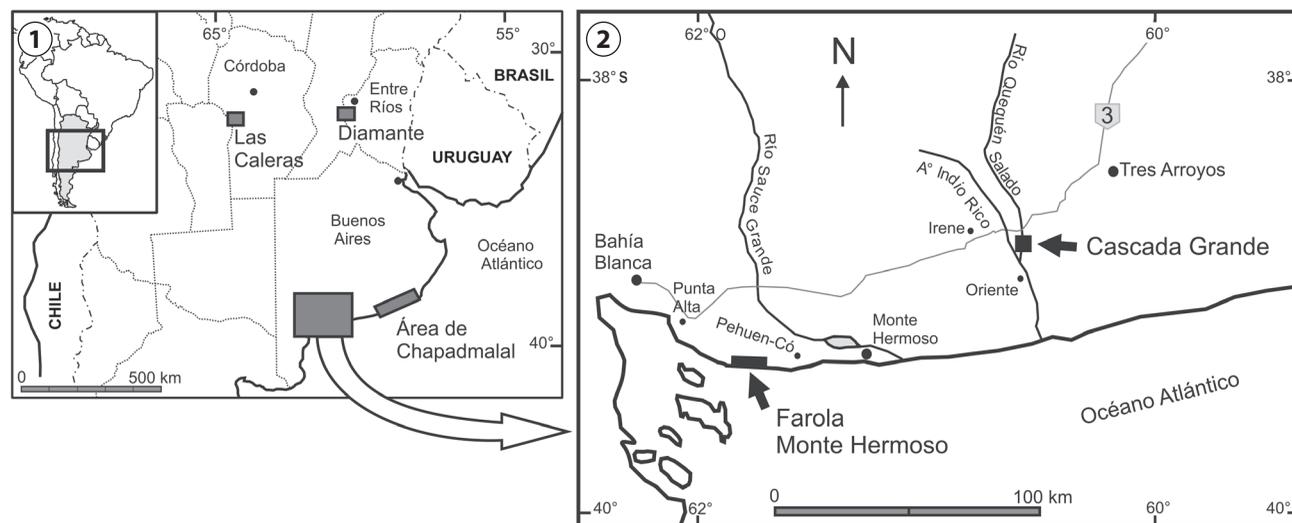


Figura 1. Distribución geográfica de/ *geographical distribution of Eumysops* Ameghino. **1,** Distribución en la Argentina (rectángulos)/ *distribution in Argentina (rectangles)*; **2,** Detalle de la distribución en el área costera del sudoeste de la provincia de Buenos Aires; las flechas señalan la ubicación de los yacimientos portadores/ *detail of the distribution in the southwestern coastal area of the Buenos Aires province; arrows indicate location of the bearing deposits.*

(1993), Zavala y Navarro (1993), Cione y Tonni (1995a,b, 2001) y Albino *et al.* (2009). Zavala (1993) reconoció las siguientes unidades: una inferior denominada 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, y en el tope de la columna, los 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 (Fidalgo y Tonni, 1982) o más (Bonaparte, 1960). Más recientemente, Zavala (1993) y Zavala y Navarro (1993) la interpretaron como una única unidad y la nominaron formalmente como Formación Monte Hermoso; sus depósitos, genéticamente vinculados, habrían sido generados por un sistema fluvial con ríos de alta sinuosidad.

Desde el punto de vista bioestratigráfico, se han reconocido dos unidades para la Formación Monte Hermoso sobre la base de sus mamíferos fósiles: la inferior, Zona de *Trigodon gaudryi* Ameghino, 1887 (Toxodontidae), y la superior, Zona de *Neocavia depressidens* Parodi y Kraglievich, 1948 (Caviidae; Cione y Tonni, 1995a). Estas dos biozonas son la base bioestratigráfica de los Pisos/Edades Montehermosense y Chapadmalalense inferior, respectivamente (Tonni *et al.*, 1992a; Cione y Tonni, 1995a,b). La unidad inferior, cuya fauna permitió definir el Piso/Edad Montehermosense, es reconocida como el comienzo del Plioceno (*e.g.*, Marshall *et al.*, 1983; Tonni *et al.*, 1992a; Cione y Tonni, 1995a, 1996; Deschamps, 2005; aunque ver Cione y Tonni, 2001). La unidad superior es considerada de antigüedad Chapadmalalense inferior sobre la base de similitudes faunísticas con el Chapadmalalense típico (Chapadmalalense superior *sensu* Tonni *et al.*, 1992a), basado en la fauna de la Formación Chapadmalal, aflorante entre Mar del Plata y Miramar. No existen 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 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, *c.* 5.3 Ma, Ogg *et al.*, 2008; Marshall *et al.*, 1983; Tonni *et al.*, 1992b; Cione y Tonni, 1995b; 1996). Esto es consistente con la información biocronológica y correlaciones con localidades del oeste de la Argentina y Bolivia que sugieren una edad < 5.8 Ma (Cione y Tonni, 1995a, 1996).

En el perfil expuesto sobre las márgenes del río Quequén Salado, al oeste de la ciudad de Tres Arroyos (Fig. 1.2), Reig (1955) reconoció una nueva unidad litoestratigráfica que denominó “Formación Irene”; sin embargo, ésta aún no ha sido definida formalmente (Tonni *et al.*, 1992b; 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 (1995a). En las márgenes del río se encuentran varias localidades fosilíferas, una de las cuales es Cascada Grande (Fig. 1.2; Goin *et al.*, 1994; Vucetich y Verzi, 1996), ubicada aproximadamente a 10 km al sur del puente de la intersección con la Ruta Nacional 3. Esta localidad es la que muestra la mayor potencia de toda la secuencia sedimentaria aflorante en el área (Fidalgo *et al.*, 1975). Su antigüedad, al igual que la de los restantes afloramientos de la “Formación Irene”, aún debe ser revisada. La “Formación Irene” ha sido asignada al Montehermosense y/o al Chapadmalalense (Mignone, 1946; Pascual *et al.*, 1965; Fidalgo *et al.*, 1975; Goin *et al.*, 1994; Goin y Pardiñas, 1996) y parte de sus afloramientos al Huayqueriense (Verzi *et al.*, 2008). La localidad de Cascada Grande ha sido correlacionada con el Chapadmalalense inferior por presentar una asociación faunística similar a aquella del nivel superior de la Formación Monte Hermoso (Plioceno temprano; Goin *et al.*, 1994; Vucetich y Verzi, 1996).

MATERIALES Y MÉTODOS

Para la redefinición del género *Eumysops*, se revisaron 303 especímenes asignados a distintas especies del género; esto incluye ejemplares tipo de especies originalmente asignadas a *Eumysops*, o pertenecientes a otros géneros posteriormente considerados sinónimos, y material referido, así como también numerosos materiales inéditos del Plioceno (Material Suplementario I). Esta muestra se comparó con materiales de géneros vivientes de las cuatro subfamilias de Echimyidae reconocidas para América del Sur: *Thrichomys*, *Proechimys*, *Trinomys* Thomas, 1921, *Euryzygomatomys*, *Clyomys* (“*Eumysopinae*”), *Dactylomys* Geoffroy Saint-Hilaire, 1838, *Kannabateomys* Jentink, 1891 (Dactylomyinae), *Mesomys* Wagner, 1845, *Phyllomys* Lund, 1839, *Isothrix* Wagner, 1845, *Echimys* Cuvier, 1809 (Echimyinae), *Myocastor* Kerr, 1792 (Myocastorinae) depositados en las colecciones del MACN, MLP, MN-UFRJ, MMP, MVZ, UFBA, UnB.

Para los taxones *Eumysops plicatus* Ameghino, 1888, *Eumysops robustus* Ameghino, 1888, *Eumysops ponderosus* Rovereto, 1914, *Eumysops intermedius* Rovereto, 1914, *Eumysops serridens* Rovereto, 1914; ?*Eumysops incertus* Rusconi, 1935,

Eumysops parodii Kraglievich, 1945 y *Eumysops scalibrinianus* Kraglievich, 1965 se utiliza nomenclatura abierta dado que, aunque no pertenecen a *Eumysops* (Kraglievich, 1957; Olivares, 2009), no han sido transferidos a otros géneros. Asimismo, “Eumysopinae” es utilizado aquí de manera informal dado que la monofilia de este grupo ha sido cuestionada en revisiones recientes (e.g., Leite y Patton, 2002; Galewski et al., 2005).

Las diagnosis brindadas son politéticas (*sensu* Reig, 1987), es decir, incluyen tanto caracteres exclusivos como no exclusivos, asumiendo el valor diagnóstico de su combinación.

La nomenclatura de los rasgos anatómicos craneanos (Fig. 2.1–3) y postcraneanos sigue a Grassé (1967), Lavocat (1971, 1976), Moore (1981), Wahlert (1984), Novacek (1993), Verzi (1994, 2001); la nomenclatura de los molares (Fig. 2.4, 5) corresponde a Marivaux et al. (2004). Para la interpretación de la variabilidad inter- e intraespecífica se tuvo

en cuenta la edad relativa de cada individuo analizado. Para esto se definieron clases de edad sobre la base del patrón de erupción y desgaste dentario de los molares superiores e inferiores (Tab. 1; Patton y Rogers, 1983; Patton, 1987; Malcolm, 1992; Leite, 2003).

Abreviaturas institucionales. MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MD-FM, Museo Municipal de Ciencias Naturales “Charles Darwin”, Coronel Rosales, Argentina; MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; MMP, Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”, Mar del Plata, Argentina; MN-UFRJ, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; MVZ, Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, USA; PVL, Instituto de Paleontología, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; UFBA, Museu de Zoologia, Universidade Federal de Bahia, Bahia, Brasil; UnB, Universidade de Brasilia, Brasilia, Brasil.

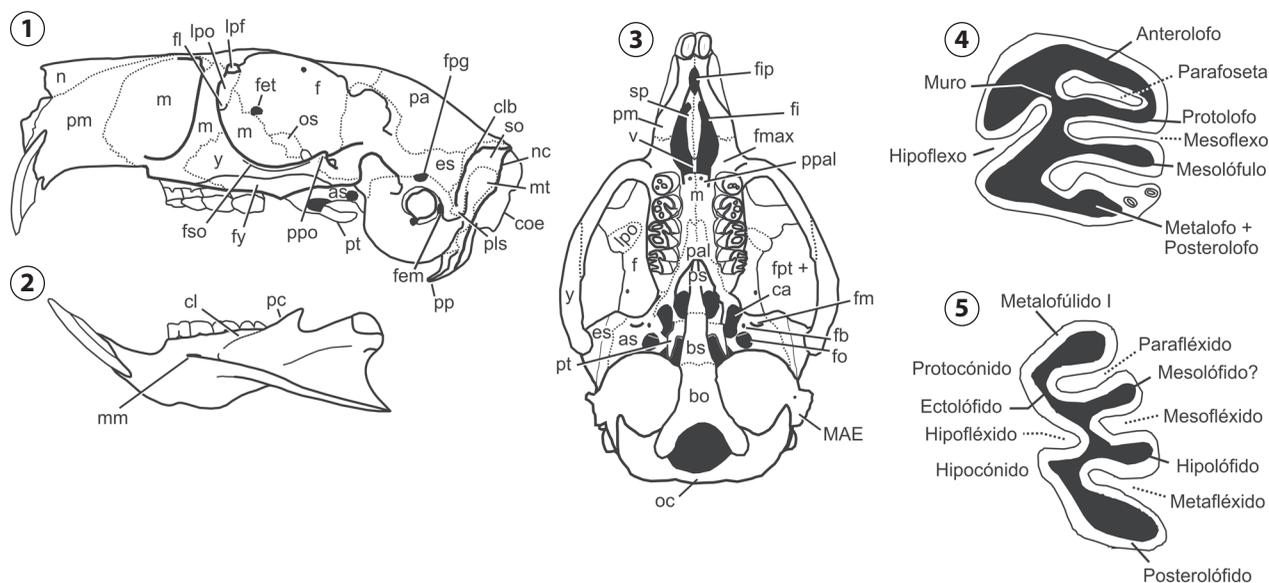


Figura 2. Morfología del cráneo, mandíbula y molares de *Eumysops* Ameghino/ morphology of the skull, jaw, and molars of *Eumysops* Ameghino. **1,** Vista lateral del cráneo/ lateral view of the skull: **as**, alisfenoides/ alisphenoid; **clb**, cresta lambdaidea/ lambdaoid crest; **coe**, cresta occipital externa/ external occipital crest; **es**, escamosal/ squamosal; **f**, frontal/ frontal; **fem**, foramen estilomastoideo/ stylomastoid foramen; **fet**, foramen etmoideo/ ethmoid foramen; **fl**, foramen lacrimal/ lacrimal foramen; **fpg**, foramen postglenoideo/ postglenoid foramen; **fso**, fosa suborbitaria/ suborbital fossa; **fy**, fosa yugal/ jugal fossa; **lpf**, proceso facial del lacrimal/ facial process of the lacrimal; **lpo**, proceso orbital del lacrimal/ orbital process of the lacrimal; **m**, maxilar/ maxilar; **mt**, bula mastoidea/ mastoid bulla; **n**, nasal/ nasal; **nc**, cresta nuchal/ nuchal crest; **os**, orbitoesfenoides/ orbitosphenoid; **pa**, parietal/ parietal; **pls**, proceso lateral del supraoccipital/ supraoccipital lateral process; **pm**, premaxilar/ premaxillary; **pp**, apófisis paraoccipital/ paroccipital process; **ppo**, apófisis paraorbitaria/ post-orbital process; **pt**, apófisis pterigoidea/ pterygoid process; **so**, supraoccipital/ supraoccipital; **y**, yugal/ jugal; **2,** Vista lateral de la mandíbula/ lateral view of mandible: **cl**, cresta lateral/ lateral crest; **mm**, muesca masetérica/ masseteric notch; **pc**, proceso coronoides/ coronoid process; **3,** Vista ventral del cráneo/ ventral view of skull: **bo**, basioccipital/ basioccipital; **bs**, basiesfenoides/ basisphenoid; **ca**, canal alisfenoides/ alisphenoid canal; **fb**, foramen buccinador/ buccinator foramen; **fi**, forámenes incisivos/ incisive foramina; **fip**, foramen inter-premaxilar/ intermaxillary foramen; **fm**, foramen masticatorio/ masticatory foramen; **fmax**, fosa maxilar/ maxillary fossa; **fo**, foramen oval/ foramen ovale; **fpt**, fosa pterigoidea/ pterygoid fossa; **MAE**, meato acústico externo/ external auditory meatus; **oc**, occipital/ occipital; **pal**, palatino/ palatine; **ppal**, puente palatal/ palatal bridge; **ps**, presfenoides/ presphenoid; **sp**, septo premaxilar/ premaxillary septum; **v**, vómer/ vomer; **4,** Vista oclusal del M2 izquierdo indicando la nomenclatura de lófos y flexos/ occlusal view of the left M2 indicating the nomenclature of lophids and flexids; **5,** Vista oclusal del dp4 izquierdo indicando la nomenclatura de lófidios y fléxidos/ occlusal view of the left dp4 indicating the nomenclature of lophids and flexids.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden RODENTIA Bowdich, 1821

Suborden HYSTRICOMORPHA Brandt, 1855

Infraorden HYSTRICOGNATHI Brandt, 1855

Superfamilia OCTODONTOIDEA Waterhouse, 1839

Familia ECHIMYIDAE Gray, 1825

Subfamilia EUMYSOPINAE Rusconi, 1935

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

1888. *Eumysops* Ameghino, p. 5–6; Ameghino, 1889, pl. VI.12; Rovereto, 1914, p. 135 (*partim*), figs. 57, 58; Kraglievich, 1957, p. 37–39; Kraglievich, 1965, p. 260 (*partim*), fig. 2 a–b.

1906. *Proatherura* Ameghino, p. 413, fig. 290; Kraglievich, 1957, p. 37.

1908. *Proaguti* Ameghino, p. 424 (*nomen nudum*); Rovereto, 1914, p. 188, fig. 73; Kraglievich, 1957, p. 37.

Especie tipo. *Eumysops laeviplicatus* Ameghino, 1888.

Diagnosis ampliada (* indica caracteres exclusivos). Equímido de tamaño mediano, igual o mayor que el de *Thrichomys*; *cráneo arqueado posteriormente, parietales fuertemente acortados y descendentes; región postdentaria marcadamente acortada (*i.e.*, distancia entre el extremo posterior de la fosa glenoidea y el occipucio aproximadamente igual a la longitud del diastema); *extremo anterior del rostro más largo y angosto que en los restantes equímidos; nasales extendidos hasta el nivel de la porción anterior de los premaxilares; *forámenes incisivos más grandes que en los restantes equímidos, ovalados a subromboidales; septo premaxilar angosto y largo; *región orbital proporcionalmente mayor que en los restantes equímidos; forámenes esfenopalatino y/o palatino dorsal al nivel de los M1–M2; barra anteorbitaria ubicada al nivel de los M1–M2; yugal marcadamente más alto en su extremo anterior; fosa suborbitaria en la porción dorsal del yugal; fosa profunda para el músculo temporal orbital; cres-

tas lambdaoidea y nucal prominentes; *extremo de la apófisis paraoccipital formando una punta aguda extendida por debajo del nivel de la bula auditiva; mandíbula grácil; *cóndilo y proceso coronoides más bajos que en los restantes equímidos, cercanos al nivel oclusal de los molares; borde ventral de la muesca para el tendón del músculo masetero medial anterior continuo con la cresta masetérica; margen anterior del proceso coronoides a nivel de la porción posterior del m3; borde externo de la cresta masetérica curvado dorsalmente; incisivos muy estrechos; los superiores, proodontes y con bisel largo, ocupando toda la porción extralveolar posterior; molariformes proporcionalmente más grandes que en los restantes eumysopinos; DP4–M3 pentalofodontes y con hipsodoncia unilateral; dp4 con cuatro crestas bien desarrolladas; m1–m3 trilofodontes, con un espolón en el ectolofido; arco dorsal del atlas semicircular; *apófisis neurales de las vértebras sacras no fusionadas; *espina ilíaca ventrocaudal más distalizada que en los restantes equímidos; *tuberosidad mayor del húmero proporcionalmente grande; *cresta glútea del fémur muy desarrollada, extendida por debajo de la cabeza; tibia proporcionalmente larga; *metatarsianos I, II y V fuertemente reducidos.

Extended diagnosis (* indicates exclusive characters). *Medium-sized echimyid, size similar to or larger than that of Thrichomys*; *skull arched posteriorly, parietals markedly shortened and descending; postdentary region markedly shortened, distance between posterior end of glenoid fossa and occiput approximately equal to length of diastema; *rostrum anterior end longer and narrower than in other echimyids; nasals extended up to level of anterior portion of premaxillae; *incisive foramina larger than in remaining echimyids, oval to subrhomboidal; premaxillary septum narrow and long; *orbital region proportionally larger than in remaining echimyids; sphenopalatine and/or dorsal palatine foramina at level of M1–M2; antorbital bar at level of

TABLA 1. Descripción de las clases de edad I a VI definidas sobre la base de la ontogenia de los molares superiores e inferiores/ Description of age classes I to VI defined on the basis of the ontogeny of the upper and lower molars.

Clases de edad	Molares superiores	Molares inferiores
I	M1 sin desgaste.	m1 sin desgaste.
II	M2 en erupción pero sin desgaste; M1 con poco desgaste.	m2 en erupción pero sin desgaste o con poco desgaste; m1 con poco desgaste.
III	M3 en erupción o con poco desgaste; M1 con hipoflexo.	m3 en erupción o con poco desgaste; dp4 con hipofléxido.
IV	M3 con desgaste; DP4 con hipofoseta; M1–M3 con hipoflexo.	m3 con desgaste; dp4–m3 con hipofléxido.
V	M1 con hipofoseta en formación o formada.	dp4 con hipofosétida en formación o formada.
VI	M2 con hipofoseta en formación o formada.	m1 con hipofosétida.

M1–M2; jugal markedly high at anterior end; suborbital fossa on dorsal portion of jugal; deep fossa for the orbital part of the temporal muscle; prominent lambdoid and nuchal crests; *tip of paroccipital apophysis forming sharp point extended below level of auditory bulla; slender mandible; *condyle and coronoid process lower than in remaining echimyids, near occlusal level of molars; ventral margin of notch for tendon of masseter medialis anterior muscle continuous with masseteric crest; anterior margin of coronoid process at level of posterior portion of m3; external margin of masseteric crest curved dorsally; incisors very narrow; upper ones proodont and with long bevelled edge, occupying the entire posterior extralveolar portion; cheek teeth proportionally larger than in remaining eumysopines; DP4–M3 pentalophodont and with unilateral hypsodonty; dp4 with four well-developed crests; m1–m3 trilophodont, with a spur on ectolophid; dorsal arch of atlas semicircular; *neural apophyses of sacral vertebrae unfused; *ventrocaudal iliac spine in more distal position than in remaining echimyids; *humeral greater tuberosity proportionally large; *gluteal ridge of femur strongly developed, extending below femoral head; tibia proportionally long; *metatarsals I, II, and V markedly reduced.

Especies referidas. La especie tipo y *Eumysops formosus* (Ameghino, 1906), *Eumysops chapalmalensis* (Rovereto, 1914) y *Eumysops gracilis* (Rovereto, 1914).

Homonimia. *Eumysops* Wilson, 1935a, p. 26–32.

Distribución geográfica y estratigráfica. Provincias de Buenos Aires, Córdoba y Entre Ríos; Plioceno temprano–Pleistoceno temprano.

Comentarios. *Eumysops* 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*. Posteriormente, Ameghino describió el género monotípico *Proatherura* (*Proatherura formosa* Ameghino, 1906) para este mismo yacimiento y el género *Proaguti* Ameghino, 1908 con cinco especies (*Proaguti chapalmalensis* Ameghino, 1908, *P. caviooides* Ameghino, 1908, *P. gracilis* Ameghino, 1908, *P. intermixtus* Ameghino, 1908 y *P. complicatus* Ameghino, 1908) para los yacimientos costeros de la región entre Mar del Plata y Miramar (Plioceno del área de Chapadmalal). Rovereto (1914) brindó descripciones de los materiales que otorgaron validez a estas últimas especies nominales de Ameghino (ver Reig, 1950), transferidas posteriormente a *Eumysops* por Kraglievich (1957). En ese mismo trabajo, Rovereto (1914) asignó, además, cinco especies nuevas al género *Eumysops*: tres del Valle de Santa María en Catamarca (Mioceno tardío–Plioceno?): *Eumysops inter-*

medius, *Eumysops ponderosus* y *Eumysops parvulus* Rovereto, 1914, y dos provenientes de las Huayquerías de San Carlos, Mendoza “del horizonte de transición entre el Araucanense y del Hermosense típico” (Rovereto, 1914, p. 214; Mioceno tardío–Plioceno?): *Eumysops serridens* y *Eumysops parvidens* Rovereto, 1914. Rusconi (1935) describió con dudas una nueva especie del género, ?*Eumysops incertus*, proveniente del “Pleistoceno de Villa Ballester” (Buenos Aires). Finalmente, Kraglievich (1945) describió *Eumysops parodii* para el Mioceno tardío de los alrededores de Paraná, Entre Ríos.

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 al género *Isomyopotamus* Rovereto, 1914 (= *Paramyocastor* Ameghino, 1904). Por otra parte, sugirió transferir las especies miocénicas a otros géneros de Octodontidae o Echimyidae, mientras que sinonimizó *Proatherura* y *Proaguti* con *Eumysops*; esta sinonimia había sido sugerida previamente (Kraglievich, 1934; Reig, 1950; Kraglievich y Reig, 1954). En síntesis, Kraglievich (1957, 1965) reconoció como válidas cuatro especies: *E. laeviplicatus*, *E. formosus*, *E. chapalmalensis* y *E. caviooides*; nominó además a *E. paracaviooides* Kraglievich, 1965 y *E. scabrinianus* pero sin brindar descripción. Aunque este esquema ha sido seguido por varios autores (Marshall *et al.*, 1984; Tonni *et al.*, 1992a,b; Cione y Tonni, 1995a), lamentablemente es incontrastable ya que el reconocimiento de dichas especies carece de materiales de referencia y de una diagnosis (Vucetich y Verzi, 1995).

De este modo, *Eumysops* llegó a incluir 16 especies nominales. Entre ellas, *Eumysops parvulus* ha sido reasignada formalmente por Vucetich (1995) a *Theridomysops*, y *Eumysops parvidens* fue sinonimizada por Verzi *et al.* (1999) a la especie de octodóntidos *Neophanomys biplicatus*. Un homónimo de *Eumysops*, utilizado por Wilson (1935a) para un roedor extinto del Suborden Myomorpha (Eoceno medio, América del Norte), fue reemplazado por *Simimys* (Wilson, 1935b).

Gran cantidad de restos de *Eumysops* han sido colectados con posterioridad a las descripciones originales. Esto ha resultado en una muy rica colección de especímenes que permite evaluar más adecuadamente la variabilidad del género. De acuerdo a la revisión de la diversidad morfológica de estos ejemplares y de los taxones previamente incluidos por distintos autores en el género (Olivares, 2009), consideramos que *Eumysops* incluye cuatro especies, representadas en yacimientos pliocénicos y pleistocénicos de las provincias de

Buenos Aires, Córdoba y Entre Ríos (Fig. 1). Este concepto más restringido de *Eumysops* es consistente con propuestas previas (Vucetich y Verzi, 1995; Vucetich *et al.*, 2005).

A continuación se brinda una diagnosis ampliada y una descripción detallada de las especies más antiguas de *Eumysops* consideradas válidas, provenientes del Plioceno temprano de Farola Monte Hermoso y Cascada Grande. En la descripción de la especie tipo del género, *E. laeviplicatus*, el contexto comparativo incluye las especies aquí excluidas del género *Eumysops*.

***Eumysops laeviplicatus* Ameghino, 1888**

Figuras 3.1–8, 4.1–3, 6.1–7 y Tabla 2

1888. *Eumysops laeviplicatus* Ameghino, p. 5–6; Ameghino, 1889, pl. VI.12; Rovereto, 1914, p. 135, fig. 58.

Diagnosis ampliada (* indica caracteres exclusivos). Especie de *Eumysops* de tamaño medio, menor que *E. chapalmalensis* y mayor que *E. formosus* y *E. gracilis*; foramen interpremaxilar más pequeño que en *E. formosus* y *E. chapalmalensis*; *márgenes laterales de los forámenes incisivos, anteriores a la sutura premaxilo-maxilar, cóncavos; *septo premaxilar más ancho que en las demás especies y formado exclusivamente por los premaxilares; porción anterior del puente palatal al mismo ni-

vel o sólo ligeramente más dorsal respecto de los bordes alveolares de los DP4; extremo anterior del puente palatal vertical y con cresta media; *presencia de foramen nutricio en la superficie dorsal de la raíz cigomática; lacrimal ancho y bajo, sólo su parte anterior forma parte del canal nasolacrimal; *foramen de exposición del canal nasolacrimal dorsal al foramen palatino y ambos al nivel del M1; *foramen esfenopalatino al nivel de la parte anterior del M2; foramen etmoideo pequeño, posterodorsal a la fenestra esfenopalatina; cresta masetérica marcadamente saliente en su origen; *cóndilo mandibular más alto que en las demás especies, ligeramente por encima del nivel oclusal de la serie molar; incisivos superiores cortos, con su base dispuesta anterodorsalmente a la raíz cigomática anterior; *molariformes de corona más baja que en las demás especies de *Eumysops*; lofos largos; fondo del hipoflexo orientado hacia la cara anterior en los M1–M2 con flexos labiales cerrados; metafléxido más persistente que el mesofléxido.

Extended diagnosis (* indicates exclusive characters). *Medium-sized Eumysops species, smaller than E. chapalmalensis and larger than E. formosus and E. gracilis; interpremaxillary foramen smaller than in E. formosus and E. chapalmalensis; *lateral margins of incisive foramina anterior to premaxillary-maxillary suture, concave; *premaxillary septum wider than in*

TABLA 2. Medidas craneomandibulares y dentarias de *Eumysops laeviplicatus* Ameghino y *Eumysops formosus* Ameghino/ Craniomandibular and dental measurements of *Eumysops laeviplicatus* Ameghino and *Eumysops formosus* Ameghino.

Ejemplares	LT	AP			DT			Lt			
		DP4	M1	M2	M3	DP4	M1		M2	M3	
<i>Eumysops laeviplicatus</i>											
MACN-A	1623	10,46	2,52	2,52	2,90	2,84	2,39	2,90	2,77	2,39	
	1626		3,08	2,62			2,62	2,31			
MACN-Pv	7314										
	7322										
	7337		2,14				2,39				
	7339			2,89							
	7663										
	9560										
MD-FM-	08-46									10,96	
MLP	48-XII-16-233									11,72	
	48-XII-16-234	10,46	2,27	2,52	2,65	3,15	2,52	3,28	3,28	3,28	
	60-X-4-61	10,21	2,39	2,52	2,65	2,65	2,27	2,77	2,90	2,39	
MMP	857-M	10,21	2,14	2,27	2,90	2,65	2,14	3,02	3,02	2,52	11,09
<i>Eumysops formosus</i>											
MACN-Pv	7327	9,32	2,02	2,27	2,52	2,52	2,14	2,39	2,39	2,14	
	7313										
	7315									11,97	
MD-FM-	08-47										

Abreviaturas/ Abbreviations: A11, ancho del incisivo superior/ upper incisor width; Af1, ancho de forámenes incisivos/ incisive foramina width; AM, ancho mandibular/ mandibular width; AP, longitud anteroposterior/ anteroposterior length; AR, ancho del rostro/ rostral width; DT, diámetro trans-

remaining species and formed exclusively by premaxillae; anterior portion of palatal bridge at same level or slightly more dorsal than alveolar margins of DP4; anterior end of the palatal bridge vertical and with middle ridge; *presence of nutritious foramen on dorsal surface of zygomatic root; lacrimal wide and low, with only its anterior portion participating in the nasolacrimal canal; *foramen exposing the nasolacrimal canal dorsal to palatine foramen, both level with M1; *sphenopalatine foramen level with anterior part of M2; ethmoid foramen small, posterodorsal to sphenopalatine fenestra; masseteric crest markedly protruding in its origin; *mandibular condyle higher than in remaining species, slightly above occlusal level of molar series; upper incisors short, with the base located anterodorsal to the anterior zygomatic root; *crown of cheek teeth lower than in remaining species; elongated lophs; bottom of hypoflexus of M1–M2 oriented toward anterior margin when the labial flexi are closed; metaflexid slightly more persistent than mesoflexid.

Material tipo. Holotipo MACN-A 1623, resto craneano fragmentario, con ambas series dentarias completas y la región rostral, arco cigomático izquierdo e incisivos parcialmente conservados (Figs. 3.1–3, 3, 5; 6.2).

Material adicional. MACN-A 1626, maxilar con DP4–M2; MACN-Pv 7314, hemimandíbula derecha con dp4–m2; MACN-Pv 7322, hemimandíbula izquierda con m1–m3; MACN-Pv 7337, porción maxilar con DP4; MACN-

Pv 7339, porción maxilar con M1–M2; MACN-Pv 7663, hemimandíbula izquierda con dp4–m1; MACN-Pv 9560, hemimandíbula izquierda con dp4–m1; MD-FM-08-46, hemimandíbula izquierda con dp4–m3 y hemimandíbula derecha con m1–m3; MLP 48-XII-16-233, hemimandíbula derecha con dp4–m3; MLP 48-XII-16-234, paladar con DP4–M3 izquierdos y DP4–M2 derechos; MLP 60-X-4-61, cráneo parcialmente conservado con ambas series dentarias completas; MMP 857-M, porción anterior de cráneo con ambas series dentarias excepto M3 derecho.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Provincia de Buenos Aires, Farola Monte Hermoso (partido de Coronel Rosales), Formación Monte Hermoso, Montehermosense–Chapadmalense inferior (Plioceno temprano): MACN-A 1623 (holotipo), MACN-A 1626, MACN-Pv 7314, MACN-Pv 7322, MACN-Pv 7337, MACN-Pv 7339, MACN-Pv 7663, MLP 48-XII-16-233, 48-XII-16-234, MMP 857-M. Nivel inferior de la Formación Monte Hermoso, Montehermosense: MACN-Pv 9560. Nivel superior de la Formación Monte Hermoso, Chapadmalense inferior: MD-FM-08-46. Río Quequén Salado, Cascada Grande (partido de Tres Arroyos), “Formación Irene”, Montehermosense–Chapadmalense inferior?: MLP 60-X-4-61.

Descripción. *E. laeviplicatus* es de tamaño intermedio entre *E. chapadmalensis* y *E. formosus*. El rostro es angosto y largo,

AP	DT			LP	LD	AR	AI1	EI1	Afi	Lfi	AM			
dp4	m1	m2	m3	dp4	m1	m2	m3							
								26,07	15,02	11,54	2,03	3,16	4,91	7,43
2,77	2,65	3,15		2,02	2,39	2,65								
	2,65	3,15	2,65		2,77	2,77	2,52							
2,40	2,30			1,80	2,00									16,26
3,28	2,65			2,39	2,14									
2,65	2,52	3,02	2,65	2,02	2,52	2,77	2,58							
2,90	2,77	3,40	2,77	2,02	2,65	3,02	2,14							
								22,71	13,28	9,89	2,21	2,77	3,78	8,44
2,90	2,39	2,90	2,77	2,14	2,52	2,90	2,52	24,00	14,55	10,59	1,62	2,79	4,03	6,17
								23,09	13,84	11,09	2,01	2,92	3,53	6,43
2,65	2,65	2,90		1,39	2,39	2,52								
3,15	2,77	3,02	2,52	2,02	2,27	2,27								
	2,65				2,90									

verso/ transverse diameter; EI1, espesor de los incisivos superiores/ upper incisors depth; LD, longitud diastema/ diastema length; Lfi, largo forámenes incisivos/ incisive foramina length; LP, longitud palatilar/ palatilar length; LT, longitud DP4–M3/ DP4–M3 length; Lt, longitud dp4–m3/ dp4–m3 length.

al igual que en dichas especies y a diferencia de “*Eumysops*” *parodii* MLP 41-XII-13-272 (Fig. 5.1; Kraglievich, 1945) en donde es comparativamente más ancho y corto. El foramen interpremaxilar es de tamaño pequeño (Fig. 3.1, 4). Los forámenes incisivos son ovalados y de tamaño medio; en “*E.*” *parodii* son estrechos y más pequeños. Los márgenes anteriores de estos forámenes, por delante de la sutura premaxilo-maxilar, son cóncavos, a diferencia de las demás especies y de “*E.*” *parodii* donde son subparalelos. El septo premaxilar es ligeramente más ancho que en las otras especies de *Eumysops* y está formado exclusivamente por los premaxilares; en “*E.*” *parodii*, una fina lámina del maxilar lo completa posteroventralmente. La porción anterior del puente palatal de *E. laeviplicatus* se dispone al mismo nivel o sólo ligeramente más dorsal respecto de los bordes alveolares de los DP4; en su extremo anterior, que constituye la pared posterior de los forámenes incisivos, los maxilares forman una pared vertical con una cresta media. En dicha porción anterior abre un par de forámenes palatinos.

La disposición de los forámenes esfenopalatino, palatino y de exposición del canal nasolacrimal en la región orbitaria es exclusiva de esta especie. El foramen esfenopalatino es alargado y posterodorsal al foramen palatino (Fig. 4.1); se

ubica al nivel de la porción anterior del M2, de modo que es más posterior que en las restantes especies de *Eumysops*. El foramen palatino se dispone al nivel de la porción media del M1, mientras que en “*E.*” *parodii* es más posterior. El foramen de exposición del canal nasolacrimal es dorsal al foramen palatino y anterodorsal al esfenopalatino; en “*E.*” *parodii* se ubica al nivel del M1, por delante de dichos forámenes. El proceso orbital del lacrimal forma una lámina ligeramente cóncava correspondiente a la porción dorsal (“*first part*” sensu Hill, 1935, p. 123; Fig. 4.1) del canal nasolacrimal, que no contacta con el foramen lacrimal. El foramen etmoideo es pequeño y se encuentra en posición posterodorsal a una ventana posterior al foramen esfenopalatino que expone parte de los etmoturbinales (Fig. 4.1). El foramen esfenopalatino y la ventana posterior corresponden en conjunto al foramen esfenopalatino de Lavocat (1971, 1976) y Verzi (2001). Este rasgo sólo pudo observarse en un ejemplar (MMP 857-M). En “*E.*” *parodii* no se observa la ventana posterior al foramen esfenopalatino.

El arco cigomático se conoce sólo parcialmente. Posee una fosa suborbitaria en la porción dorsal del yugal (Fig. 3.2). La raíz cigomática anterior es alta en vista lateral y an-

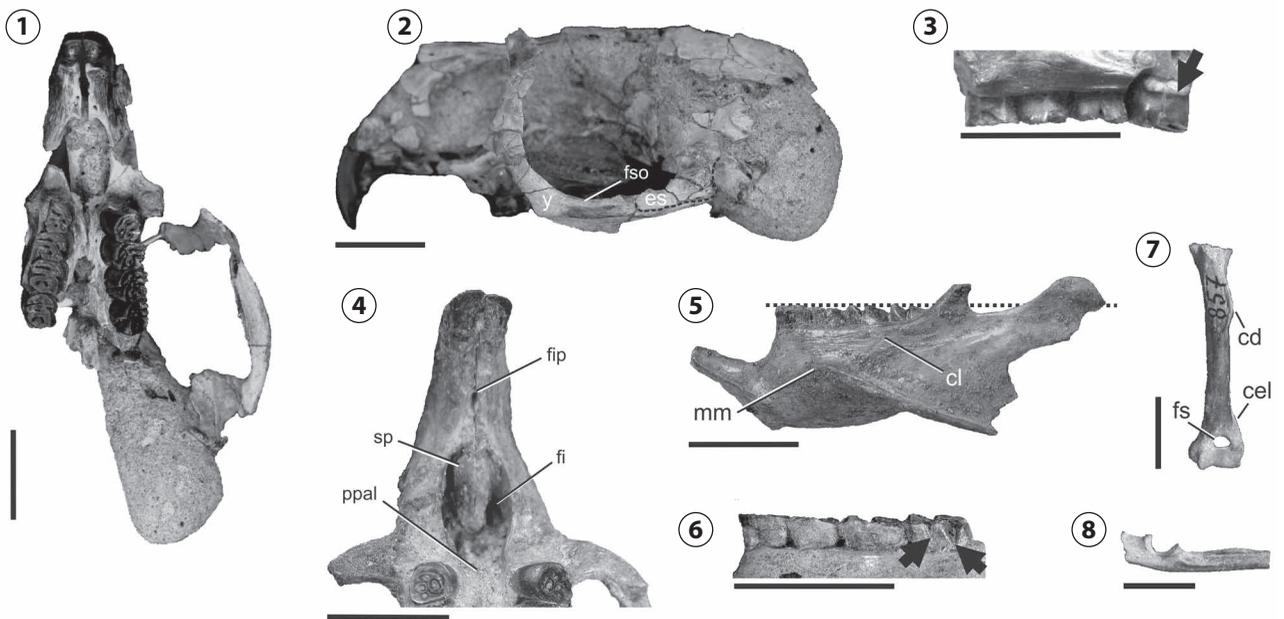


Figura 3. *Eumysops laeviplicatus* Ameghino. 1–3, MACN-A 1623 (holotipo/ holotype); 1, Vista ventral del cráneo/ ventral view of skull; 2, Vista lateral del cráneo/ lateral view of skull; 3, Vista lateral de los DP4–M3 izquierdos (anterior a la izquierda)/ lateral view of the left DP4–M3 (anterior to the left); la flecha indica el límite corona-raíz/ arrow indicates the crown-root boundary. 4–8, MMP 857-M; 4, Detalle del rostrum en vista ventral/ detail of the ventral view of the rostrum; 5, Vista lateral de la hemimandíbula izquierda/ lateral view of the left hemimandible (la línea punteada señala el nivel de la superficie oclusal/ dotted line indicates the level of the occlusal surface); 6, Vista lingual de los dp4–m3 derechos (anterior a la izquierda)/ lingual view of the right dp4–m3 (anterior to the left); la flecha indica la profundidad de los flexidos en el m3/ arrow indicates the depth of the m3 flexids; 7, Vista anterior del húmero izquierdo/ anterior view of the left humerus; **cd, cresta deltoidea/ deltoid crest; **cel**, cresta epicondilar lateral/ lateral epicondylar ridge; **fs**, foramen supratroclear/ supratroclear foramen; 8, Vista lateral de la porción distal de la ulna izquierda/ lateral view of the distal portion of the left ulna. El resto de las abreviaturas como en Figura 2/ other abbreviations as in Figure 2. Escala/ scale bar = 1 cm.**

“*E.*” *serridens* MACN-Pv 8564 (Fig. 5.5) la cresta lateral se ubica más anteriormente, entre la parte posterior del m2 y la anterior del m1; en “*E.*” *ponderosus* es corta y se extiende entre la parte posterior y anterior del m2. En *E. laeviplicatus* la cresta masetéica es muy saliente desde su origen, el cual incluye la muesca masetéica (Verzi, 1999, p. 269–270). El borde ventral de la muesca es continuo con la cresta masetéica como en los restantes equímidos analizados. La muesca masetéica se ubica al nivel del m1 como en “*E.*” *ponderosus*, y a diferencia de “*E.*” *intermedius* y “*E.*” *serridens* en donde se ubica más anteriormente, al nivel de la porción posterior del dp4. En *E. laeviplicatus* la fosa masetéica se origina al nivel de la mitad del m2, es relativamente amplia y conserva la misma profundidad en toda su extensión.

Los incisivos superiores de *E. laeviplicatus* son más espesos que anchos (Fig. 3.1, 2; Tab. 2), a diferencia de “*E.*” *parodii* en el que son más anchos que espesos (Fig. 5.1). El bisel es largo y levemente cóncavo, mientras que en “*E.*” *parodii* es

corto y marcadamente cóncavo. La base del incisivo inferior de *E. laeviplicatus* forma un abultamiento en la rama mandibular, posteroventral a la apófisis coronoides. En *E. laeviplicatus* los molariformes son protohypsodontes, de corona más baja (Fig. 3.3) que en el resto de las especies y con menor desfase entre el tiempo de cierre de los flexos/idos labiales y el hipoflexo/ido. Los molariformes superiores son pentafodontes (Figs. 2.4; 6.1–4) con una foseta o un engrosamiento en el último lofo que indica que este último posee un origen complejo (metaloflo + posteroloflo). La cara oclusal es de contorno subcuadrangular en los juveniles y redondeado en los adultos. “*Eumysops*” *parodii* es tetralofodonte, con un ligero engrosamiento en el último lofo (Fig. 5.1). ?*Eumysops incertus* PVL 854 (Fig. 5.6) es tetralofodonte, carece de muro y el posteroloflo está aislado, como en los miocastóridos juveniles. En *E. laeviplicatus* el esmalte es marcadamente más grueso en el margen anterolingual que en el labial; los lofos y flexos son largos, estrechos y transversos (Fig. 6.1–4). En

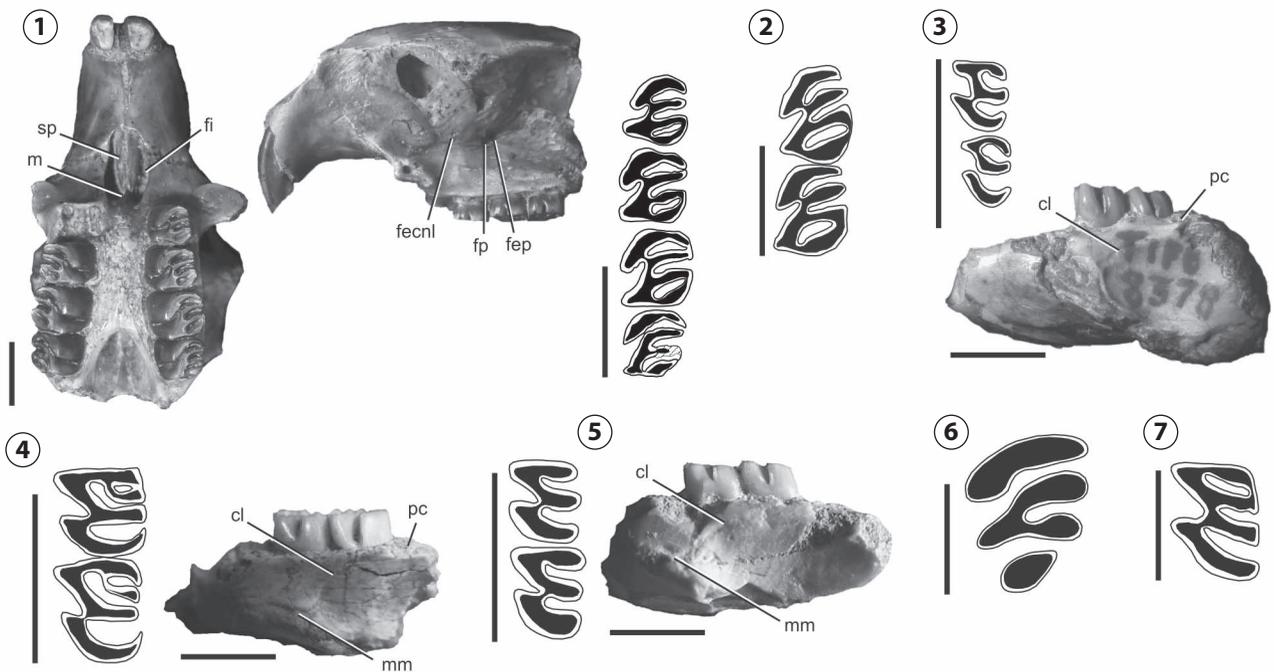
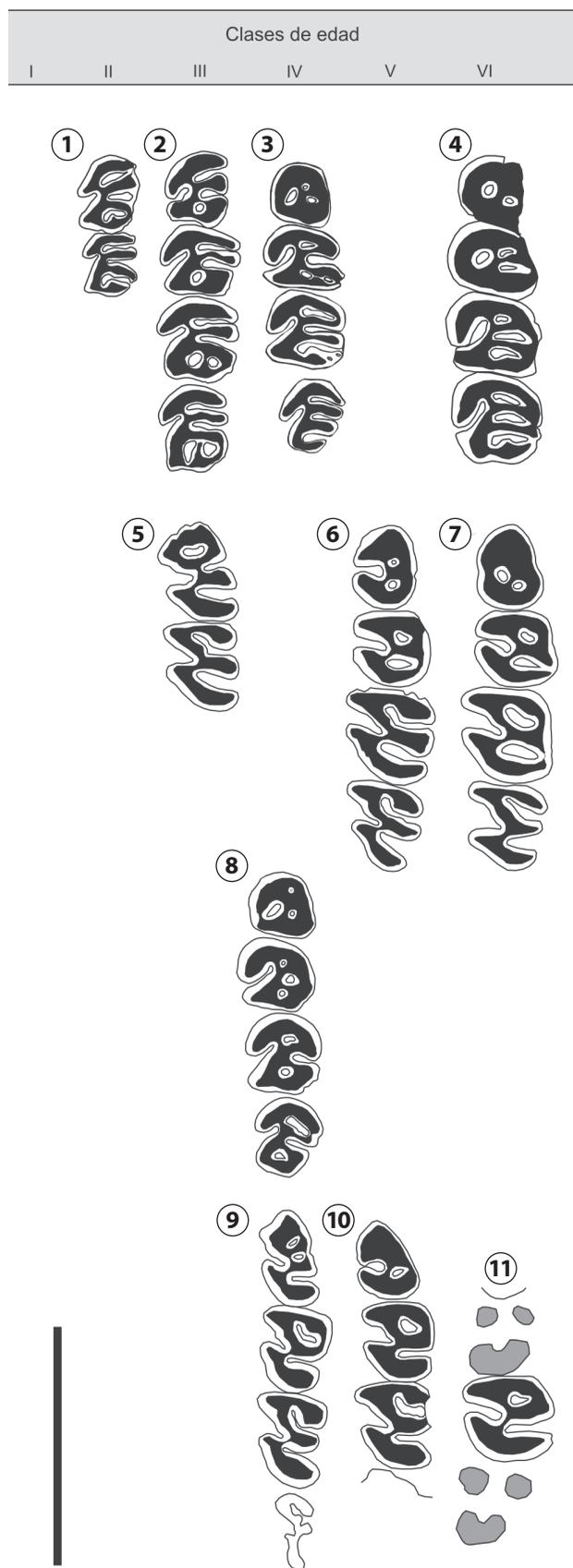


Figura 5. Holotipos de especies excluidas del género *Eumysops* Ameghino/ holotypes of species removed from the genus *Eumysops* Ameghino; **1**, “*Eumysops*” *parodii* Kraglievich MLP 41-XII-13-272, vista ventral y lateral derecha (invertida) del cráneo, y morfología oclusal de los DP4–M3/ ventral and right lateral view (reversed) of the skull, and occlusal morphology of DP4–M3; **2**, “*Eumysops*” *plicatus* Ameghino MACN A-1624, morfología oclusal de los DP4–M1 (invertido)/ occlusal morphology of the DP4–M1 (reversed); **3**, “*Eumysops*” *intermedius* Rovereto MACN-Pv 8378, morfología oclusal de los m1–m2 izquierdos, vista lateral de la hemimandíbula izquierda (anterior a la izquierda)/ occlusal morphology of the left m1–m2, lateral view of the left hemimandible (anterior to the left); **4**, “*Eumysops*” *ponderosus* Rovereto MACN-Pv 8377, morfología oclusal de los m1–m2 derechos (invertidos), vista lateral de la hemimandíbula derecha (invertida; anterior a la izquierda)/ occlusal morphology of the right m1–m2 (reversed), lateral view of the right hemimandible (reversed; anterior to the left); **5**, “*Eumysops*” *serridens* Rovereto, MACN-Pv 8564, morfología oclusal de los m1–m2 derechos (invertidos), vista lateral de la hemimandíbula derecha (invertida; anterior a la izquierda)/ occlusal morphology of the right m1–m2 (reversed), lateral view of the right hemimandible (reversed; anterior to the left); **6**, ?*Eumysops incertus* Rusconi, PVL 854, morfología oclusal de m1 o m2 izquierdo/ occlusal morphology of left m1 or m2; **7**, “*Eumysops*” *robustus* Ameghino MACN-A 1625, morfología oclusal de m1 o m2 izquierdo/ occlusal morphology of left m1 or m2. Abreviaturas como en las Figuras 2 y 4.1/ abbreviations as in Figures 2 and 4.1. Escala/ scale bar = 0,5 cm.



“*E.* *parodii*”, y más marcadamente en “*E.* *plicatus*”, los lófos están ligeramente orientados en sentido anterolabial. En *E. laeviplicatus*, el anterolofa tiene aproximadamente el mismo largo que el protolofa, lo que se observa especialmente en el M1 de MACN-A 1626 y MACN-A 1623 (holotipo; edades II y III, respectivamente; Tab. 1; Fig. 6.1, 2). En “*E.* *parodii*” todos los lófos son de largo semejante. El paraflexo y mesoflexo se encuentran abiertos en toda la serie molar del holotipo, a diferencia de los ejemplares de su misma edad de las demás especies de *Eumysops*. El dp4 posee cuatro crestas bien desarrolladas (Figs. 2.5; 6.5); los m1–m3 son trilofodontes, con un espolón en el ectolofido posiblemente correspondiente al mesolofido (Fig. 6.5), a diferencia de “*E.* *intermedius*” y “*E.* *serridens*” que no presentan espolón (Fig. 5.3, 5). “*Eumysops*” *ponderosus* posee los m1–m2 tetralofodontes con el mesolofido unido a la cara posteromedial del metalofúlido I (Fig. 5.4). “*Eumysops*” *robustus* MACN-A 1625 (Fig. 5.7) es tetralofodonte y sus molares poseen morfología semejante a la de *Paramyocastor*. Los molares de *E. laeviplicatus* y de las demás especies válidas del género muestran un desarrollo anteroposterior equivalente por delante y por detrás del hipolofido; el área del protocónido y la del hipocónido son subiguales, y la distancia de separación entre los lófidios es similar. El metalofúlido I es marcadamente más ancho anteroposteriormente en su extremo lingual; mientras que en “*E.* *intermedius*” y “*E.* *serridens*” no se ensancha. Los lófidios de “*E.* *serridens*” poseen extremos notablemente redondeados y de largo y ancho similar. En *E. laeviplicatus* el fondo del hipofléxido se enfrenta al hipolofido (Fig. 6.5–7), mientras que en “*E.* *intermedius*”, y en menor medida en “*E.* *serridens*” y “*E.* *ponderosus*”, está enfrentado al metafléxido. En “*E.* *ponderosus*”, el borde posterior del hipolofido es marcadamente recto y transversal al eje del molar (Fig. 5.4), a diferencia de las demás especies mencionadas. En *E. laeviplicatus*, el

Figura 6. Morfología oclusal de molares superiores (1–4, 8) e inferiores (5–7, 9–11) izquierdos de *Eumysops laeviplicatus* Ameghino (1–7) y *Eumysops formosus* (Ameghino) (8–11), ordenados por clase de edad (descripción de las clases de edad en Tab. 1)/ Occlusal morphology of upper (1–4, 8) and lower (5–7, 9–11) left molars of *Eumysops laeviplicatus* Ameghino (1–7) and *Eumysops formosus* (Ameghino) (8–11), sorted by age classes (description of age classes in Tab. 1). 1, MACN-A 1626 (DP4–M1 derechos invertidos/ reversed right DP4–M1); 2, MACN-A 1623 (holotipo, DP4–M3 izquierdos/ holotype, left DP4–M3); 3, MMP 857-M (DP4–M3 izquierdos/ left DP4–M3); 4, MLP 48-XII-16-234 (DP4–M3 izquierdos/ left DP4–M3); 5, MACN-A 9560 (dp4–m1 izquierdos/ left dp4–m1); 6, MMP 857-M (dp4–m3 derechos invertidos/ reversed right dp4–m3); 7, MD-FM-08-46 (dp4–m3 izquierdos/ left dp4–m3); 8, MACN-A 7327 (holotipo, DP4–M3 izquierdos/ holotype, left DP4–M3); 9, MACN-Pv 7315 (dp4–m3 izquierdos/ left dp4–m3); 10, MACN-Pv 7313 (dp4–m2 izquierdos/ left dp4–m2); 11, MD-FM-08-47 (m2 izquierdo/ left m2). Escala/ scale bar = 1 cm.

m2 es más grande que el m1 (Tab. 2), a diferencia de “*E. intermedius*”, “*E. serridens*” y “*E. ponderosus*” en los que son de tamaño semejante. En *E. laeviplicatus* el mesofléxido se cierra poco antes que el metafléxido (Fig. 3.6); en las demás especies de *Eumysops* la diferencia en los tiempos de cierre de ambos fléxidos es mayor, mientras que en “*E. intermedius*”, “*E. serridens*” y “*E. ponderosus*” es menor que en *E. laeviplicatus*.

El esqueleto postcraniano de *E. laeviplicatus* se conoce sólo parcialmente. El húmero (Fig. 3.7) es semejante al de las demás especies del género en donde se conoce dicho elemento (*E. chapalmalensis* y *E. gracilis*) y es ligeramente más robusto que el de las especies vivientes del género *Thrichomys*. La cresta deltoidea es una lámina de base ancha con forma de arco poco saliente y el epicóndilo medial es poco prominente en comparación con las otras especies del género. La cresta epicondilar lateral está muy marcada como en los demás “eumisopinos” analizados, con una morfología y grado de desarrollo semejante a la de *Trinomys*. La fosa olecraneana presenta un foramen supratroclear (Horovitz, 1991). La ulna, parcialmente conservada, no muestra notables diferencias con la del resto de las especies del género (Fig. 3.8).

Comentarios. La descripción original de Ameghino (1888, p. 5–6) es breve y no aporta caracteres diagnósticos de la especie; la ilustración provista posteriormente (Ameghino, 1889, lám. VI; utilizada como evidencia externa de acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, 2000, p. 82, artículo 73.1.2) brinda datos inequívocos que permiten aceptar al ejemplar MACN-A 1623 como holotipo de esta especie. Rovereto (1914, p. 135, fig. 58) describió e ilustró una serie dentaria inferior que asignó a *E. laeviplicatus*; sin embargo, el material al que Rovereto hizo referencia, MACN 7315, es atribuible a *E. formosus* (ver más adelante). El ejemplar MMP 857-M con cráneo y mandíbula asociados permite reconocer la morfología dentaria inferior de *E. laeviplicatus*. Como se describe arriba, los molares inferiores tienen poco desfase en el cierre del mesofléxido con respecto al metafléxido. En cambio, en el material que ilustra Rovereto (1914) existe un marcado desfase en el cierre de estos fléxidos, característico de *E. formosus* y *E. gracilis*.

Kraglievich (1957) sitúa a *E. laeviplicatus* en el área de Chapadmalal y lo excluye del Montehermosense sin brindar justificación para este cambio. Nuestra revisión indica que esta especie se registra en la Formación Monte Hermoso (Montehermosense–Chapadmalalense inferior; Ameghino, 1888; Kraglievich, 1965) y en el “Irenense” de Cascada Grande. El ejemplar MLP 60-X-4-61 de la “Formación

Irene” tiene mayor grado de hipsodonzia unilateral que los hallados en Farola Monte Hermoso.

***Eumysops formosus* (Ameghino, 1906)**

Figuras 6.8–11; 7.1–5 y Tabla 2

1906. *Proatherura formosa* Ameghino, p. 413, fig. 290; Kraglievich, 1957, p. 37–38.

Diagnosis ampliada (* indica caracteres exclusivos). 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, completado por el vómer por detrás de la sutura premaxilomaxilar; *porción anterior del puente palatal marcadamente más dorsal respecto de los bordes alveolares de los DP4, que en el resto de las especies de *Eumysops*, formando una fosa profunda y angosta, sin una cresta media; fosa yugal con el límite dorsal subhorizontal; lacrimonasal alto, estrecho y cóncavo, participando de la mayor parte de la porción dorsal del canal nasolacrimal; forámenes palatino 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 inmediatamente dorsal a dicha hendidura; *superficie dorsal de los frontales plana; incisivos largos, con la base dorsal al alvéolo del DP4 y posterodorsal a la raíz anterior del cigoma; molares altos y con lofos cortos; flexos poco penetrantes en vista oclusal; hipoflexo dirigido hacia el paraflexo en todos los molares; fondo del hipoflexo y del paraflexo más separados entre sí que en *E. laeviplicatus* y *E. gracilis*; metafléxido claramente más persistente que el mesofléxido; fléxidos y fosétidas linguales menos penetrantes que en *E. gracilis*; fondo del hipofléxido ligeramente anterior al del metafléxido; posterolofido y metafléxido transversales al eje anteroposterior del molar.

Extended diagnosis (* indicates exclusive characters). *Medium-sized Eumysops species; interpremaxillary foramen large, with posterior end between anterior ends of incisive foramina; *lateral margins of incisive foramina subparallel; premaxillary septum narrow, completed by the vomer behind the premaxillary-maxillary suture; *anterior portion of palatal bridge markedly more dorsal, with respect to alveolar margins of DP4 than in remaining species, forming a deep and narrow fossa without middle ridge; palatal bridge narrow; dorsal margin of jugal fossa subhorizontal; lacrimal high, narrow, and concave, participating in most of the dorsal portion of nasolacrimal canal; palatine and sphenopalatine foramina in a slit of the maxillary at level*

of M1; palatine foramen rounded, opening on ventral portion of slit; sphenopalatine foramen posterodorsally elongated; foramen exposing the nasolacrimal canal immediately dorsal to slit; *dorsal surface of frontals flat; incisors long, with base dorsal to alveolus of DP4 and posterodorsal to anterior zygomatic root; molars high, with short lophs; flexus penetrating little in occlusal view; hypoflexus directed toward paraflexus in all molars; bottom of hypoflexus and paraflexus more separated from each other than in *E. laeviplicatus* and *E. gracilis*; metaflexid clearly more persistent than mesoflexid; lingual flexids and fossetids less penetrating than in *E. gracilis*; bottom of hypoflexid slightly anterior to that of metaflexid; posterolophid and metaflexid transversal to anteroposterior axis of molar.

Material tipo. Holotipo MACN-A 7327: porción anterior de cráneo con ambas series de molariformes e incisivo derecho, arco cigomático izquierdo y las regiones rostral y orbital parcialmente preservadas (Figs. 6.8; 7.1–3).

Material adicional. MACN-Pv 7313, hemimandíbula izquierda con dp4–m2; MACN-PV 7315, hemimandíbula izquierda con dp4–m3; MD-FM-08-47, hemimandíbula izquierda con m1.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Provincia de Bue-

nos Aires, Farola Monte Hermoso (partido de Coronel Rosales), Formación Monte Hermoso, Montehermosense–Chapadmalense inferior (Plioceno temprano): MACN-A 7327 (holotipo), MACN-Pv 7313, MACN-PV 7315. Nivel superior de la Formación Monte Hermoso, Chapadmalense inferior (Plioceno temprano): MD-FM-08-47.

Descripción. *Eumysops formosus* presenta un tamaño ligeramente menor al de *E. laeviplicatus*. Estas dos especies se distinguen principalmente por la morfología del rostro, especialmente de los forámenes incisivos e interpremaxilar, la morfología y disposición del lacrimal y de los forámenes en la región orbital, y la morfología del puente palatal. También se observan marcadas diferencias en la morfología molar y el grado de hipsodoncia.

El rostro está parcialmente conservado en MACN-A 7327 (holotipo, Fig. 7.1). Puede observarse parte del foramen interpremaxilar, que es de mayor tamaño que el de *E. laeviplicatus* y *E. gracilis* y semejante al de *E. chapadmalensis*. 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

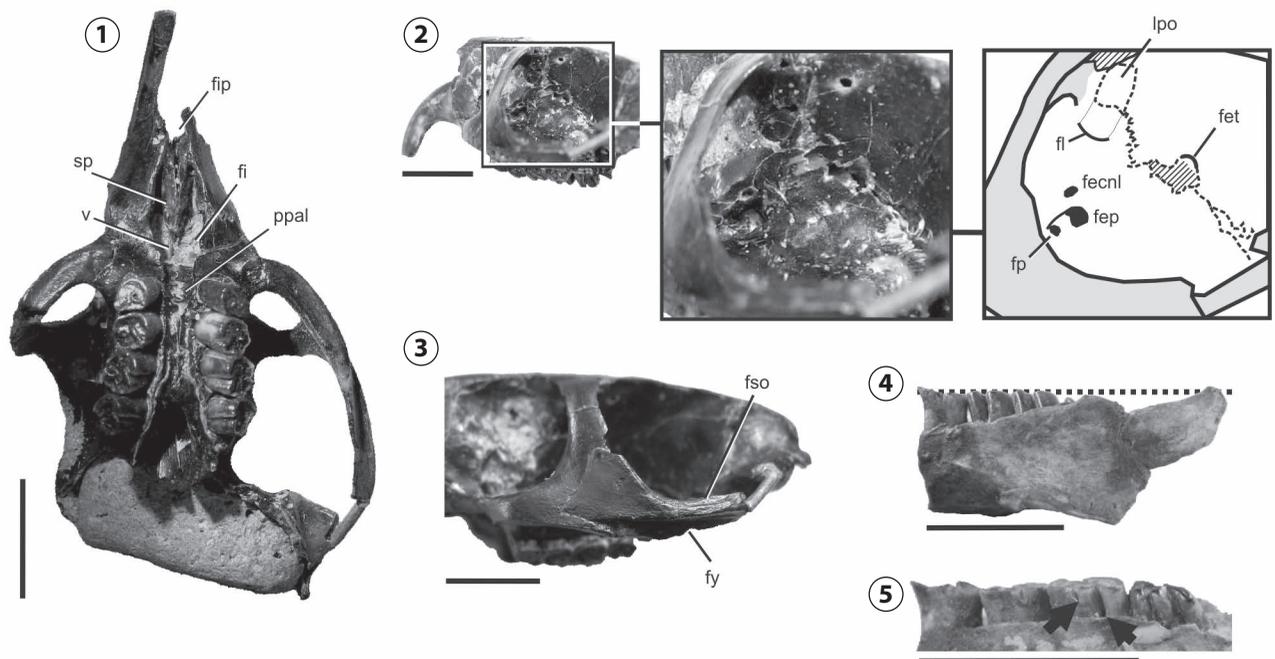


Figura 7. *Eumysops formosus* MACN-A 7327, holotipo/ holotype (1–3) y MACN-Pv 7315 (4–5). 1, Vista ventral del cráneo/ ventral view of skull; 2, Detalle de la región orbital/ detail of the orbital region; 3, Vista lateral del cráneo/ lateral view of skull; 4, Vista lateral de la hemimandíbula izquierda (la línea punteada señala el nivel de la superficie oclusal)/ lateral view of the left hemimandible (dotted line indicates the level of the occlusal surface); 5, Vista lingual de los dp4–m3 izquierdos (invertida, anterior a la izquierda), la flecha indica la profundidad de los fléxidos en el m2/ lingual view of the left dp4–m3 (reversed, anterior to the left), arrow indicates the depth of the flexids in m2. Abreviaturas como en las Figuras 2 y 4.1. Escala/ scale bar= 1 cm.

subparalelos, a diferencia de las demás especies de *Eumysops* en donde son curvos. La porción del septo premaxilar formada por los premaxilares es más corta que en *E. laeviplicatus*. Una delgada lámina del vómer completa el septo, la cual está dispuesta al mismo nivel que los premaxilares, al menos en la porción adyacente a estos últimos. La porción anterior del puente palatal es marcadamente más dorsal que en las restantes especies de *Eumysops*, 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 antero-dorsal. El puente palatal es angosto comparado con las otras especies de *Eumysops*.

La región orbital se conoce sólo parcialmente ya que se halla deteriorada en el material tipo (Fig. 7.2). Los forámenes palatino 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 postero-dorsalmente. El foramen de exposición del canal nasolacrimal es dorsal a dicha hendidura. Esta ubicación de los forámenes se vincula con la mayor hipsodancia de los molares que invaden la región orbital. La porción orbital del lacrimal es estrecha y cóncava, participa de la mayor parte de la porción dorsal del canal nasolacrimal y no contacta con el foramen lacrimal. La porción anterior de la fosa yugal es dorsal a la sutura maxilo-yugal (Fig. 7.3). Existe una fosa suborbitaria en la porción dorsal del yugal, como en *E. laeviplicatus* y las restantes especies de *Eumysops*. La porción anterior del yugal asciende a través de la parte posterior de la barra anterorbitaria como en *E. chapalmalensis*.

La fosa masetérica de la mandíbula posee su margen anterior bien delimitado. No se conoce el proceso coronoides ni el cóndilo mandibular, pero a partir de la rama ascendente del ejemplar MACN-Pv 7315 (Fig. 7.4) se puede inferir que la posición de ambas estructuras debe haber sido similar o más baja que en *E. laeviplicatus*.

Los molares superiores sólo se conocen en el ejemplar MACN-A 7327, holotipo, en avanzado grado de desgaste (clase de edad IV, Fig. 6.8, Tab. 1). Son semejantes a los de *E. gracilis* y más altos que los de *E. laeviplicatus* y *E. chapalmalensis*. Las fosetas y flexos labiales son más estrechos que en *E. laeviplicatus* y *E. chapalmalensis*. En vista oclusal, el fondo del hipoflexo es menos penetrante que en *E. gracilis* y se dirige hacia el paraflexo en todos los molares. Existe un marcado desfase entre el cierre del mesofléxido y del metafléxido, como en *E. gracilis* (Fig. 7.5). El grado de hipsodancia y la morfología oclusal de los molares inferiores de *E. formosus* y *E. gracilis* son semejantes, pero en *E. formosus* los

fléxidos y fosétidas son menos penetrantes que en *E. gracilis* (Fig. 6.9–11). La profundidad de los fléxidos, en vista lateral, es menor que en *E. gracilis*.

No se conocen restos postcraneos referibles a esta especie.

Comentarios. *Eumysops formosus* está basada en un material craneano, sin mandíbula asociada, originalmente descrito e ilustrado por Ameghino (1906, p. 413, fig. 290). La descripción de *Proatherura formosa* realizada por Ameghino (1906) es muy breve y no aporta caracteres diagnósticos de la especie válidos para el contexto sistemático actual. Sin embargo, la ilustración, correspondiente a la serie de molariformes superiores izquierdos, es utilizada como evidencia externa (Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, 2000, p. 82, artículo 73.1.2) porque brinda datos inequívocos que permiten aceptar al ejemplar MACN-A 7327 como holotipo de esta especie.

En la muestra proveniente de Monte Hermoso hay dos morfotipos mandibulares. Uno de ellos es asignado a *E. formosus* por su tamaño menor, morfología oclusal y su mayor hipsodancia respecto a *E. laeviplicatus*; estos caracteres son consistentes con los observados en el resto craneano correspondiente al holotipo. De acuerdo a este criterio, la mandíbula izquierda que Rovereto (1914, p. 134, fig. 57) asignó a *E. plicatus* (ejemplar MACN-Pv 7313; Figs. 6.9; 7.4, 5) se reasigna a *E. formosus* en este trabajo.

Vucetich y Verzi (1995) extendieron con dudas la distribución cronológica de esta especie al Chapadmalense superior y Barrancalobense sobre la base de ejemplares que posteriormente fueron determinados como *E. gracilis* (Oliveres, 2009). En esta revisión se considera que *E. formosus* está restringida a la Formación Monte Hermoso, al menos a los niveles correspondientes al Chapadmalense inferior.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El reconocimiento de *Eumysops* había sido basado hasta el momento esencialmente en caracteres dentarios. Sin embargo, la morfología molar de las especies de este género presenta rasgos generalizados compartidos con otros equímidos y aún con otros octodontoideos. La revisión realizada en este trabajo sugiere que, como es frecuente entre los equímidos, los caracteres esqueléticos permiten una definición más completa y ajustada. Entre los caracteres que sustentan una clara delimitación del género sobresalen el arqueamiento y acortamiento posterior del cráneo, el rostro angosto anteriormente (asociado a incisivos muy estrechos), la región orbital muy amplia, la apófisis paraoccipital marcadamente ventral a la bula, el cóndilo mandibular y proceso coro-

noides bajos, la espina ilíaca ventrocaudal distalizada y los metatarsianos I, II y V fuertemente reducidos. Estos rasgos esqueléticos y dentarios presentes en *Eumysops* son únicos entre los equímidos; la órbita amplia, la gracilidad del aparato masticatorio y la peculiar morfología del pie han sido interpretados como especializaciones para la ocupación de ambientes abiertos (Horovitz, 1991; Olivares, 2006, 2009; Olivares et al., 2010).

De acuerdo a la definición de *Eumysops* propuesta aquí, la extensión del género se restringe a las especies *E. laeviplicatus*, *E. formosus*, *E. chapalmalensis* y *E. gracilis*. De este modo, el registro de *Eumysops* queda limitado al Plioceno de las provincias de Buenos Aires (Ameghino, 1888, 1908; Kraglievich, 1965; Vucetich y Verzi, 1995; Olivares, 2009) y Córdoba (Tauber, 2000), y al Plio–Pleistoceno de Entre Ríos (Vucetich et al., 2005; Candela et al., 2007). Las especies huayqueriense originalmente asignadas a este género pertenecen a otros géneros de equímidos (Bond, 1977; Vucetich, 1995; Olivares, 2009) o de octodóntidos (Verzi, 1999; Verzi et al., 1999).

Eumysops laeviplicatus, del Montehermosense–Chapadmalalense inferior, es la especie con el registro fehaciente más antiguo para el género. La presencia de *E. laeviplicatus* en Cascada Grande sustenta la asignación de los niveles portadores al Montehermosense o Chapadmalalense inferior (Goin et al., 1994). En esta última localidad, *Eumysops* se registra conjuntamente con un taxón más estrechamente emparentado al clado de los vivientes *Clyomys-Euryzygomatomys*, reconocido por Vucetich y Verzi (1996) como *Eumysopsinae* sp. nov.

Eumysops formosus se registra junto con *E. chapalmalensis* al menos en el Chapadmalalense inferior. No obstante, los materiales sin procedencia estratigráfica precisa dejan abierta la posibilidad de que esta especie esté presente también en el Montehermosense.

Eumysops laeviplicatus y *E. formosus* no están presentes en los niveles más modernos de las formaciones Chapadmalal (Chapadmalalense superior, Plioceno temprano–Plioceno tardío), Vorohué (Vorohuense, Plioceno tardío) y San Andrés (Sanandresense, Plioceno tardío) aflorantes en el área de Chapadmalal (Mar del Plata–Miramar). Dada la rica representación de materiales de *Eumysops* en estos últimos niveles, correspondientes a las especies *E. chapalmalensis* y *E. gracilis*, esta ausencia puede considerarse como representación de un patrón real y no un sesgo en el registro.

El patrón estratigráfico de *Eumysops laeviplicatus* se repite en los caviomorfos *Pithanotomys* Ameghino, 1887 (Octo-

dontidae) y *Phugatherium* Ameghino, 1887 (Hydrochoeridae), cada uno de ellos representado por una especie en ambos niveles de la Formación Monte Hermoso y otra diferente en la Formación Chapadmalal (y niveles más modernos). Este patrón es consistente con la hipótesis de una mayor similitud faunística entre los dos niveles reconocidos para la Formación Monte Hermoso, que entre su nivel superior y la Formación Chapadmalal (Deschamps et al., 2008; Albino et al., 2009).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los encargados de las colecciones Paleontológicas y Mastozoológicas consultadas: A. Dondas, E.P. Tonni, M. Reguero, A. Kramarz, C.I. Montalvo, T. Manera, †V. Di Martino, J. Powell, D. Romero, D. Flores, J.L. Patton, E. Lacey, J. Oliveira, W. Kliem. Las sugerencias realizadas por M. Ubilla, un revisor anónimo y la editora permitieron mejorar el manuscrito. Este trabajo es una contribución a los proyectos ANPCyT PICT 38112 y PICT 01744, y CONICET PIP 0270.

BIBLIOGRAFÍA

- Albino, A.M., Tomassini, R. y Brizuela, S. 2009. Presencia del lagarto teiido *Tupinambis* en la Formación Monte Hermoso de Farola Monte Hermoso, sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 46: 177–187.
- Allen, J.A. 1899. The generic names *Echimys* and *Loncheres*. *Bulletin of the American Museum of the Natural History* 12: 257–264.
- Ameghino, F. 1887. Apuntes preliminares sobre algunos mamíferos extinguidos del yacimiento de “Monte Hermoso” existentes en el “Museo La Plata”. *Boletín del Museo La Plata* 1: 1–20.
- Ameghino, F. 1888. *Lista de especies de mamíferos fósiles del Mioceno Superior de Monte Hermoso, hasta ahora conocidas*. Coni, P.E. e hijos, Buenos Aires, p. 1–21.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias* 6: 1–1028 y Atlas, 98 lam.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretácicos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 58: 241–291.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de patagonie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 8: 1–568.
- Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapadmalal. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 10: 343–423.
- Berggren, W.A., Kent, D.V., Swisher, C.C. III y Aubry, M.-P. 1995. A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy. En: W.A. Berggren, D.V. Kent, M.P. Aubry y J. Hardenbol (Eds.), *Geochronology, Time Scales and Global Stratigraphic Correlation*. Society for Sedimentology Geology, Special Publication 54, p. 129–212.
- Bonaparte, J. 1960. La sucesión estratigráfica de Monte Hermoso (Provincia de Buenos Aires). *Acta Geológica Lilloana* 3: 273–278.
- 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.
- Candela, A.M., Noriega, J.I. y Reguero, M.A. 2007. The first Pliocene mammals from the northeast (Mesopotamia) of Argentina: biostratigraphic

- and paleoenvironmental significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 476–483.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995a. 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 de Madrid 12, p. 49–74.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995b. Los estratotipos de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32: 369–374.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1996. Reassessment of the Pliocene–Pleistocene continental time scale of Southern South America. Correlation of the type Chapadmalal with Bolivian sections. *Journal of South American Earth Sciences* 9: 221–236.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 40: 167–173.
- Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. 2000. Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica. Cuarta Edición, Madrid, 156 p.
- Cuvier, G.F. 1809. Extrait des premiers Mémoires de M.F. Cuvier, sur les dents des mammifères considérés comme caracteres génériques. *Nouveau Bulletin des Sciences, par la Société Philomathique* 1: 394–395.
- Deschamps, C.M. 2005. Late Cenozoic mammal bio-chronostratigraphy in southwestern Buenos Aires Province, Argentina. *Ameghiniana* 42: 733–750.
- Deschamps, C.M., Olivares, A.I., Verzi, D.H. y Vucetich, M.G. 2008. Una actualización del conocimiento de los caviomorfos (Rodentia, Hystriognathi) de la Formación Monte Hermoso (Plioceno temprano). *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 45: 26R.
- Emmons, L.H. 2005. A Revision of the genera of arboreal Echimyidae (Rodentia: Echimyidae, Echimyinae), with descriptions of two new genera. En: E.A. Lacey y P. Myers (Eds.), *Mammalian Diversification: from Chromosomes to Phylogeography. A Celebration of the Career of James L. Patton*. University of California Press, Berkeley, p. 247–309.
- Fidalgo, F., De Francesco, F.O. y Pascual, R. 1975. Geología superficial de la llanura bonaerense. 4^o Congreso Geológico Argentino (Bahía Blanca, 1975), *Relatorio*: 103–108.
- Fidalgo, F. y Tonni, E.P. 1982. Observaciones geológicas y paleontológicas en las "Barrancas de Monte Hermoso" (Provincia de Buenos Aires). 3^o Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Corrientes), *Actas*: 19–17.
- Frailley, C.D. y Campbell, K.E. 2004. Paleogene rodents from the Amazonian Peru: the Santa Rosa local fauna. En: K.E. Campbell (Ed.), *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru*. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 40, p. 61–69.
- Gardner, A.L. y Emmons, L.H. 1984. Species groups in *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) as indicated by karyology and bullar morphology. *Journal of Mammalogy* 65: 10–25.
- Galewski, T., Mauffrey, J.F., Leite, Y.L.R., Patton, J.L. y Douzery, E.J.P. 2005. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia: Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 601–615.
- Geoffroy Saint-Hilaire, I. 1838. Notice sur les Rongeurs épineux désignés par les auteurs sous les noms d'*Echimys*, *Loncheres*, *Heteromys*, et *Nelomys*. *Comptes Rendus Hebdomadaires de l'Académie des Sciences* 6: 884–888.
- Goeldi, E.A. 1901. Dois roedores notáveis da família dos ratos do Brasil. *Bollettin do Museu Paraense de Historia Natural e Ethnographia*, Belém 3: 166–179.
- Goin, F.J., Pardiñas, U.F.J. y Lezcano, M.J. 1994. Un nuevo resto del cenoléstido *Pliolestes* Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia) del Plioceno de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 31: 15–21.
- Goin, F.J. y Pardiñas, U.F.J. 1996. Revisión de las especies del género *Hyperdidelphys* Ameghino, 1904 (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae). Su significación filogenética, estratigráfica y adaptativa en el Neógeno del cono sur sudamericano. *Estudios Geológicos* 52: 327–359.
- Grassé, P.-P. 1967. *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*. Tome 16. Mammifères, téguments et squelette. Masson, Paris, 1078 p.
- 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. *Annals Philosophy* 10: 337–344.
- Hadler, P., Verzi, D.H., Vucetich, M.G., Ferigolo, J. y Ribeiro, A.M. 2008. Caviomorphs (Mammalia, Rodentia) from the Holocene of Rio Grande do Sul State, Brazil: systematics and paleoenvironmental context. *Revista Brasileira de Paleontologia* 11: 97–116.
- Hershkovitz, P. 1958. A geographic classification of Neotropical mammals. *Fieldiana Zoology* 36: 581–620.
- Hill, J.E. 1935. The cranial foramina on rodents. *Journal of Mammalogy* 16: 121–128.
- Horovitz, I. 1991. [Análisis morfofuncional de la locomoción de Eumysops (Mammalia, Rodentia, Echimyidae) del Plio–Pleistoceno de Argentina. Seminario, Universidad Nacional de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 83 p. Inédito].
- Jentink, F.A. 1891. On *Dactylomys dactylinus* and *Kannabateomys amblyonyx*. *Notes from the Leyden Museum* 13: 105–110.
- Kerr, R. 1792. *The animal kingdom, or zoological system, of the celebrated Sir Charles Linnaeus. Class I, Mammalia*. London, 644p.
- Kraglievich, L. 1934. *La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*. Imprenta El Siglo Ilustrado, Montevideo, 136 p.
- Kraglievich, J.L. 1945. Un nuevo roedor del Entrerriano: *Eumysops parodii* n. sp.. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 140: 16–21.
- Kraglievich, J.L. 1957. Revisión de los roedores extinguidos del género "Eumysops" Ameghino, 1888 (nota preliminar). *Ameghiniana* 1: 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 Reig, O.A. 1954. Un nuevo prociónido del Plioceno de Las Playas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 9: 210–231.
- Lavocat, R. 1971. Essai sur les relations du maxillaire et du palatin dans la région orbito-temporale des rongeurs. *Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung* 60: 117–120.
- Lavocat, R. 1976. Rongeurs caviomorphes de l'Oligoceno de Bolivie. 11. Rongeurs du Bassin Deseadien de Salla-Luribay. *Palaovertebrata* 7: 15–90.
- Leite, Y.L.R. 2003. The evolution and systematic of Atlantic tree rats, genus *Phyllomys* (Rodentia: Echimyidae), with description of two new species. *University of California Publications in Zoology* 132: 1–118.
- Leite, Y.L.R. y Patton, J.L. 2002. Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the star phylogeny hypothesis revisited. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 455–464.
- Lund, P.W. 1839. Coup-d'oeil sur le espèces éteintes de mammifères du Brésil; extrait de quelques mémoires présentés à l'Académie royale des Sciences de Copenhague. *Annales des Sciences Naturelles* 11: 214–234.
- Malcolm, J.R. 1992. Use of tooth impressions to age and identify live *Proechimys guyanensis* and *P. cuvieri* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoology* 227: 537–546.
- Marivaux, L., Vianey-Liaud, M. y Jaeger, J.-J. 2004. High-level phylogeny of early Tertiary rodents: dental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 142: 105–134.
- Marshall, L., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaovertebrata, Mémoire Extraordinaire*, 93 p.

- Marshall, L.G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O.A., Bombin, M. y Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*, 76 p.
- McKenna, M.C. y Bell, S.K. 1997. *Classification of Mammals above the Species Level*. Columbia University Press, Nueva York, 631 p.
- Mignone, J.A. 1946. Los sedimentos Arauco-entrerrianos del Quequén Salado. *Boletín Científico Lujanense* 1: 13–17.
- Moore, W.J. 1981. *The Mammalian Skull*. Cambridge University Press, Cambridge, 369 p.
- Novacek, M.J. 1993. Patterns of diversity in the mammalian skull. En J. Hanken y B.K. Hall (Eds.), *The Skull*. University of Chicago Press, Chicago, p. 438–545.
- Ogg, J.G., Ogg, G. y Gradstein, F.M. 2008. *The concise geologic time scale*. Cambridge University Press, Nueva York, 184 p.
- Olivares, A.I. 2006. Diversidad cráneo-dentaria del equímido extinto *Eumysops* (Rodentia, Echimyidae): sistemática y adaptaciones. *1^{er} Congreso Sudamericano de Mastozoología* (Río Grande do Sul), Resúmenes: 96.
- Olivares, A.I., 2009. [Anatomía, sistemática y evolución de los roedores caviomorfos sudamericanos del género *Eumysops* (Rodentia, Echimyidae)]. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 246 p. Inédito.
- Olivares, A.I., Morgan, C.C. y Verzi, D.H. 2010. Skeletal specializations of the extinct South American echimid rodent *Eumysops* (Hystricognathi). *9th International Congress of Vertebrate Morphology* (Punta del Este, 2010), Abstracts: 215.
- Parodi, L.J. y Kraglievich, L. 1948. Un nuevo roedor cavino del Plioceno de Monte Hermoso. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 145: 65–69.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E.J., Gondar, D. y Tonni, E.P. 1965. Las edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires* 6: 165–193.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1968. New echimid rodents from the Oligocene of Patagonia, and a synopsis of the family. *Museum of Comparative Zoology, Breviora* 301: 1–14.
- Patton, J.L. 1987. Species groups of spiny rats, genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). En: B.D. Patterson y R.M. Timm (Eds.), *Studies in Neotropical Mammalogy. Essays in Honor of Philip Hershkovitz*. Fieldiana Zoology 39, p. 305–345.
- Patton, J.L. y Rogers, M.A. 1983. Systematic implications of non-geographic variation in the spiny rat genus *Proechimys* (Echimyidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 48: 363–370.
- Reig, O.A. 1950. Sobre nuevos restos de roedores del género *Isomyopotamus* Rov. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 3: 108–118.
- Reig, O.A. 1955. Un nuevo género y especie de cenolestino del Plioceno de la Provincia de Buenos Aires (República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 10: 60–71.
- 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: B.D. Patterson y R.M. Timm (Eds.), *Studies in Neotropical Mammalogy. Essays in Honor of Philip Hershkovitz*. Fieldiana Zoology 39, p. 347–399.
- Reig, O.A. 1989. Karyotypic repatterning as one triggering factor in cases of explosive speciation. En: A. Fontdevila (Ed.), *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*. Springer-Verlag, Berlin, p. 246–289.
- Rovereto, C. 1914. Los Estratos Araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural*, 25, Buenos Aires, p. 1–250.
- Rusconi, C. 1935. Tres nuevas especies de mamíferos del Puelchense de Villa Ballester. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 5: 1–4.
- Shockey, B.J., Hitz, R. y Bond, M. 2004. Paleogene Notoungulates from the amazon basin of Peru. En: K.E. Campbell (Ed.), *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru*. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 40, p. 61–69.
- Tauber, A.A. 2000. Las Caleras, provincia de Córdoba, primer yacimiento fosilífero de origen cárstico de Argentina. *Revista Española de Paleontología* 15: 233–244.
- Thomas, O. 1916. Some notes on the Echimyinae. *Annals and Magazine of Natural History* 18: 294–301.
- Thomas, O. 1921. On the spiny rats of the *Proechimys* group from southeastern Brazil. *Annals and Magazine of Natural History* 8: 140–143.
- Tonni, E.P., Prado, J.L., Fidalgo, F. y Laza, J.H. 1992a. El Piso/Edad Montehermosense (Plioceno) y sus mamíferos. *3^{er} Jornadas Geológicas Bonaerenses* (Buenos Aires), *Actas*: 113–118.
- Tonni, E.P., Alberdi, M.T., Prado, J.L., Bargo, M.S. y Cione, A.L. 1992b. Changes of mammal assemblages in the pampean region (Argentina) and their relation with the Plio–Pleistocene boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 95: 179–194.
- Trouessart, E.-L. 1880. Catalogue des mammifères vivants et fossiles. *Bulletin de la Société d'Études Scientifiques d'Angers*, 1881, 10: 105–212.
- Verzi, D.H. 1994. [Origen y evolución de los *Ctenomyiinae* (Rodentia, Octodontidae): un análisis de anatomía cráneo-dentaria]. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. 2 Tomos: 244 p. Inédito]
- Verzi, D.H. 1999. The dental evidence on the differentiation of the ctenomyiine rodents (Caviomorpha, Octodontidae, Ctenomyiinae). *Acta Theriologica* 44: 263–282.
- Verzi, D.H. 2001. Phylogenetic position of *Abalosia* and the evolution of the extant Octodontinae (Rodentia, Caviomorpha, Octodontidae). *Acta Theriologica* 46: 243–268.
- Verzi, D.H. y Quintana, C.A. 2005. The Caviomorph rodents from the San Andrés Formation, east-central Argentina, and global Late Pliocene climatic change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 219: 303–320.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I. y Deschamps, C.M. 2008. Biostratigraphy and biochronology of the late Miocene of central Argentina: evidence from rodents and taphonomy. *Geobios* 41: 145–155.
- Verzi, D.H., Vucetich, M.G. y Montalvo, C.I. 1994. Octodontoid-like Echimyidae (Rodentia): an upper Miocene episode in the radiation of the family. *Palaeovertebrata* 23: 199–210.
- Verzi, D.H., Vucetich, M.G. y Montalvo, C.I. 1995. Un nuevo *Eumysopinae* (Rodentia, Echimyidae) del Mioceno tardío de la provincia de La Pampa y consideraciones sobre la historia de la subfamilia. *Ameghiniana* 32: 191–195.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I. y Vucetich, M.G. 1999. Afinidades y significado evolutivo de *Neophanomys biplicatus* (Rodentia, Octodontidae) del Mioceno tardío–Plioceno temprano de Argentina. *Ameghiniana* 36: 83–90.
- Vucetich, M.G. 1995. *Theridomysops parvulus* (Rovereto, 1914), un primitivo *Eumysopinae* (Rodentia, Echimyidae) del Mioceno tardío de Argentina. *Matozoología Neotropical* 2: 167–172.
- Vucetich, M.G. y Verzi, D.H. 1995. Los roedores Caviomorpha. 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*. Monografías del Museo de Ciencias Naturales de Madrid 12, p. 213–225.
- Vucetich, M.G. y Verzi, D.H. 1996. Un nuevo *Eumysopinae* (Rodentia, Echimyidae) de la “Formación” Irene (Chapadmalalense inferior?) y la diversidad de la subfamilia. *4^{er} Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses* (Junín), *Actas* 1: 15–22.
- Vucetich, M.G. y Verzi, D.H. 1999. Changes in diversity and distribution of the caviomorph rodents during the late Cenozoic in southern South America. En: E.P. Tonni y A.L. Cione (Eds), *Quaternary Vertebrate Palaeontology in South America*. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 12, p. 207–223.

- Vucetich, M.G., Verzi, D.H. y Tonni, E.P. 1997. Paleoclimatic implications of the presence of *Chyomys* (Rodentia, Echimyidae) in the Pleistocene of central Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 128: 207–214.
- Vucetich, M.G., Vieytes, E.C., Verzi, D.H., Noriega, J. y Tonni, E.P. 2005. Unexpected primitive rodents in the Quaternary of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 57–64.
- Vucetich, M.G., Vieytes, E.C., Carlini, A.A. y Pérez, M.E. 2010. The rodents from La Cantera and the early evolution of caviomorphs in South America. En: M.G. Vucetich, A.A. Carlini y R.H. Madden (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 189–201.
- Wagner, A. 1845. Diagnosen einiger neuen Arten von Nagern und Handflüglern. *Wiegmann's Archiv für Naturgesch* 11: 145–149.
- Wahlert, J.H. 1984. *Kirkomys*, a new florentiamyid (Rodentia, Geomyoidea) from the Whitneyan of Sioux County, Nebraska. *American Museum Novitates* 2793: 1–18.
- Wilson, R.W. 1935a. Cricetine-like rodents from the Sespe Eocene of California. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 21: 26–32.
- Wilson, R.W. 1935b. *Simimys*, a new name to replace *Eumysops* Wilson, preoccupied. A correction. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 21: 179–180.
- Wood, A.E. y Patterson, B. 1959. The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 120: 281–428.
- Woods, C.A. y Kilpatrick, C.W. 2005. Infraorder Hystricognathi Brandt, 1855. En: D.E. Wilson y D.M. Reeder (Eds.), *Mammal Species of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, p. 1538–1600.
- Zavala, C.A. 1993. Estratigrafía de la localidad de Farola Monte Hermoso (Plioceno–Reciente). *12^{vo} Congreso Geológico Argentino y 2^{do} Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Mendoza), *Actas* 2: 228–235.
- Zavala, C.A. y Navarro, E. 1993. Depósitos fluviales en la Formación Monte Hermoso (Plioceno inferior–medio). Provincia de Buenos Aires. *12^{vo} Congreso Geológico Argentino y 2^{do} Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Mendoza), *Actas* 2: 236–244.

doi: 10.5710/AMGH.v49i2(450)

Recibido: 15 de diciembre de 2010

Aceptado: 18 de agosto de 2011