

Tesis de Licenciatura

El genero *Cephalomys* (Mammalia, Rodentia, Cephalomyidae) del deseadense (oligoceno tardio) de cabeza blanca (Chubut, Argentina): anatomia y revision sistematica

Busker, Felipe

2013

Tesis presentada para obtener el grado de Licenciado en Paleontología de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis de licenciatura de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the Six-Year Bachelor's Theses Collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Busker, Felipe. (2013). El genero *Cephalomys* (Mammalia, Rodentia, Cephalomyidae) del deseadense (oligoceno tardio) de cabeza blanca (Chubut, Argentina): anatomia y revision sistematica. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nPAL000026_Busker

Cita tipo Chicago:

Busker, Felipe. "El genero *Cephalomys* (Mammalia, Rodentia, Cephalomyidae) del deseadense (oligoceno tardio) de cabeza blanca (Chubut, Argentina): anatomia y revision sistematica". Tesis de Licenciado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2013. http://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nPAL000026_Busker

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



84652E1

SEMINARIO

Paleontología

26

Busker, Felipe

E1

Biblioteca Central FCEN



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Tesis para optar por el título de Licenciado en Paleontología

**“EL GÉNERO *CEPHALOMYS* (MAMMALIA, RODENTIA, CEPHALOMYIDAE)
DEL DESEADENSE (OLIGOCENO TARDÍO) DE CABEZA BLANCA (CHUBUT,
ARGENTINA): ANATOMÍA Y REVISIÓN SISTEMÁTICA.”**

Autor: Felipe Busker

Directores: María Teresa Dozo, Roberto Scasso

84652

Departamento de Geología

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

FCEN-UBA.

Junio

2013

ÍNDICE

RESUMEN	3
INTRODUCCIÓN	4
□ Orden Rodentia	4
□ Hystricognathi americanos o “Caviomorfos”	8
□ La Familia Cephalomyidae y el género <i>Cephalomys</i>	9
□ Algunos comentarios sobre las homologías del dp4 en Caviomorpha y su interpretación en el dp4 de <i>Cephalomys</i>	11
□ Marco geológico, biocronológico y procedencia geográfica de los materiales	12
Localidad Cabeza Blanca: ubicación geográfica y estratigrafía	12
Edad-mamífero Deseadense	15
□ Hipótesis y objetivos	17
Hipótesis	17
Objetivos	18
MATERIALES Y MÉTODOS	18
□ Materiales	18
□ Métodos	19
Análisis anatómico	19
Análisis cuantitativo: medidas lineales y morfometría geométrica	21
Análisis de forma y tamaño	26
RESULTADOS	28
□ Paleontología sistemática	28
□ Descripciones	30
Cráneo	30
Mandíbula	33
Dentición	35
Dentición superior	36
Secuencia de desgaste en la serie dentaria superior	36
Dentición inferior	38
Secuencia de desgaste en la serie dentaria inferior	40

Dp4.....	42
□ Análisis de morfometría geométrica.....	44
Morfoespacio de la superficie oclusal de los dientes de <i>Cephalomys</i>	44
Morfología oclusal de los molares inferiores	45
Morfología oclusal de los molares superiores	50
Tamaño versus morfoespacio de la superficie oclusal de los dientes	53
Especies versus tamaño	58
Distribución del tamaño del centroide.....	62
DISCUSIÓN	66
□ Sistemática.....	66
Caracteres dentarios.....	66
Caracteres cráneo-mandibulares.....	68
Análisis de la variación de forma de la superficie oclusal de los molares y tamaño del centroide en <i>Cephalomys</i>	70
CONCLUSIONES	71
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	72
ANEXO	83
AGRADECIMIENTOS	101

RESUMEN

Los roedores caviomorfos del género *Cephalomys* son los más abundantes del registro de Patagonia, en particular en Cabeza Blanca (Chubut, Argentina). Este género fue establecido por Ameghino quien designó tres especies *C. arcidens*, *C. plexus* y *C. prosus*, separadas principalmente por diferencias de tamaño. Estudios posteriores convalidaron la presencia de las dos primeras especies, mientras que *C. prosus* entró en sinonimia con *C. plexus*. Sin embargo, esta separación continuó basándose principalmente en diferencias de tamaño entre los distintos especímenes, siendo *C. arcidens* mayor que *C. plexus*. A partir de nuevas colecciones de roedores de Cabeza Blanca, principalmente del género *Cephalomys*, se trató de verificar la validez de las especies mencionadas, teniendo en cuenta que el tamaño podría ser un carácter de escaso valor sistemático. En ese sentido se aplicó morfometría geométrica a la superficie oclusal de los molariformes se analizaron las diferencias de forma entre las especies, además de las variaciones en el tamaño. Si bien los resultados alcanzados no son prueba suficiente para descartar la validez de las dos especies, la superposición entre individuos de las distintas especies en los PCA, la alta variabilidad de la forma asociada al desgaste dentario, la ausencia de algún carácter que diferencie las especies según la forma, y la distribución normal de los tamaños del centroide ponen en duda la existencia de las mismas.

INTRODUCCIÓN

- **Orden Rodentia**

Los Rodentia, el mayor orden dentro de los mamíferos, con un 42% de la diversidad total de la clase, se registran desde el Paleoceno, siendo los Paramyidae, la familia más antigua conocida hasta el momento. En el Eoceno, experimentan una rápida diversificación, y la mayoría de los linajes tienen representantes en la actualidad (Hutchins *et al.*, 2003).

Los roedores están distribuidos en todo el mundo salvo la Antártida, y son muy diversos desde el punto de vista ecológico, asociados a una gran variedad de hábitats, desde la tundra ártica hasta los desiertos (Montero y Autino, 2009). También presentan grandes variaciones asociadas a su estilo locomotor o hábito de vida; hay especies fosoriales, saltadoras, planeadoras, arborícolas, semiacuáticas y altamente cursoriales, así como de hábitos generalizados (Nowak, 1991). Asimismo el rango de tamaño es muy variable, desde los 12 centímetros y 4 gramos de *Baiomys taylori* a los 100 centímetros y 50 kilogramos del carpincho o capibara *Hydrochoerus hydrochaeris* (Hutchins *et al.*, 2003), e incluso pesos cercanos a la tonelada en formas extintas como es *Josephoartigasia monesi*, un Dinomyidae plio-pleistoceno de Uruguay (Rinderknecht y Blanco, 2008).

La mayor parte de los roedores son primariamente herbívoros u omnívoros, aunque algunos pocos son carnívoros o insectívoros especialistas. Estos dos últimos hábitos alimenticios evolucionaron independientemente en varias familias, en su mayoría dentro de Muridae y Cricetidae. Los herbívoros incluyen especies que consumen pastos, corteza, y tubérculos fibrosos (Samuels, 2009). Algunos son solitarios (*Coendou bicolor*, *Ctenomys tucumanus*), llegando a ser altamente agresivos con sus congéneres, mientras que otros son muy sociables y forman grandes colonias o tienden a ser gregarios (*Ctenomys sociabilis*, *Cryptomys damarensis*) (Hutchins *et al.*, 2003).

Los roedores presentan algunos de sus caracteres más distintivos en la dentición, un par de incisivos de crecimiento continuo, que alcanzan un gran tamaño, la tendencia a la reducción del número de dientes, con los caninos ausentes y los premolares reducidos a 2 o ausentes y el marcado diastema entre incisivos y premolares. Los incisivos tienen forma de arco, con dentina en la cara lingual y esmalte en la labial y laterales, que al roer les permite

obtener el extremo distal en forma de cincel. Los incisivos superiores ocluyen alternativamente en movimientos anteroposteriores u oblicuos, lo que produce que el borde biselado corte en cizalla. Estos son usados para una gran variedad de acciones, incluidas cortar vegetación, capturar presas y cortar carne y hueso en los carnívoros, cavar, e incluso derribar árboles (Cox *et al.*, 2012; Samuels, 2009). Los premolares y molares son muy variables morfológicamente, con tendencia a la hipsodoncia en algunos grupos, es decir un crecimiento prolongado de las piezas dentarias (Montero y Autino, 2009).

Los roedores en general mastican conservando el movimiento anteroposterior y pierden el transversal (Ungar, 2010). Los principales músculos masticatorios son el músculo masetero y el pterigoides, ambos de gran desarrollo. La fosa glenoidea, alargada y sin proceso postglenoideo, permite que la mandíbula inferior pueda moverse hacia adelante y hacia atrás (Montero y Autino, 2009). La región zigomática del cráneo y el foramen infraorbital están modificados para el pasaje de varios paquetes del masetero en hystricomorpha y miomorpha. La disposición de este músculo presenta distintas condiciones y se lo utilizó como carácter sistemático para separar categorías taxonómicas a nivel de suborden (Fig. 1).

Protogomorfa: el masetero profundo se extiende desde la parte media de la mandíbula hasta la región media del arco cigomático y el masetero lateral desde el extremo anterior del maxilar, donde se encuentra una prominencia o tubérculo masetérico (punto de origen del masetero), hasta la región posterior de la mandíbula.

Sciuromorfa: el masetero lateral se origina en la zona alta de la placa zigomática y se inserta en la región posterior de la mandíbula, el masetero profundo se extiende desde la zona media de la mandíbula hasta la parte posterior del arco zigomático. El foramen infraorbital muy pequeño o ausente, y no permite el paso de ningún músculo.

Myomorfa: el masetero profundo pasa a través de un foramen infraorbital pequeño en tanto que el lateral se adelanta frontalmente.

Hystricomorfa: el masetero profundo muy desarrollado pasa a través de un foramen infraorbital de gran tamaño, el lateral no se modifica (Montero y Autino, 2009).

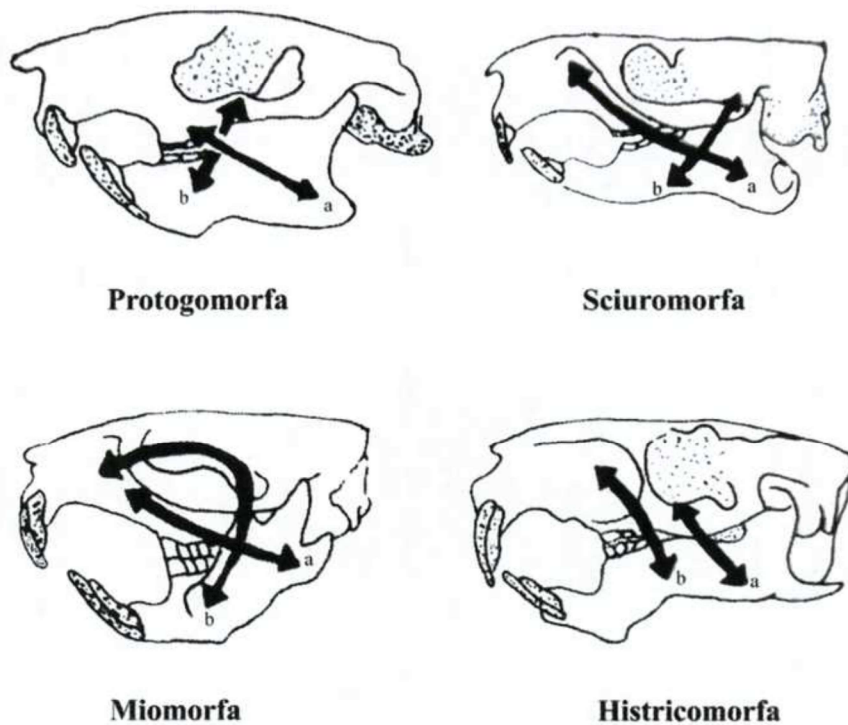


Fig. 1: Disposición de las porciones lateral (a) y profunda (b) del músculo masetero. Modificado de Montero y Autino (2009).

Otros autores como Tullberg (1899), propusieron divisiones basados en el ángulo inferior de la mandíbula, en relación con el plano de los incisivos. Los Sciurognathi, presentan el proceso angular de la mandíbula en el mismo plano de la raíz de los incisivos, y los Hystriognathi un área de inserción del masetero acampanada lateralmente, por lo que no aparece alineada con el plano vertical de los alvéolos de los incisivos (Fig. 2).

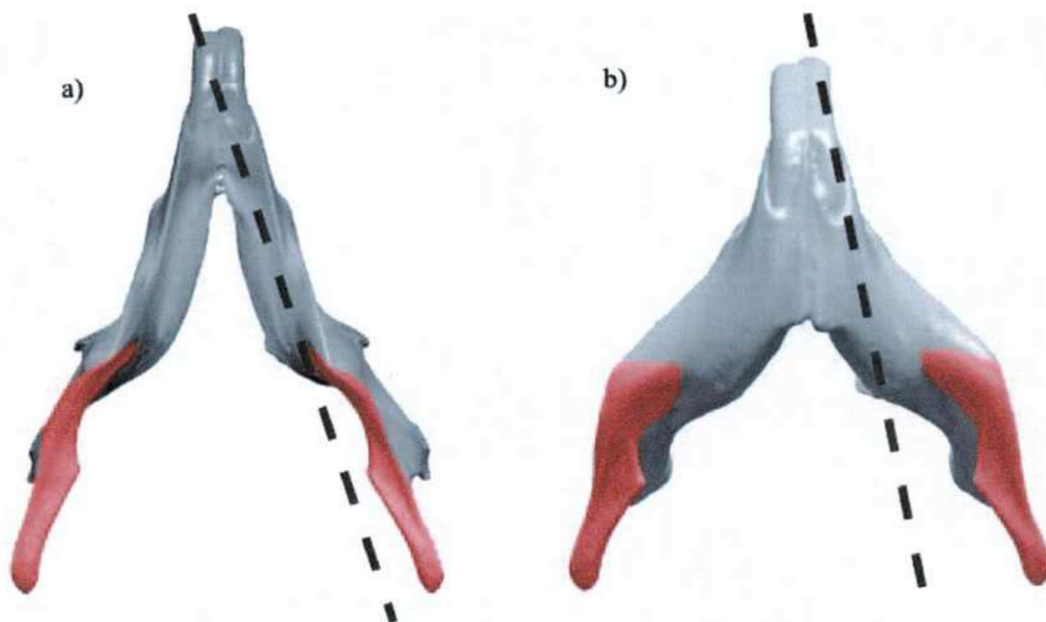


Fig. 2: Mandíbula Sciurognathi (a) e Hystricognathi (b). Modificado de Hautier *et al.* (2011).

El orden Rodentia pertenece al superorden Euarchontoglires, y actualmente se lo considera monofilético (Montero y Autino, 2009). Carleton y Musser (2005), basados en datos moleculares y morfológicos, redefinieron el orden en 5 subórdenes (Hystricomorpha, Anomaluromorpha, Castorimorpha, Myomorpha y Sciuromorpha), siendo los Hystricomorpha los únicos con mandíbula hystricognata.

Los Hystricomorpha, considerados monofiléticos, comprende unas 250 especies, distribuidas en Asia, África y América, siendo este último el continente que presenta la mayor diversidad, especialmente América del Sur. Incluye al infraorden Ctenodactylomorphi, roedores pequeños y robustos propios de África; a los Phiomorpha, distribuidos en su mayor parte en África, que incluye formas fósiles y algunos de los roedores más raros como por ejemplo *Heterocephalus glaber*, cavador y único mamífero eusocial conocido. También a los Hystricidae o “puercoespines del viejo mundo” distribuidos por África, Asia y parte de Oceanía, y a los Hystricognathi del “Nuevo Mundo” o “Caviomorfos” (Woods y Kilpatrick, 2005).

- **Hystriognathi americanos o “Caviomorfos”**

Los hystriognathi americanos, o caviomorfos, considerados como grupo monofilético, están representados por menos de 250 especies (Huchon y Douzery, 2001; Woods y Kilpatrick, 2005; Poux *et al.*, 2006) y su presencia en América del Norte se reduce a muy pocas especies de eretizontidos, distribuyéndose principalmente en América del Sur y América Central (Candela *et al.*, 2012).

A pesar de ser menos numerosos en cantidad de especies, la diversidad morfológica del grupo supera ampliamente a la de los roedores “cricétidos”. En el conjunto de caviomorfos se destacan carpinchos, agutíes, maras, chinchillas, etc. que se encuentran entre los mamíferos más característicos de América del Sur (Croft *et al.*, 2011).

Son un clado representativo de la más antigua radiación de roedores en América del Sur y desde el Oligoceno fueron un importante componente de la fauna sudamericana, tanto fósil, (principalmente en Patagonia) como actual (Vucetich *et al.*, 2010 a,b; Candela *et al.*, 2012).

Ocupan una gran diversidad de ambientes, desde la estepa patagónica hasta las selvas y bosques y presentan una gran variedad de hábitos locomotores, pudiendo ser semiacuáticos, fosoriales, semifosoriales, cursoriales y trepadores (Candela y Picasso, 2008; Candela *et al.*, 2012). A pesar de ser primariamente herbívoros, consumen distintas variedades de materia vegetal como frutas, semillas, hojas y pastos, con distintas preferencias según la especie (Candela *et al.*, 2012).

Los caviomorfos fueron los únicos roedores en América hasta la llegada de los “cricétidos” desde América del Norte, aunque el tiempo de arribo de los mismos es foco de discusión (Verzi y Montalvo, 2008).

En el contexto de la evolución de los mamíferos continentales de América del Sur, el origen y la historia biogeográfica de los roedores caviomorfos (hystriognatos del Nuevo Mundo) han recibido un amplio debate ya que junto con los primates platirrininos corresponden a formas inmigrantes a comienzos del Cenozoico (Vucetich *et al.*, 2010 a,b), cuando América del Sur estaba aislada del resto de los continentes por extensos brazos oceánicos. Hasta hace poco, los registros sudamericanos más antiguos de roedores provenían de Santa Rosa (Perú) del Eoceno tardío/Oligoceno temprano (Frailey y

Campbell, 2004) y de Tinguiririca (Chile central) del Oligoceno temprano (Wyss *et al.*, 1993). Recientemente, esto ha sido modificado por los hallazgos de los más antiguos roedores caviomorfos provenientes del Eoceno medio tardío (aproximadamente 41 Ma) del Perú (Antoine *et al.*, 2011). Sin embargo para Argentina, los roedores más antiguos provienen del nivel La Cantera, de la localidad Gran Barranca (Chubut), que tiene una antigüedad intermedia entre el Tinguiririquense y el Deseadense (Vucetich *et al.*, 2010b).

A lo largo de la historia, se han planteado varias hipótesis tratando de resolver el problema biogeográfico que se plantea alrededor del arribo de los caviomorfos a América. Un origen autóctono, un origen africano o un origen norteamericano fueron las principales ideas que surgieron a lo largo del siglo XX (Reig, 1981; Wood, 1985; Vucetich, 1986; Wyss *et al.*, 1993; Pascual, 1996; Vucetich *et al.*, 2010b). Sin embargo ha prevalecido la hipótesis de que los caviomorfos habrían alcanzado América del Sur desde África, a través de uno o más pasos de unos 1000 a 1500 km de ancho en el Atlántico Sur durante el Paleógeno (Sallam *et al.*, 2011; Bertrand *et al.*, 2012).

Estudios moleculares recientes sugieren que los Hystricomorpha comparten un ancestro en común y son filogenéticamente muy cercanos, y confirman la monofilia de los Hystricognathi (Huchon y Douzery, 2001; Poux *et al.*, 2006; Sallam *et al.*, 2009).

Los caviomorfos tienen un pico de diversidad en el Colhuehuapense que podría deberse a la mezcla de linajes antiguos con otros de origen septentrional. La mayoría de estos linajes se extinguió, y luego de este pico la diversidad y tipos adaptativos fueron más bajos (Vucetich *et al.*, 2010a).

- **La Familia Cephalomyidae y el género *Cephalomys***

Durante el Deseadense se destaca un conjunto de roedores histricognatos extinguidos, los Cephalomyidae, que muestran un patrón dentario asimétrico (i.e. el patrón oclusal de la serie dentaria inferior no es espejo de la superior), con mesolófido reducido, mesofléxido abierto, reemplazo dentario normal, hipoflexo más allá de la mitad de las coronas con dirección transversal y opuesta al protofofo (Kramarz, 2001). Los cephalómidos parecen haber sido dominantes entre los roedores hipsodontes desde el Deseadense al Colhuehuapense por abundancia y diversidad pero después del

Santacrucense declinan, coincidiendo con la radiación de los cávidos, dasypróctidos y chinchillidos.

La familia Cephalomyidae fue creada originalmente por Ameghino (1897), quien dijo: "...constituyen probablemente el tronco de todos los Roedores histricomorfos." y aceptada también por Simpson (1945), pero la validez de la misma ha sido puesta en duda muchas veces y sigue siendo controversial. En ese sentido Wood y Patterson (1959) y Patterson y Wood (1982) rechazaron la validez de la misma, mientras Vucetich (1985) aceptó a los Cephalomyidae como un grupo heterogéneo de géneros hipsodontes relacionados a los Chinchillidae que agrupa a los géneros *Cephalomys* Ameghino, *Litodontomys* Loomis, *Scotomys* Loomis, *Perimys* Ameghino y *Cephalomyopsis* Vucetich. En 2001, Kramarz presenta un nuevo género, *Soriamys*, del Colhuehuapense, relacionado estrechamente con *Cephalomys* y concluye que ambos géneros constituyen un grupo monofilético, los Cephalomyidae, pero excluye los géneros *Scotomys* y *Perimys*, agrupados en un linaje distinto (los Neopiblemidae o Perimyidae), relacionados con los chinchillidos. En 2005, Kramarz presenta otro género relacionado a *Cephalomys*, llamado *Banderomys*.

Los roedores del género *Cephalomys* son los más abundantes del registro deseadense de Patagonia (Vucetich, 1985, 1986; Kramarz, 2001), en particular en la clásica localidad Cabeza Blanca (Loomis, 1914), en el SE de Chubut (Argentina).

Este género fue establecido por Ameghino (1897) quien a su vez designó dos especies *C. arcidens* y *C. plexus*, está última separada de la primera por su menor tamaño. Loomis (1914), incluyó una tercer especie de Ameghino, *C. prosus* (Ameghino, 1902), y consideró al género *Cephalomys* en la familia Chinchillidae, mientras Wood y Patterson (1959), en un exhaustivo trabajo sobre los roedores deseadenses de Patagonia, lo incluyeron en la familia Dasyproctidae. Estos autores, además, convalidaron la presencia de las dos primeras especies nombradas por Ameghino, pero con dudas ya que la separación se realizó por diferencias de tamaño, ya que morfológicamente son casi idénticas.

- **Algunos comentarios sobre las homologías del dp4 en Caviomorpha y su interpretación en el dp4 de *Cephalomys***

Los caviomorfos poseen dp4 con diseños muy variables, generalmente más complejos que sus molares. Esta característica complica la identificación de las crestas y sus homologías (Candela, 2002).

Wood y Patterson (1959) realizan una breve descripción del dp4 de *Cephalomys*, sin entrar en mucho detalle, considerándolo luego como uno de los más complejos y derivados (Patterson y Wood, 1982) y proponen que la condición ancestral es la tetralofodoncia, adquiriendo una neoformación los pentalofoodontes.

Kramarz (2001) resalta la presencia de una cresta accesoria entre el anterolófidio y el metalófidio en *Soriamys*, *Luantus*, *Neoreomys*, *Scleromys*, *Cuniculus*, *Cephalomys* y *Dasyprocta*, aunque en este último se observan dos crestas accesorias. Según Patterson y Wood (1982) esta estructura es distinta al anterolófidio, y no hay mesolófidio reconocible. Por lo tanto, la pentalofoodoncia de los dp4 sería un carácter derivado, resultado de la fusión del metalófidio y el mesolófidio y la aparición de una nueva cresta entre anterolófidio y metalófidio (Kramarz, 2001).

Candela (2002) propone que la neoformación propuesta por Patterson y Wood (1982) es en realidad el metalófidio II, y el metalófidio es en realidad el mesolófidio, y que los dp4 pentalofoodontes son la condición ancestral. Los dientes hexalofoodontes ganarían un neolófidio y los tetralofodontes serían el resultado de una simplificación, y compartirían este patrón con los ancestros de los Hystricognathi.

La presencia de cinco crestas en los dp4 es otro carácter difundido entre los Phiomorpha (Wood, 1968) y los Caviomorpha, especialmente en aquellas formas consideradas primitivas como los eretizóntidos y dasipróctidos, y aún en las formas basales de grupos más especializados, como en los eocárdidos, cephalómidos (Wood y Patterson, 1959; Kramarz, 2001) y los chinchillidos. Por lo tanto existen evidencias para asumir que la pentalofoodoncia del dp4 podría ser la condición ancestral de los Hystricognathi (Candela, 2002).

- Marco geológico, biocronológico y procedencia geográfica de los materiales

Localidad Cabeza Blanca: ubicación geográfica y estratigrafía

Los materiales en estudio provienen de la localidad paleontológica Cabeza Blanca, localizada en la provincia de Chubut, Departamento Escalante, aproximadamente a los 45° 13' S y 67° 28' W. En esta localidad, localizada en la Estancia El Molino, afloran sedimentitas marinas y continentales, las primeras correspondientes al "Patagoniano", y las segundas correspondientes a la Fm. Sarmiento (Figs. 3 y 4).

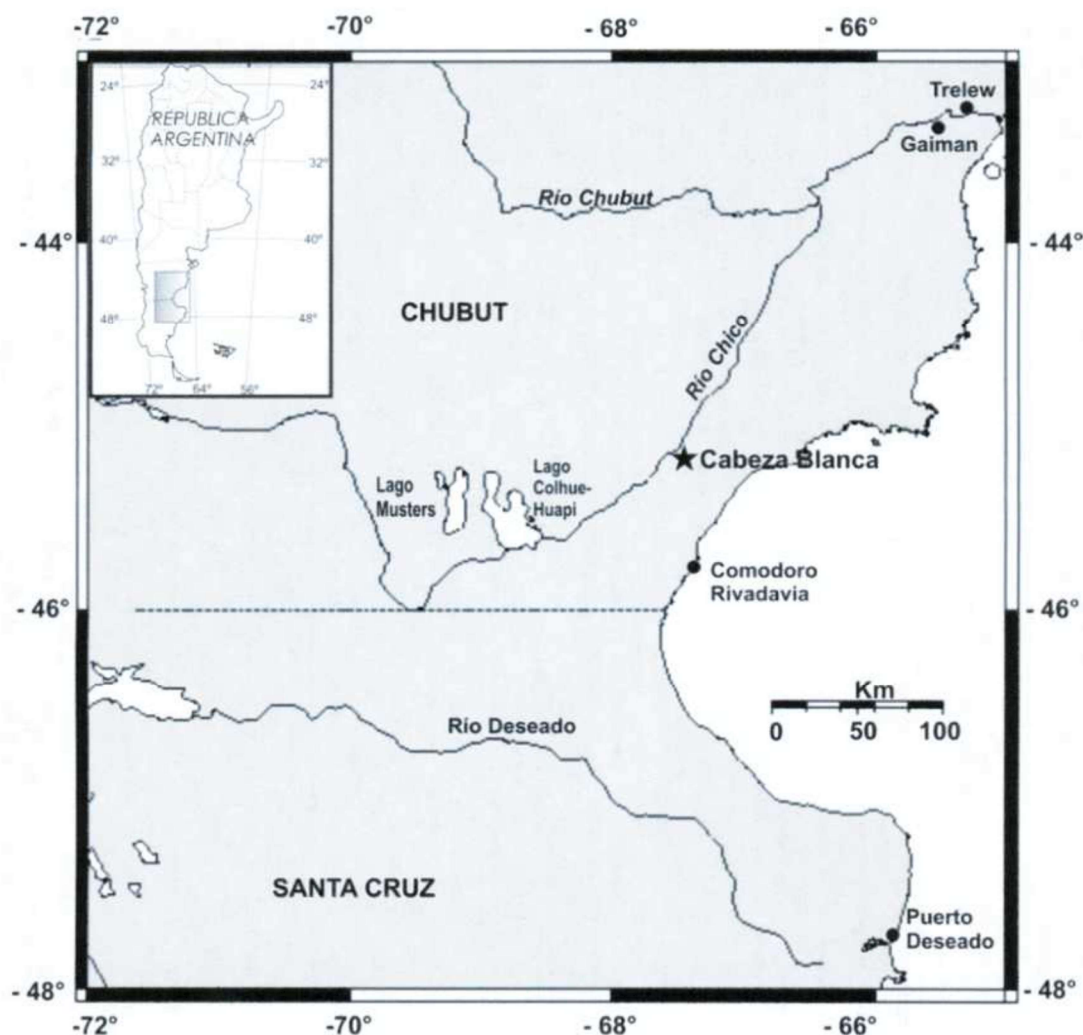


Fig. 3: Mapa de ubicación de la localidad de Cabeza Blanca. Modificado de Dozo y Vera (2010).



Fig. 4: Imagen satelital del área de Cabeza Blanca. Fuente: Google Earth.

El perfil del Cerro Cabeza Blanca (Fig. 5) corresponde a una secuencia de estratos horizontales, los cuales se separaron en tres secciones cronológicas, litológicas y paleoambientales distintas (Reguero y Escribano, 1996). Desde el tope a la base se distingue la Fm. Chenque (Bellosi, 1987; 1990) antiguamente conocida como “Patagoniense” (Feruglio, 1949) y por debajo la Fm. Sarmiento (Spalleti y Mazzoni, 1979). Las denominadas Tobas de Sarmiento (Feruglio, 1949), Grupo Sarmiento (Andreis *et al.*, 1975; Spalletti y Mazzoni, 1977) o Formación Sarmiento (Spalleti y Mazzoni, 1979), de edad Eoceno medio-Mioceno temprano, constituye una de las unidades portadora de abundantes mamíferos fósiles más representativas de la Patagonia. Así se han podido reconocer varias Edades-mamífero (EMs), incluidas algunas Subedades: Subedades “Barranquense” y “Vaquense” de la EM Casamayorensis, EM Mustersense, EM Tinguiririquense (originalmente formalizada en Chile Central, Flynn *et al.*, 2003), EM Deseadense, EM Colhuehuapense y Subedad “Pinturensis” de la EM Santacrucense (Pascual *et al.*, 1965; Pascual y Odreman Rivas, 1973; Pascual *et al.*, 1996, Ré *et al.*, 2010).

Los depósitos de la Formación Sarmiento habrían sido el resultado de la acumulación eólica de material fino piroclástico (paleoloess) en un ambiente de llanuras y durante su depositación habrían imperado condiciones climáticas cálido-templadas con la existencia

de periodos estacionales húmedos relativamente extensos que alternaban con otros cortos de mayor sequedad ambiental (Andreis *et al.*, 1975; Spalletti y Mazzoni, 1977).

En Cabeza Blanca la Formación Sarmiento ha sido subdividida en dos secciones a partir de sus registros fósiles de mamíferos continentales, el superior asignado a la EM Deseadense, y el inferior a la EM Casamayorensis. Los niveles de EM Casamayorensis, de algunas decenas de metros de espesor, están compuestos de tobas cineríticas terrosas, blanquecinas, con concreciones irregulares, de tamaño variado. Estas tobas se encuentran limitadas por un plano discordante erosivo, sobre el cual se asientan los depósitos de EM Deseadense, de unos 30 metros de espesor (Feruglio, 1949). Estos niveles se caracterizan por la presencia de sedimentos de granulometría variable, de colores en general verdosos, con participación de piroclastitas blanquecinas, así como de areniscas y arcilitas amarillentas. Se interpreta como un paisaje de escaso relieve, donde se reconoce un ambiente fluvial con una llanura en la que se desarrollaron episodios de inundación, cuerpos de agua, cauces y paleosuelos (Reguero y Escribano, 1996). Estas tobas grises y amarillentas contienen numerosos restos fósiles de mamíferos, areniscas y a veces conglomerados grises, en parte con estratificación entrecruzada y con elementos tobáceos. Por encima de esta capa suprayace la Fm. Chenque, la cual comienza con un conglomerado basal con clastos de areniscas, que contienen numerosos invertebrados, y huesos removidos de los niveles inferiores (Feruglio, 1949), bien cementado y de color gris oscuro. Suprayacen a este banco areniscas entrecruzadas, grises, bioturbadas por invertebrados, que a su vez son cubiertas por areniscas arcillosas de color amarillento. El perfil finaliza con una capa de sedimentos glacifluviales, de gravas plio-pleistocénicas, correspondientes a los Rodados Patagónicos (Reguero y Escribano, 1996).

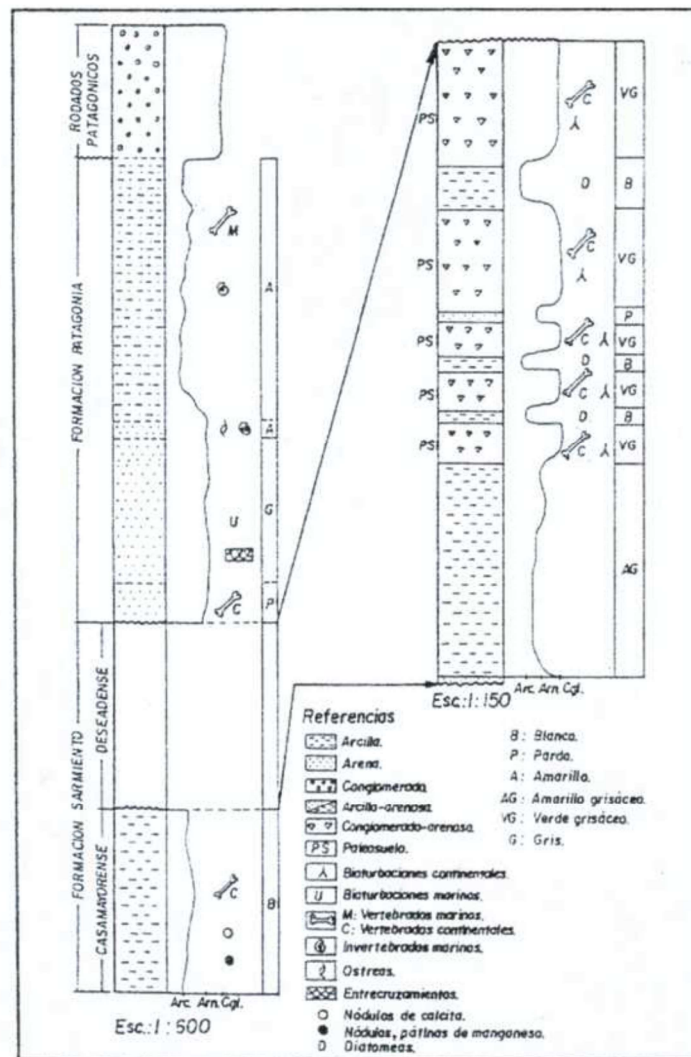


Fig. 5: Perfil tipo de la Localidad Cabeza Blanca. Modificado de Reguero y Escribano (1996).

Edad-mamífero Deseadense

La EM Deseadense (Oligoceno tardío) representa un intervalo muy significativo desde el punto de vista de la evolución de los mamíferos de América del Sur durante el Cenozoico, ya que, como expresan varios autores (Pascual, 1984; Pascual *et al.*, 1985, 1996; Flynn y Swisher III, 1995; Bond *et al.*, 1998), durante ese lapso se termina de definir la “modernización” de la fauna de mamíferos sudamericanos. En este sentido los

acontecimientos más destacados son el primer registro de primates (sólo en Bolivia), el registro más antiguo que atestigua la primera radiación de los roedores caviomorfos en Patagonia, (Vucetich *et al.*, 2010a) y la aparición de nuevos linajes dentro de la mayor parte de los grupos endémicos (ej: notoungulados, litopternos, xenarthros y marsupiales). Un dato notable en la fauna deseadense es la variedad de mamíferos con grandes tamaños corporales (ej: *Pyrotherium*, *Proborhyaena*, *Scarritia* y *Leontinia*).

Los principales yacimientos paleontológicos portadores de fauna deseadense se localizan en Patagonia argentina -Chubut, Santa Cruz- (Marshall *et al.*, 1983; Carlini *et al.*, 2009) y en Bolivia -Salla- (Marshall y Sempere, 1991), aunque también se registran en otras zonas de Argentina: Mendoza (Cerdeño, 2011), Entre Ríos y Corrientes (Bond *et al.*, 1998 y referencias citadas allí); Brasil (Vucetich y Ribeiro, 2003), Uruguay (Ubilla *et al.*, 1994), Chile (Croft *et al.*, 2008) y Perú (Shockey *et al.*, 2009).

Aunque Ameghino (1889) ya había descripto restos de mamíferos de la EM Deseadense para el “Neuquén”, entre ellos precisamente *Pyrotherium*, además de *Trachitherus*, el punto de partida del conocimiento de la fauna deseadense (*couches à Pyrotherium*) (Ameghino, 1894; Tournouër, 1903) fue un conjunto de fósiles que colectara Carlos Ameghino durante su séptima expedición a Patagonia (1893-1894), en una localidad denominada La Flecha, en el NE de Santa Cruz. Luego, en 1903, el coleccionista francés A. Tournouër también colectó en La Flecha una serie de restos de mamíferos que fueron estudiados por A. Gaudry (1906), en base a los cuales propuso el “*Ètage du Deseado*”, equivalente en parte al “*couches à Pyrotherium*” de F. Ameghino (1894; 1897; 1906), reconocido posteriormente como Edad Deseadense (Feruglio, 1949; Wood y Patterson, 1959), y por Pascual *et al.*, (1965) y hasta hoy, como EM Deseadense (Pascual *et al.*, 2002).

Aunque la localidad tipo es La Flecha, la fauna mejor conocida de la EM Deseadense proviene de la localidad Cabeza Blanca descubierta en 1896 por Carlos Ameghino (Windhausen, 1931). Dicha localidad fue estudiada entre otros por Loomis (1914), Simpson (1941), Bordas (1943), Feruglio (1949), Bown *et al.* (1993), Reguero y Escribano (1996), Reguero *et al.* (2007), Marani y Dozo (2008), Dozo y Vera (2010). Esta localidad ha sido usada muchas veces, junto con La Flecha, como referencia primaria en el estudio de otras

faunas deseadenses del resto de América del Sur y ha servido como base operacional para definir y caracterizar a esta EM (Marshall *et al.*, 1986).

Para precisar su antigüedad, se han realizado diversas dataciones radioisotópicas sobre las secuencias estratigráficas portadoras de estas faunas (Marshall y Pascual, 1978; Marshall *et al.*, 1977, 1986; Flynn y Swisher III, 1995). Los datos radiométricos, tomados en Bolivia, ubican a la Edad Deseadense entre 29.4 y 25.8 Ma (Kay *et al.*, 1998), considerándose 28,1-27,4 Ma para las secuencias equivalentes en Gran Barranca, Patagonia (Ré *et al.*, 2010). Sin embargo, las localidades patagónicas asignadas al Deseadense no serían sincrónicas y podrían estar representando diferentes lapsos dentro del Oligoceno tardío (ver Ciancio, 2010). De esta manera los nuevos datos geocronológicos están restringiendo la EM Deseadense casi enteramente al Oligoceno tardío. Sin embargo, la mayor parte de las faunas asignadas a este lapso no han sido datadas todavía, especialmente la localidad tipo de La Flecha lo que permitiría precisar la real antigüedad de la EM Deseadense, por lo que aún quedan incertidumbres en cuanto a la verdadera extensión cronológica de esta EM. Por otra parte, la correlación entre localidades deseadenses patagónicas y entre las de Bolivia y Patagonia dista bastante de haberse elucidado. Sin embargo, considerando la información que ofrecen los Cingulata y los Notoungulata, podemos suponer que las faunas de los afloramientos del Oligoceno de Bolivia podrían estar más relacionadas con aquéllas del Oligoceno de la Mesopotamia y Uruguay (Fm. Fray Bentos) que con aquéllas de Patagonia de edades equivalentes (Bond *et al.*, 1998; Carlini y Scillato-Yané, 1999; Ciancio, 2010).

- **Hipótesis y objetivos**

A continuación se detallan las hipótesis planteadas que determinaron el inicio de la presente investigación y los objetivos propuestos para llevarla a cabo.

Hipótesis

-Las especies del género *Cephalomys* propuestas por Ameghino son en realidad una única especie.

Objetivos

-Realizar el estudio de la anatomía cráneo-dentaria y mandibular de los ejemplares de roedores caviomorfos del género *Cephalomys* de las nuevas colecciones provenientes del sitio Cabeza Blanca.

-Actualizar los datos respecto de la taxonomía del género *Cephalomys* a nivel específico, a través del estudio de los materiales tipo y aquellos recientemente colectados.

MATERIALES Y MÉTODOS

- **Materiales**

El material que motiva este estudio corresponde a una nueva colección de ejemplares de roedores caviomorfos, del género *Cephalomys*, hallada en la localidad “Cabeza Blanca” en el SE de la provincia de Chubut (Argentina), en niveles deseadenses (Oligoceno tardío) de la Formación Sarmiento. Los ejemplares, que se encuentra depositado en la Colección de Paleontología de Vertebrados del Museo Paleontológico “Egidio Feruglio” de la ciudad de Trelew (Chubut), se componen mayoritariamente de dientes sueltos, varias mandíbulas y algunos fragmentos de cráneo. Estos materiales fueron colectados en el contexto de los trabajos de campo llevados a cabo por el Laboratorio de Paleontología del Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET) de la ciudad de Puerto Madryn (Chubut).

Para la determinación sistemática y el posterior análisis anatómico de los ejemplares se utilizaron material de comparación de la colección Ameghino que se encuentra depositada en la División Paleontología de Vertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” de la ciudad de Buenos Aires (MACN). Esta colección, cuyos especímenes provienen mayormente de Patagonia, contiene además muchos de los materiales tipo de la familia Cephalomyidae (Anexo, tablas 1; 2; 3).

- **Métodos**

Como resultado de nuevas colecciones realizadas en la localidad Cabeza Blanca, por el Laboratorio del Paleontología del CENPAT, se ha ido ampliando el conocimiento de varios grupos de mamíferos de Edad Deseadense de Patagonia. Se han incrementado los estudios sistemáticos, evolutivos, paleoecológicos y paleobiogeográficos vinculados a notoungulados de las familias Hegetotheriidae (Pachyrukhinae) y Notohippidae (Rhynchippinae) así como en litopternos de la familia Macraucheniidae (Dozo *et al.*, 2007; Reguero *et al.*, 2007; Marani y Dozo, 2008; Dozo y Vera, 2010). En este contexto paleofaunístico también se suma una nueva y amplia colección de ejemplares de roedores caviomorfos, principalmente del género *Cephalomys*, lo que ha motivado esta Tesis de Licenciatura. A través de la misma se contribuirá a aclarar y ampliar el conocimiento del género *Cephalomys* durante la Edad Deseadense e inferir de manera preliminar la diversidad taxonómica dentro del género.

Con este fin se redescubrieron los materiales y se realizó un análisis de morfometría geométrica de la superficie oclusal de los dientes para evaluar la forma. Mediante un análisis de componentes principales (PCA), aplicado en cada diente, se evaluaron posibles variaciones en la forma entre especies, la influencia del desgaste en la forma y la relación entre tamaño y forma para poner a prueba si realmente los restos corresponden a dos especies o sólo a una. Asimismo, aunque el material es fragmentario, se intentó evaluar la morfología de las mandíbulas en base al esquema de Álvarez *et al.* (2011a, b).

Análisis anatómico

Se realizó la revisión de la bibliografía disponible sobre la sistemática del género *Cephalomys*. El análisis de los materiales implicó la descripción y comparación anatómica, principalmente de los dientes, y en menor medida de los fragmentos craneanos y mandibulares. Se tuvo en cuenta la propuesta de Smith y Dodson (2003) para la orientación; el criterio de Candela (1999) y Marivaux *et al.*, (2004) para la nomenclatura dentaria y el de Pérez (2010) para la nomenclatura mandibular (Figs. 6 y 7). Se realizó el correspondiente registro fotográfico de los materiales estudiados.

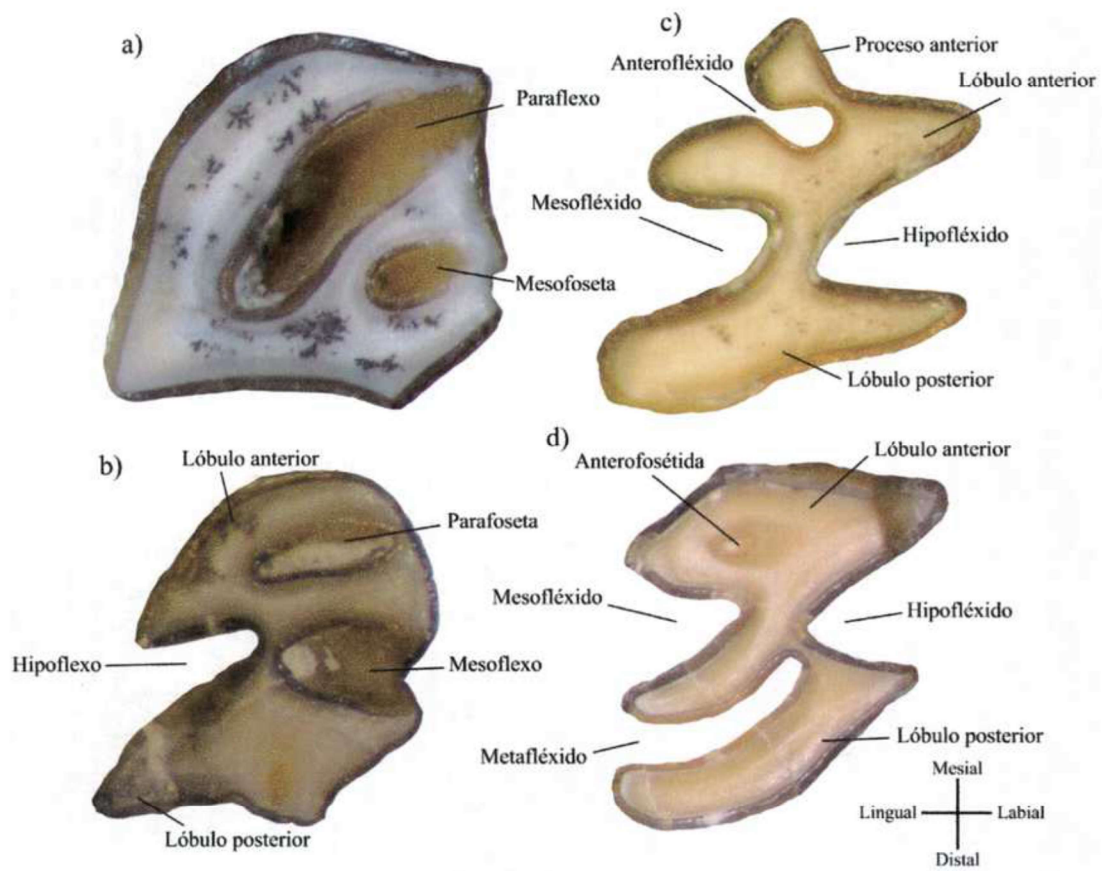


Fig. 6: Nomenclatura dentaria: a, P4; b, molares superiores; c, p4; d, molares inferiores. La figura no está a escala.

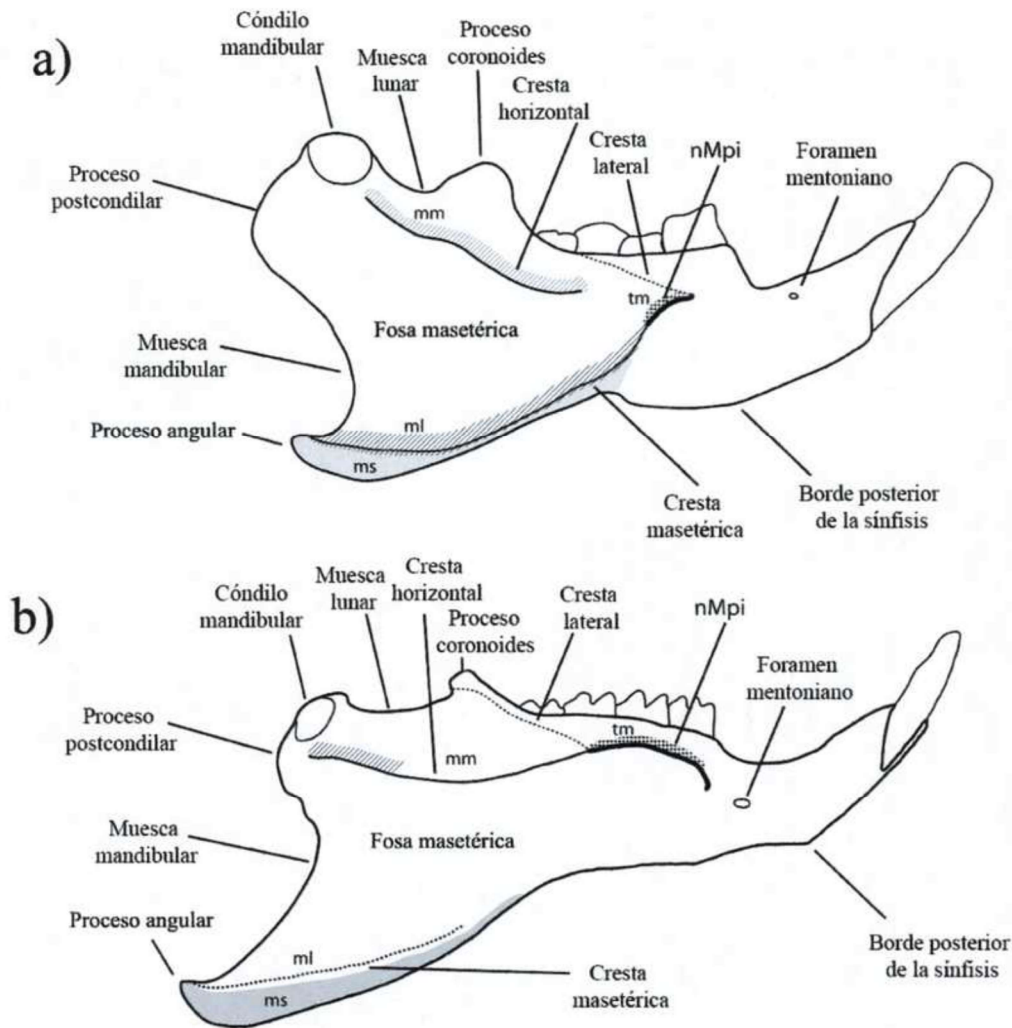


Fig. 7: Nomenclatura mandibular. Vista labial de mandíbulas de A: *Dasyprocta azarae* y B: *Galea musteloides*. Referencias: **ml**, músculo *masseter lateralis*; **mm**, músculo *masseter medialis*; **nMpi**, muesca para inserción del tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis*; **ms**, músculo *masseter superficialis*; **tm**, tendón del músculo *masseter medialis pars infraorbitalis*. Modificado de Pérez (2010).

Análisis cuantitativo: medidas lineales y morfometría geométrica.

Los caracteres cuantitativos se evaluaron tomando medidas lineales y mediante el uso de morfometría geométrica. Estos datos fueron analizados utilizando la serie de programas Tps (Rohlf, 2010a,b; 2012).

Las medidas lineales se tomaron a partir de las imágenes digitales de los dientes usando el programa tpsDig Ver. 2.20 (Rohlf, 2010a). Se midió el largo mesio-distal de la serie dentaria (SD), y en cada diente, el eje labiolingual anterior (LLA), el eje labiolingual posterior (LLP) y el eje mesio-distal (MD). En el P4, solo se tomó una sola medida del eje labiolingual (LL), ya que no presenta lóbulos (Fig. 9). Además, se midió, solo en el m1, la altura del hipofléxido desde el borde oclusal hasta su fin o en su defecto hasta el límite de la rama mandibular (Resultados, tabla 7). En algunos ejemplares, por su deterioro o por estar incompletos, no se tomaron las medidas de algunos dientes. En los deciduos, se tomaron las medidas posteriores y el largo mesiodistal, no así las medidas anteriores porque no eran comparables con las medidas tomadas en el resto de los dientes (Anexo, tablas 4; 5; 6).

Se analizó la variación de la forma de la superficie oclusal de los dientes utilizando técnicas de morfometría geométrica que permiten, a partir de imágenes digitales e independizándose de ciertas variables como tamaño, rotación y traslación (mediante un Análisis de Procrustes Generalizado (APG); Goodall, 1991; Rohlf, 1999), estudiar las distintas componentes del cambio de forma entre los objetos en estudio (mediante la función TPS “*Thin-plate spline*”; Bookstein, 1989). Por lo tanto el cambio de forma queda como único forzante de las diferencias de coordenadas de *landmarks* entre los distintos especímenes.

Los *landmarks* son series de puntos de referencia que se consideran homólogos (en mayor o menor medida), también denominados marcos anatómicos fijos. Además, existen marcos anatómicos deslizantes denominados *semilandmarks*. Los *landmarks* considerados corresponden a los *landmarks* de tipo 2 (que corresponden a puntos geométricos o matemáticos, pero no necesariamente homólogos como los *landmarks* tipo 1) y los *semilandmarks* (tipo 3) según Bookstein (1991; 1997). Estos se utilizan para definir la forma entre los *landmarks* tipo 1 ó 2, y resultan muy útiles para marcar la forma con más detalle.

Los análisis morfométricos se realizaron utilizando fotografías digitales de la vista oclusal de los dientes. Los *landmarks* y *semilandmarks* fueron digitalizados por medio del programa tpsDig, con el cual también se estableció una escala para cada foto. Para compilar las imágenes digitalizadas se recurrió al programa tpsUtil Ver. 1.49 (Rohlf, 2012). Mediante este programa se creó un archivo NTS (*slider file*) en el cual se indicó que marcos

anatómicos debían ser tratados como *semilandmarks* en el análisis de forma, así como también otro archivo NTS (*link file*) indicándose en éste las líneas de unión entre *landmarks* y *semilandmarks* para facilitar la observación de los resultados gráficos. Estos archivos son utilizados por el tpsRelw.

Las configuraciones de los *landmarks* se superpusieron a través de un APG con el software tpsRelw Ver. 1.49 (Rohlf, 2010b).

En particular, el criterio que se utilizó para deslizar los *semilandmarks* fue el de minimización de la energía de doblamiento (*minimum bending energy criterion*; Bookstein, 1997; Mitteroecker y Gunz, 2009). El deslizamiento de *semilandmarks* representa una extensión del APG, luego de remover la variación que no es de forma, los *semilandmarks* son alineados con el objeto de disminuir la variación tangencial a la curva que representan.

Las coordenadas de los especímenes alineados por APG fueron comparadas utilizando como método de deformación la función TPS, calculando deformaciones parciales (*Partial Warps*) y sus componentes principales o deformaciones relativas (*Relative Warps*). En los gráficos de los *Relative Warps* se puede explorar el cambio que ocurre en las configuraciones de marcos anatómicos, el cual queda expresado en las grillas de deformación, las cuales fueron usadas para realizar las descripciones de la variación de forma (Bookstein, 1991; Zelditch *et al.*, 2004).

Para la descripción del cambio de forma de los especímenes analizados, se numeró a los cuadrantes según el siguiente criterio, de 0 a 90°: cuadrante I, de 90 a 180°: cuadrante II, de 180° a 270°: cuadrante III y de 270° a 360°: cuadrante IV.

Los dp4 fueron descartados para los análisis morfométricos y de comparación de medidas lineales por presentar una morfología muy distinta a los dientes definitivos, que dificulta su comparación. Los molares aislados tampoco fueron tenidos en cuenta para los análisis de morfometría ni para las mediciones lineales. Debido a la gran similitud morfológica que presentan entre sí, se los descartó para evitar que errores en la determinación del número de molar, luego impacten en los resultados de los análisis. Se utilizaron en cambio los premolares superiores e inferiores aislados, ya que su morfología es claramente diferenciable del resto de los molares, y aquellos molares que por los restos óseos asociados pudieron ser determinados sin dudas.

Los *landmarks* tipo 2 fueron ubicados en los puntos extremos de los dientes, y se completó el contorno con los *semilandmarks*. Los fléxidos y fosetas productos del bajo desgaste no fueron considerados para evitar obvias variaciones de forma en comparación con los dientes desgastados, sólo se siguió el contorno de los fléxidos permanentes (hipofléxido y mesofléxido en inferiores, hipoflexo en los superiores).

En el p4 se digitalizaron cinco *landmarks* (cuatro en los extremos labiales y linguales de los lóbulos y el restante en el extremo mesial del proceso anterior) y veinticinco *semilandmarks*. Estos fueron ubicados entre los *landmarks*, a saber, siete entre los *landmarks* 1 y 2 (todo el borde del hipofléxido), cuatro entre los *landmarks* 2 y 3 (borde labial de la proyección anterior), cuatro entre los *landmarks* 3 y 4 (borde lingual de la proyección anterior), seis entre los *landmarks* 4 y 5 (todo el borde del mesofléxido), y cuatro entre los *landmarks* 5 y 1 (el borde distal del lóbulo posterior) (Fig. 8).

En los molares inferiores se digitalizaron seis *landmarks* (cuatro en los extremos labiales y linguales de los lóbulos, uno en la parte más profunda del hipofléxido y el restante en la parte más profunda del mesofléxido) y veintiuno *semilandmarks*. Se ubicaron tres *semilandmark* por lado del hipofléxido y mesofléxido (entre los *landmarks* 1-2, 2-3, 4-5 y 5-6) y cuatro en los bordes mesiales y distales de los lóbulos anterior y posterior respectivamente (entre los *landmarks* 3-4 y 6-1) (Fig. 8).

En el P4 se digitalizaron cuatro *landmarks* (uno en cada uno de los extremos de las facetas de los bordes mesial, distal, labial recto y labial oblicuo) y once *semilandmarks*. Se ubicaron dos en el borde labial recto (entre los *landmarks* 3-4), cinco en el borde mesiolingual (entre los *landmarks* 4-1), dos en el borde distal (entre los *landmarks* 1-2) y el restante en el borde oblicuo labial (entre los *landmarks* 2-3) (Fig. 8).

En los molares superiores se digitalizaron tres *landmarks* (en los extremos linguales de los lóbulos y del hipoflexo) y diecinueve *semilandmarks*. Se ubicaron tres en cada borde del hipoflexo (entre los *landmarks* 1-3 y 2-3) y trece en todo el borde labial (entre los *landmarks* 1-2) (Fig. 8).

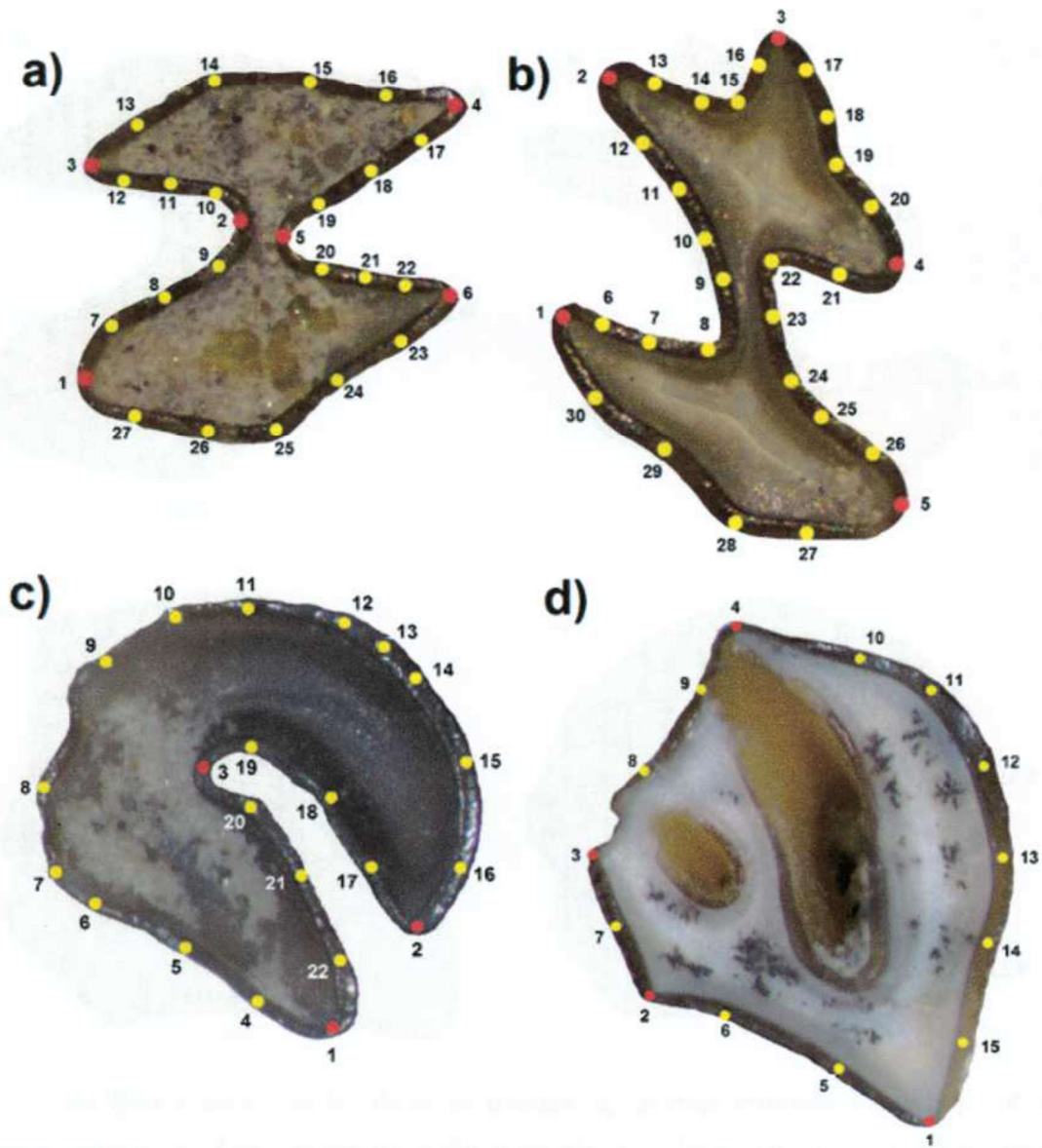


Fig. 8: Posición de los *landmarks* (rojo) y *semilandmarks* (amarillo) en los distintos molares: a, molares inferiores; b, p4; c, molares superiores; d, P4. Las figuras no están a escala.

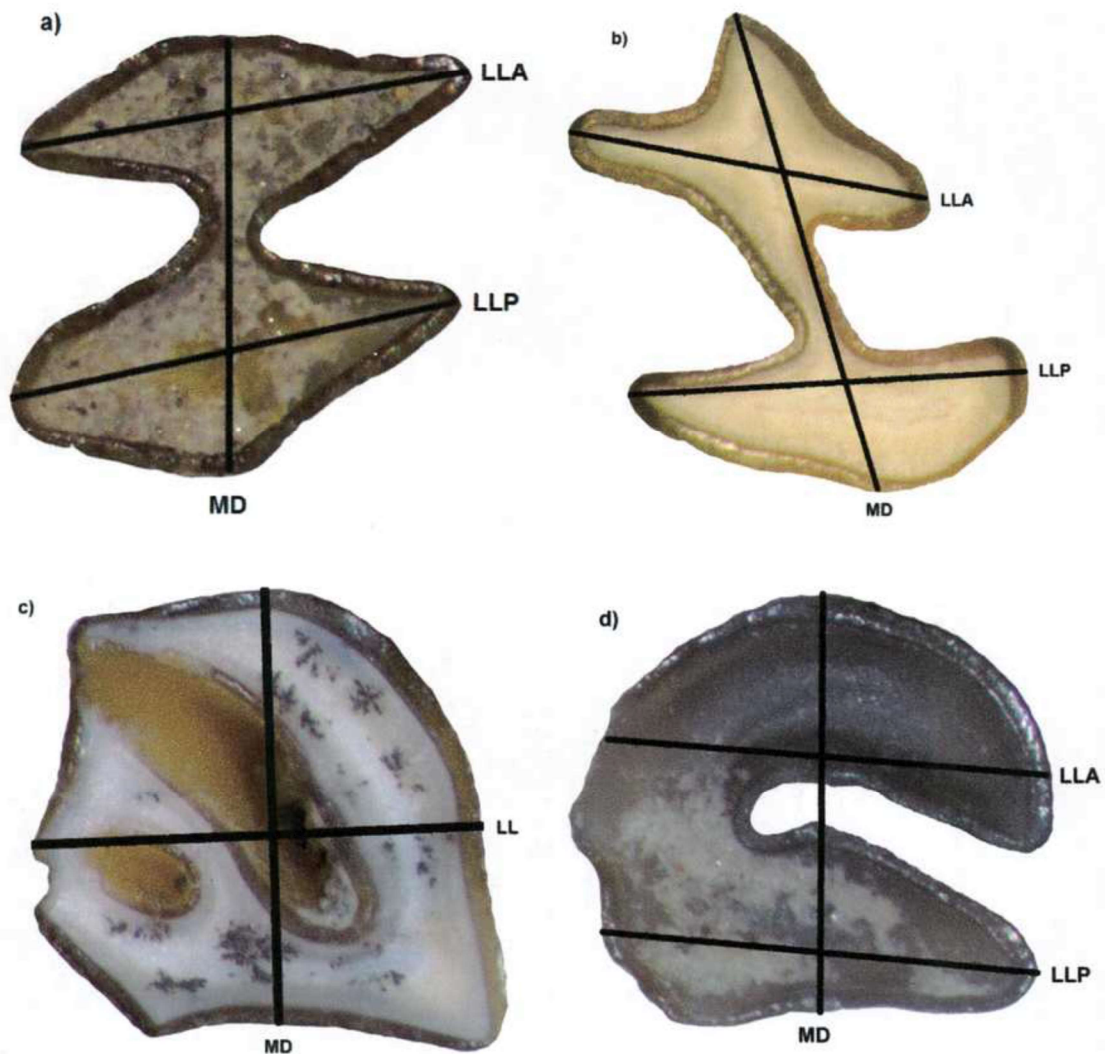


Fig. 9: Medidas tomadas en los distintos dientes: a, molares inferiores; b, p4; c, P4; d, molares superiores. Las figuras no están a escala. LL: largo labiolingual. LLA: largo labiolingual anterior. LLP: largo labiolingual posterior. MD: largo mesiodistal.

Análisis de forma y tamaño

Además, se otorgó para cada uno de los dientes categorías según el grado de desgaste con el fin de comparar la morfología de los dientes más desgastados con los menos desgastados, y evaluar si los mismos diferían considerablemente en tamaño.

A los molares inferiores se les otorgo cuatro categorías de desgaste: sin desgaste (S), para las muestras con metafosétida o metafléxico y/o con anterofléxico o anterofosétida en varios molares, angulosos (A), en referencia al ángulo del anterofléxico con el proceso anterior del p4 cuando se va borrando por desgaste; con muescas (M), para los ejemplares con metafléxico o metafoseta solo en el m3 (ultimo molar en perderlo); desgastados (D), para las muestras sin metafléxico o metafosétida, conservando solo el mesofléxico y el hipofléxico. En los superiores sólo se utilizaron 2 categorías, con y sin desgaste, ya que la categoría anguloso no es aplicable a los P4, porque no presentan proceso anterior, y la categoría con muescas tampoco se utilizó porque cuando hay presencia de fosetas o flexos además del hipoflexo no se observan solo en el M3, como si sucede en los molares inferiores.

Al P4, se le otorgó las mismas categorías, pero los materiales de P4 aislados, se les otorgo la categoría sin desgaste si presentaban flexos, según lo observado en materiales con molares desgastados y no desgastados.

El tamaño es extraído del análisis de la forma, siendo los tamaños del centroide la cuantificación de los tamaños de las estructuras analizadas (configuración de marcos anatómicos), mediante raíz cuadrada de la sumatoria de las distancias elevadas al cuadrado entre cada *landmarks* y el centroide de cada configuración (Bookstein 1991; Slice 2007).

Los datos de forma y tamaño fueron utilizados para la realización de gráficos mediante el programa STATISTICA v8.0 (Statsoft, Inc. 2007).

Se realizaron “scatterplots”, con el fin de comparar tamaño y forma y observar si existía alguna relación particular entre algún tamaño y la forma. El “scatterplot” es un gráfico usado para mostrar los valores de dos variables (tamaño y forma en este caso) de un set de datos. Cada uno de los valores se muestra como un punto, donde una variable le otorga la posición en el eje horizontal y la otra en el eje vertical.

Un “box-plot” es un gráfico utilizado en estadística descriptiva, donde se observan valores máximos, mínimos, outliers, la media y los cuartiles. Aquí se graficó el tamaño del centroide para cada especie y los ejemplares asignados a nivel genérico, para comparar los tamaños de las mismas.

Un histograma es una representación gráfica de una variable en forma de barras, donde la superficie de cada barra es proporcional a la frecuencia de los valores

representados. En esta tesis se utilizó para observar a que distribución se aproximaba el tamaño del centroide (Sokal y Rohlf, 2009). Para testear la normalidad de los datos se usaron los test de Shapiro-Wilk's y Kolgomorov Smirnov. La hipótesis nula de estos test es que la muestra se encuentra normalmente distribuida, por lo que si la misma es rechazada la muestra no sigue una distribución normal.

RESULTADOS

- **Paleontología sistemática**

Clase Mammalia Linnaeus, 1758

Orden Rodentia Bowdich, 1821

Suborden Hystricognathi Tullberg, 1899

Familia Cephalomyidae Ameghino, 1897

Género *Cephalomys* Ameghino, 1897

Especie tipo: *Cephalomys arcidens* Ameghino, 1897

Taxones incluidos: "*Cephalomys plexus*" Ameghino, 1897

Distribución geográfica y estratigráfica: Provincia de Chubut, Localidad Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento, Edad- mamífero Deseadense (Reguero y Escribano, 1996).

Diagnosis ampliada: Molares superiores e inferiores asimétricos, molares inferiores conservan hipofléxido y mesofléxido al igual que en *Soriamys* y *Banderomys*. Molares hipsodontes pero con raíces, y sin cemento (como *Banderomys*). Dp4 pentalofofodonte, molares inferiores trilobulados con poco desgaste, y bilobulados al avanzar el desgaste (a diferencia de *Soriamys* y *Banderomys*); molares superiores siempre bilobulados, incluido el M3 (igual que en *Banderomys* y a diferencia de *Soriamys*, donde M1 y M2 son bilobulados y el M3 es trilobulado), conservan hipoflexo, P4 no presenta hipoflexo y al igual que *Soriamys* y *Luantus* el flexo principal es el paraflexo. El hipoflexo alcanza o sobrepasa levemente la mitad del diente. La metafosétida y la metafoseta desaparecen en último lugar

al avanzar el desgaste. En molares muy desgastados, esmalte interrumpido en los lados lingual y anterior de los molares inferiores y en los lados labial y posterior de los molares superiores.

***Cephalomys arcidens* Ameghino, 1897**

Lectotipo: MACN A 12112 / 52 - 88. Fragmento paladar c/P4-M3 de ambos lados, fragmento mandíbula c/p4-m3 izquierda.

Sintipo: MACN A 12112 / 52 - 88 (lectotipo). Fragmento paladar c/P4-M3 de ambos lados, fragmento mandíbula c/p4-m3 izquierda. MACN A 12113 / 52 - 89. Porción anterior del cráneo c/M1- M2 izquierdo.

Material examinado: ver Tabla N° 2.

Procedencia geográfica: localidad Cabeza Blanca (Departamento Escalante, provincia de Chubut, Argentina).

Procedencia estratigráfica: niveles superiores de la Formación Sarmiento en Cabeza Blanca, Edad-mamífero Deseadense (Oligoceno tardío) (Reguero y Escribano, 1996).

Diagnosis revisada: igual a la del género, incluye a los ejemplares hasta dos tercios más grandes en largo y ancho con respecto a *Cephalomys plexus*.

***“Cephalomys plexus”* Ameghino, 1897**

Lectotipo: MACN A 12123 / 52 - 99. Fragmento paladar c/P4-M3 derecho.

Sintipo: MACN A 12123 / 52 - 99 (lectotipo). Fragmento paladar c/P4-M3 derecho. MACN A 12124 / 52 - 100. Fragmento paladar c/P4-M3 derecho. MACN A 12125 / 52 - 101. Fragmento mandíbula c/p4-m2 derecha. MACN A 12126 / 52 - 102. Fragmento mandíbula c/p4-m2 derecha.

Material examinado: ver Tabla N° 3.

Procedencia geográfica: localidad Cabeza Blanca (Departamento Escalante, provincia de Chubut, Argentina).

Procedencia estratigráfica: niveles superiores de la Formación Sarmiento en Cabeza Blanca, Edad-mamífero Deseadense (Oligoceno tardío) (Reguero y Escribano, 1996).

Diagnosis revisada: igual a la del género, incluye a los ejemplares hasta dos tercios más pequeños en largo y ancho con respecto a *Cephalomys arcidens*.

***Cephalomys* sp.**

Material referido: ver Tabla N° 1.

Procedencia geográfica: localidad Cabeza Blanca (Departamento Escalante, provincia de Chubut, Argentina).

Procedencia estratigráfica: niveles superiores de la Formación Sarmiento en Cabeza Blanca, Edad-mamífero Deseadense (Oligoceno tardío) (Reguero y Escribano, 1996).

• Descripciones

Cráneo

La descripción del cráneo de *Cephalomys* se realizó principalmente sobre la base de dos cráneos incompletos, el ejemplar MACN A 12113/ 52-89 (Fig. 10: a, b, c), descripto por Wood y Patterson (1959; Fig. 21) y un nuevo ejemplar de Cabeza Blanca (MPEF-PV 10632) (Fig. 10; d). Se adicionaron algunos fragmentos menores asociados a dientes que presentan parte del foramen infraorbital a la altura del P4 (MPEF-PV 10664, MPEF-PV 10657, MPEF-PV 10649, MACN A 12112/ 52-88 (lectotipo), MACN A 12123/ 52-99 (lectotipo), MACN A 12133/ 52-109 y MACN A 12124/ 52-100) y parte del paladar (MPEF-PV 10638) (Fig. 10; e). Este conjunto permite conocer, de forma bastante integral, sobre todo la región anterior del cráneo.

El espécimen MPEF-PV 10632 es un cráneo deteriorado en su región dorsal pero que preserva fragmentos del premaxilar, maxilar, frontal, yugal, escamoso y parte del paladar con toda la serie dentaria derecha (P4-M3) y el P4-M1 izquierdos. El premaxilar está ausente. En vista dorsal, se observa la sutura con el maxilar, que es alargada anteroposteriormente y de forma rectangular observándose la parte interna del paladar. El espécimen MACN A 12113/ 52-89 corresponde a la parte anterior del cráneo y conserva en vista dorsal parte de los frontales. En este espécimen se observa que el rostro es corto y ancho. Los premaxilares, en vista ventral, se extienden hasta la mitad del diastema, y

rodean la parte anterior del foramen incisivo. El diastema es más corto que la serie dentaria y en vista lateral se observa curvado en su extremo anterior. El foramen incisivo es de gran tamaño, alargado anteroposteriormente y con forma de huso. Se extiende inmediatamente por delante del P4, a la altura donde comienza el proceso cigomático del maxilar, hasta tres cuartas partes del diastema. Los procesos ascendentes de los premaxilares son robustos, paralelos entre sí, y se extiende hasta tomar contacto con el frontal. Los frontales presentan proyecciones anteriores en forma de cuña que rodean los procesos ascendentes de los premaxilares, siendo la que se ubica entre premaxilar y nasal más pequeña que la ubicada entre premaxilar y maxilar, y estas cuñas provocan que las suturas premaxilo-maxilar y maxilo-frontal sean prácticamente longitudinales. La sutura entre frontales es recta. La zona orbitaria no está presente en ninguno de los ejemplares. El MPEF-PV 10632 preserva parte del temporal, y parte del frontal. Los nasales están ausentes en todos los ejemplares, aunque en el MACN A 12113/ 52-89 se observa la zona de la sutura con los frontales, a la misma altura que los procesos ascendentes del premaxilar. Los nasales no penetran a los frontales, la línea de sutura es transversal y recta.

En vista dorsal se observa la mitad posterior del frontal derecho, a la altura del M3 en vista lateral, con la sutura medial preservada. El escamoso, algo deteriorado, está casi completo con la fosa glenoidea o mandibular bien preservada en la cara inferior. La misma es alargada anteroposteriormente, cilíndrica, con la fosa yugal ubicada lateralmente, correspondiendo al único sector del yugal preservado.

En el material MACN A 12113/ 52-89 se distinguen en vista ventral la parte anterior de los palatinos y las coanas, aunque están mejor preservados en el ejemplar MPEF-PV 10638. En este último se distinguen claramente la sutura interdigitada con el maxilar y las coanas, de contorno triangular y amplias, que arrancan a la altura del M2. Además, se observan los forámenes palatinos en el límite entre los palatinos y los maxilares, a la altura del M1. Se conserva solo la parte anterior del preesfenoide. En MPEF-PV 10632 se observan los palatinos principalmente del lado derecho y el vómer, pero la zona de las coanas está colapsada. La ausencia del basicráneo permite observar la cara interna de la bóveda craneana, a nivel de la representación de la parte anterior de los hemisferios cerebrales. El paladar es angosto a la altura del P4, y luego se ensancha hacia la

parte posterior, alcanzando su máximo ancho a la altura del M3, y es plano en toda su extensión.

El proceso zigomático del maxilar es ancho, abarcando desde el límite anterior del P4 hasta el límite anterior del M1, aunque en algunos materiales como el MPEF-PV 10649 es más angosto, cubriendo solo el ancho del P4, y en otros más grueso, llegando hasta el límite posterior del M1 (MACN A 12124/52-100). Se infiere que en el MACN A 12113/52-89 se perdió parte del mismo, ya que Wood y Patterson (1959) describen una porción mayor que la presente actualmente. El proceso zigomático del maxilar es recurvado, cóncavo, robusto en algunos especímenes y más sutil en otros, y se proyecta horizontalmente. La rama zigomática dorsal parece estar a la altura del M1-M2.

En vista lateral, se observa en el espécimen MACN A 12113/ 52-89 la fosa masetérica, que comienza a la altura de la sutura premaxilo-maxilar. El premaxilar está prácticamente excluido de la misma. El maxilar limita y cubre la fosa dorsalmente con un proceso que está roto, pero probablemente se extendía hasta tomar contacto con el lacrimal y el frontal para formar el borde superior del foramen infraorbital. Se observa, además, el proceso supraorbitario del frontal.

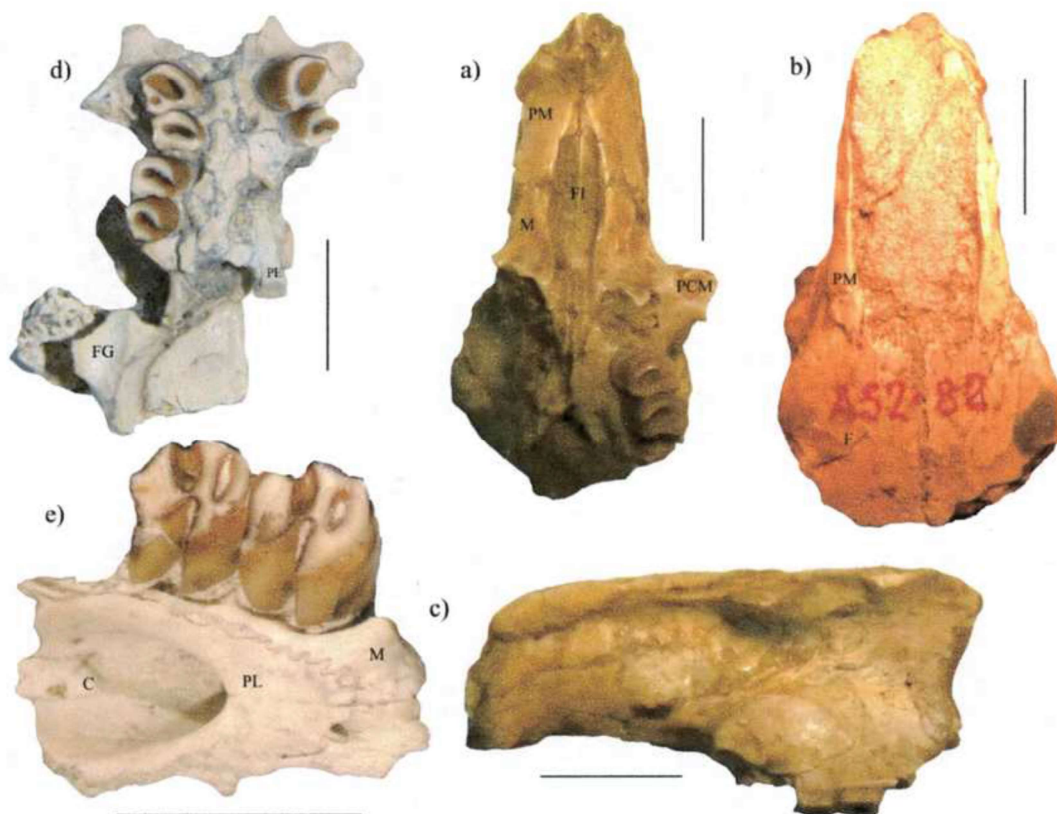


Fig. 10: Cráneo de *Cephalomys*: a, b, c, MACN A 12113/ 52-89, vista ventral, dorsal y lateral respectivamente, escala 10 mm; d, MPEF-PV 10632 vista ventral, escala 10 mm; e, MPEF-PV 10638, vista ventral, escala 5 mm. Referencias: C, coanas; F, frontal; FG, fosa glenoidea; FI, foramen incisivo; M, maxilar; PM, premaxilar; PCM, proceso cigomático del maxilar; PE, preesfenoides; PL, palatinos.

Mandíbula

La descripción de la mandíbula se realizó a partir de varios fragmentos que conservan ya sea la rama horizontal (MPEF-PV 10610) (Fig. 11; b), o la región anterior a nivel del diastema (MPEF-PV 10644). Solo un ejemplar está casi completo, faltándole solo parte de la serie dentaria, aunque las crestas se encuentran algo erosionadas (MPEF-PV 10654) (Fig. 11; d). En general se observa una mandíbula grácil, con escaso desarrollo dorso-ventral pero con crestas conspicuas.

El diastema es levemente cóncavo, más corto que la serie dentaria y más alto que el borde de la rama mandibular en el alvéolo del incisivo, pero su contorno es levemente más

bajo que la línea de los molares, aunque en algunos ejemplares es aún más bajo (MPEF-PV 10641).

La cresta lateral es poco marcada, surge a la altura del m1 y termina a la altura del m3. La cresta horizontal es más pronunciada, y comienza a la altura de la parte posterior del m2, llegando a las proximidades del cóndilo. La muesca mandibular es cóncava y corta. El proceso coronoides y la muesca lunar están reducidos o ausentes, no se distinguen en el material disponible. El cóndilo mandibular es ovoide y bajo, apenas por sobre la línea de la serie dentaria. La fosa masetérica no es muy cóncava, siendo bastante lisa y poco notoria. El foramen mentoniano se ubica a la altura de la mitad del diastema, en posición dorsolateral. La sínfisis mandibular es oblicua y alargada, pero angosta y de bordes paralelos, presenta una quilla marcada pero baja en su borde ventral, anterior a la altura del p4, más alta que el borde inferior del proceso angular. La cresta masetérica es prominente y baja en su inicio, a la altura de la parte más posterior del p4, se va afinando en sentido postero-ventral. No se observa una discontinuidad entre ésta y el tubérculo de inserción del *M. masseter medialis pars infra-orbitalis*. Recorre todo el borde ventrolabial de la mandíbula. El tubérculo de inserción del tendón del *M. masseter medialis pars infra-orbitalis* se ubica a la altura del m1 en el material MPEF-PV 10610, pero en la mayoría de los materiales se encuentra a la altura del p4. El proceso angular termina por delante del cóndilo. En vista dorsal, por delante del cóndilo y del lado lingual, se observa una fosa profunda y de contorno ovalado, para la inserción del músculo *M. masseter medialis pars zigomático-mandibularis* (MACN A 12115/52-91) (Fig. 11; a). El proceso postcondilar es de contorno redondeado y corto (MPEF-PV 10654) (Fig. 11; d). No se observó el foramen mandibular, al contrario de lo observado por Wood y Patterson (1959).

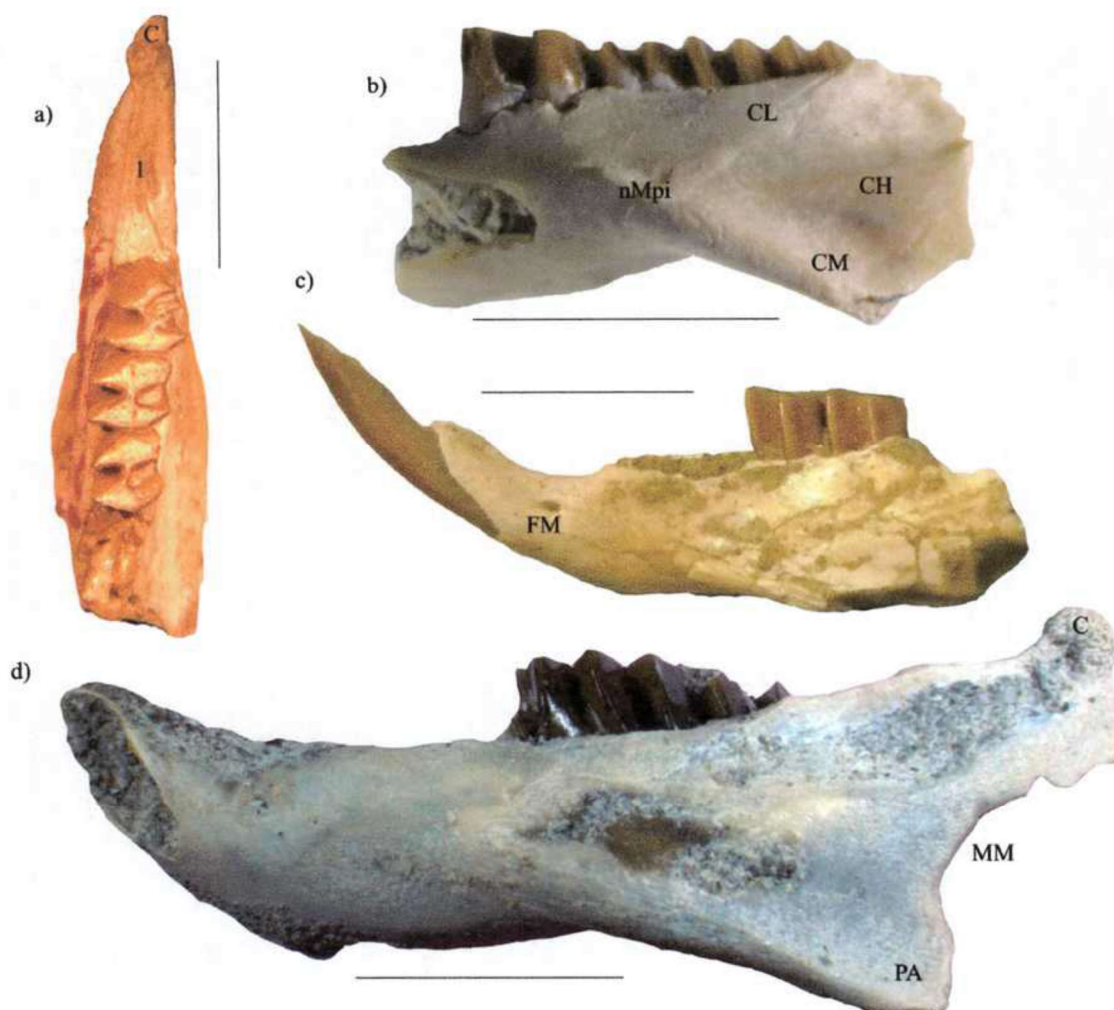


Fig. 11: Mandíbula de *Cephalomys*: a, MACN A 12115/52-91, vista oclusal; b, MPEF-PV 10610, vista lateral; c, MACN A 12114/ 52 - 90, vista lateral; d, MPEF-PV 10654, vista lateral. Escala 10 mm. Referencias: **1**, fosa de inserción del *M. masseter medialis pars zigomático-mandibularis*; **C**, cóndilo; **CH**, cresta horizontal; **CL**, cresta lateral; **CM**, cresta masetérica; **FM**, foramen mentoniano; **MM**, muesca mandibular; **nMpi**, tubérculo de inserción del *M. masseter medialis pars infra-orbitalis*; **PA**, proceso angular.

Dentición

Las series dentarias se destacan por su asimetría y están inclinadas, la inferior lingualmente y la superior labialmente.

Dentición superior

La morfología de los molares superiores es muy similar, excepto la del P4. Son dientes subcilíndricos, con un patrón simplificado de dos lóbulos que convergen en la cara labial, separados en su cara lingual por el hipoflexo.

P4: en el premolar el hipoflexo está ausente, siendo el paraflexo el flexo principal. El paraflexo se cierra desde el borde labial hacia el centro, formando una foseta oblicua dirigida mesiodistalmente, la mesofoseta se pierde por completo luego del cierre del paraflexo. En ejemplares con más desgaste solo se observa la parafoseta. No se observó en ningún material nuevo la metafoseta que observaron Wood y Patterson (1959).

Molares: el hipoflexo es profundo, ligeramente oblicuo y se extiende sobrepasando la mitad del ancho del diente. Se ubica opuesto al protofofo. En su recorrido se ensancha, es redondeado en el lado lingual y se curva en sentido posterolingual. El borde distal del hipoflexo posee un marcado ángulo a tres cuartos de su recorrido, mientras que el mesial es levemente curvo. Es más angosto que en la serie inferior y sus bordes son casi paralelos. Los extremos linguales de los lóbulos son levemente redondeados. El margen labial, de los lóbulos es ligeramente redondeado, destacándose el margen anterior convexo y ligeramente recto el posterior.

Incisivos: no se encuentran presentes, pero se observa el curso de sus alvéolos en el ejemplar MACN A 12113/ 52-89, curvo y convexo, extendiéndose justo por delante del arco zigomático.

Las raíces son abiertas y tanto el premolar como los molares presentan 3 raíces, una lingual muy extendida y rectangular, levemente convexa, ligeramente aguzada hacia su extremo, y otras dos raíces bastante más pequeñas, circulares en corte y algo convexas (Fig. 12).

Secuencia de desgaste en la serie dentaria superior

En la muestra en estudio se han recuperado varios molares con morfologías que refieren a distintas etapas de desgaste por lo tanto a continuación se analizan los cambios sucesivos de la morfología oclusal producto de ese desgaste.

En las distintas etapas de desgaste se observan en los dientes marcadas diferencias morfológicas. En los P4 con poco desgaste, el paraflexo se abre labialmente, con un patrón contrario al que se observa en los molares, y al igual que en *Soriamys* forma un tridente con el mesoflexo. Este es alargado labiolingualmente, luego se transforma en una mesofoseta y finalmente desaparece, acortándose desde el borde labial y haciéndose cada vez más circular.

Los molares presentan un hipoflexo cada vez más ancho y penetrante a medida que avanza el desgaste, y dos flexos (paraflexo y mesoflexo) que luego se cierran formando dos fosetas, parafoseta y mesofoseta, anterior y posterior al hipoflexo respectivamente. Solo en el material MPEF-PV 10667 que parece ser un M3 (Fig. 12), se observa además una metafoseta, en el margen posterior, muy sensible al desgaste. Son alargadas labiolingualmente, con su parte más profunda situada lingualmente, y se van acortando desde el lado labial haciéndose cada vez más circulares, desapareciendo primero la metafoseta, luego la parafoseta y por último la mesofoseta, la foseta más resistente al desgaste. Esta se reduce a un pequeño círculo cercano al hipoflexo hasta desaparecer. Las fosetas no toman contacto con el hipoflexo (Fig. 12).

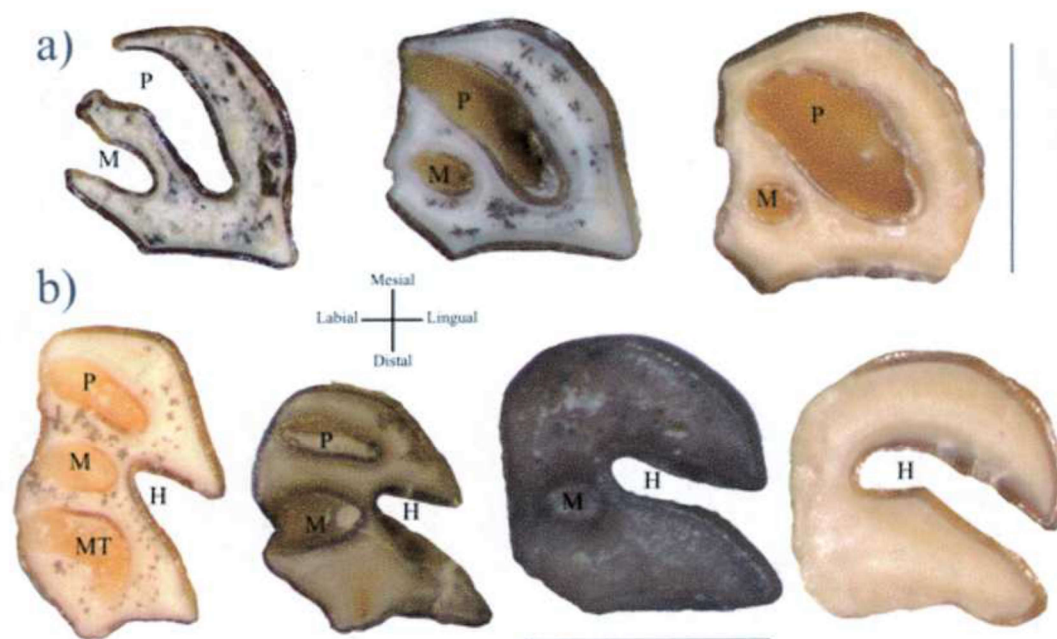


Fig. 12: (a) P4 (MPEF-PV 10630, MPEF-PV 10625, MPEF-PV 10632) y (b) molares superiores (MPEF-PV 10667, MPEF-PV 10638, MPEF-PV 10632) en vista oclusal mostrando la secuencia de desgaste desde menos desgastado (izquierda) a mas desgastado (derecha). El premolar de la extrema izquierda presenta categoría S, mientras que los otros presentan categoría D. Los molares son todos categoría S a excepción del extremo derecho. Escala P4: 3 mm. Escala molares 2.50 mm. Referencias: **H**, hipoflexo; **M**, mesoflexo (mesofoseta en el tercer molar); **MT**, metaflexo; **P**, paraflexo (parafoseta en el tercer P4).

Dentición inferior

Los molares presentan un patrón morfológico muy similar, con excepción del p4. La configuración de los molares se resume en dos lóbulos, anterior y posterior, cuando el desgaste es avanzado, separados por el hipofléxido y el mesofléxido, y conectados entre sí por un delgado istmo. Estos lóbulos son ligeramente diferentes siendo convexo el margen anterior del lóbulo anterior del m1 y algo más recto en los m2 y m3 y con los extremos labial y lingual aguzados, pero algo más redondeados los lóbulos posteriores del lado lingual. El hipofléxido que alcanza la mitad del ancho de los molares, es profundo, de contorno triangular, y con una disposición transversal, con excepción del p4 que es oblicua. El hipofléxido tiene una posición ligeramente anterior al mesofléxido en todos los molares

y a medida que avanza el desgaste del diente, se alarga y profundiza. El mesofléxido es más redondeado que el hipofléxido, y es similar a éste tanto en ancho como en profundidad, excepto en el p4 que es oblicuo.

En el p4 ambos lóbulos son muy similares, con forma de huso y sus extremos redondeados, la inclinación del mesofléxido y del hipofléxido hace que los lóbulos se encuentran levemente oblicuos en relación a los molares, con los extremos labiales dirigidos anteriormente y los linguales posteriormente. Posee además una proyección anterior de contorno triangular, dirigida hacia adelante. Esta proyección forma un valle poco profundo con el lóbulo anterior, y a medida que avanza el desgaste va desapareciendo gradualmente, formando primero un ángulo recto en vista oclusal y luego un borde totalmente recto cuando el desgaste es avanzado (Fig. 13).

En vista lingual se observa que el mesofléxido alcanza el límite entre la corona y la raíz, y puede ser cubierto en parte por la rama mandibular según el grado de desgaste. Se observa también que la cara lingual de la proyección anterior, dependiendo del grado de desgaste varía su forma con el lóbulo anterior, de borde anguloso con bajo desgaste a un plano recto y continuado con el lóbulo anterior cuando el desgaste es alto.

En vista labial los lóbulos presentan una ligera inclinación hacia adelante y se observa el hipofléxido parcialmente cubierto por la rama mandibular en los molares 2 y 3, aunque esto es variable según el grado de desgaste y al igual que el mesofléxido alcanza el límite entre la corona y la raíz.

Los incisivos son subcilíndricos en corte transversal, con la cara anterior levemente convexa, y de corona corta. La raíz en general llega hasta la altura del m3, aunque llega a pasar por detrás del mismo en pocos ejemplares.

Los p4 presentan dos raíces largas, mesiodistalmente dispuestas, formando un cono, una para cada lóbulo, con un espacio entre ellas en forma de V.

Los molares presentan 3 raíces, dos en el lóbulo mesial y una más expandida labiolingualmente en el distal. Las mesiales son similares en forma a las del p4, la distal es más rectangular, pero de puntas redondeadas, y va aguzándose hacia su extremo, pero mucho menos que las mesiales.



Fig. 13: Serie inferior izquierda completa, desgastada. Material MPEF-PV 10610, escala 10 mm.

Secuencia de desgaste en la serie dentaria inferior

Como en la serie dentaria superior, también se observan en los dientes inferiores marcadas diferencias morfológicas en las distintas etapas de desgaste.

En el p4 la proyección anterior presenta un anterofléxido, de forma circular en vista oclusal. Este desaparece rápidamente con el desgaste, perdiendo su forma circular y mostrando un ángulo más marcado mientras menos desgaste presente. Eventualmente este ángulo también se pierde, quedando luego una cara plana en vista lingual en los ejemplares más desgastados, como fue explicado anteriormente. Solo en un ejemplar de p4 se observó el metafléxido (MPEF-PV 10626) (Fig. 14: c). Aunque en MPEF-PV 10626 se observa el metafléxido y no anterofléxido, el metafléxido tiende a desaparecer antes de la desaparición del anterofléxido, siendo este el único caso donde esto no sucede. Vucetich y Kramarz (2003) interpretaron que la presencia de este fléxido anterior es una consecuencia de la ausencia de un cingulum anterior, y Kramarz (2006) propone que este carácter es primitivo para todos los *Hystriognathi*.

En los molares, en algunos casos de desgaste muy avanzado, se interrumpe el esmalte en el margen anterior (borde mesial), y en el borde lingual, principalmente en el m1 y m2.

El m1 puede presentar una metafosétida de forma circular, muy reducida, cercana al hipofléxido, o más alargada hacia la cara lingual en etapas de desgaste menos avanzado. El m2 y el m3 presentan anterofosétida y metafléxido, o solo metafosétida, según el grado de desgaste.

La anterofosétida es alargada y de bordes redondeados, pero más corta que el metafléxido, y se va haciendo cada vez más circular, acortándose por el lado lingual, quedando cercano al hipofléxido.

El metafléxido es alargado, toma contacto con el hipofléxido en algunos ejemplares, y es muy ancho en su lado lingual cuando hay poco desgaste. Luego se va acortando desde la cara lingual hacia el centro, persistiendo en la zona más cercana al hipofléxido previo a desaparecer.

La parte más profunda del metafléxido es la más cercana al hipofléxido, y casi contactando con el mismo, por eso la metafosétida generalmente queda muy cercana al hipofléxido, incluso en contacto en algunos especímenes.

El anterofléxido desaparece antes que desaparezcan los metafléxidos en cualquier molar, luego desaparecen los metafléxidos, desapareciendo gradualmente en sentido antero-posterior a lo largo de la serie (Fig. 14).

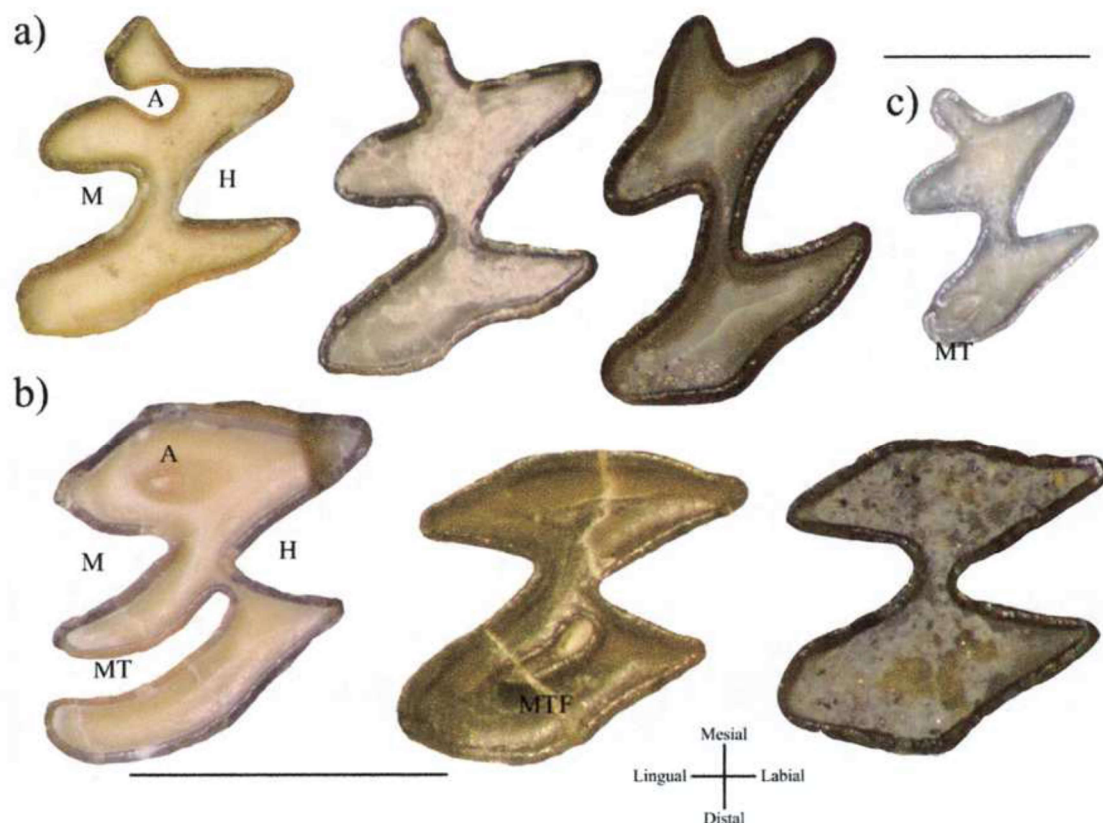


Fig. 14: (a) p4 (MPEF-PV 10668; MPEF-PV 10619; MPEF-PV 10610), (b) molares inferiores (MPEF-PV 10617; MPEF-PV 10616; MPEF-PV 10610) y (c) p4 con metafléxido (MPEF-PV 10626) en vista oclusal, (a) y (b) mostrando la secuencia de desgaste desde menos desgastado (izquierda) a más desgastado (derecha). Premolares (a) izquierdo y central categoría A, extremo derecho categoría D; molares extrema izquierda S, central M y derecho D. Escala p4: 2 mm. Escala molares: 3 mm. Referencias: **A**, anterofléxido; **H**, hipofléxido; **M**, mesofléxido; **MT**, metafléxido; **MTF**, metafosétida.

Dp4

Los materiales MPEF-PV 10666 (Fig. 15) y MACN A 12119/52-95 corresponden a un dp4 aislado, y el MPEF-PV 10646 y MACN A 12118/52-94 (Fig. 15) a un dp4 asociado a un m1 y un dp4 asociado a una serie completa, respectivamente. Estos dp4 son muy característicos, y fueron observados en trabajos previos por Loomis (1914), Wood y Patterson (1959), y Kramarz (2001).

Se recuperaron solamente los dp4 inferiores. Estos dientes son alargados en sentido anteroposterior y exhiben un patrón oclusal pentalofofondo.

Presentan cuatro fléxidos linguales, un fléxido anterior y dos labiales, siendo el anterior un fléxido accesorio y menos profundo que el hipofléxido. Los dos últimos fléxidos linguales tiene una dirección mesiolabial, más notoria en el ultimo, mientras que los demás son rectos hacia el centro del diente. Los fléxidos labiales son más anchos y cortos que los linguales.

El lofo anterior es redondeado, con dirección lingual y una leve curvatura labial hacia el final de su extensión. Los lofos linguales son de bordes redondeados, y el primero y el segundo presentan un ensanchamiento a la mitad, donde luego toman contacto al avanzar el desgaste. El último lofo es el más ancho y alargado de todos. Los últimos dos lofos labiales son angostos y terminan en punta, el primero es ancho y de borde redondeado.

En el material MACN A 12118/52-94 se puede observar que el dp4 es reemplazado por el diente definitivo cuando el m1 presenta solo metafosétida y el m2 metafléxido. Este deciduo sufrió desgaste y perdió varios de los fléxidos que presentan los deciduos menos desgastados como MPEF-PV 10646, MPEF-PV 10666 y MACN A 12119/52-95. Solo conservó el tercero lingual y el hipofléxido, que quedan enfrentados entre sí y remanentes muy superficiales del resto de los valles. Se observa una fosétida en el centro del diente producto de la fusión del segundo y tercer lofo lingual a la mitad de su recorrido, siendo ésta muy notoria en el espécimen MPEF-PV 10666.

En el material asociado a un m1 (MPEF-PV 10646), el molar aún preserva anterofléxido y metafléxido, por lo que el deciduo no presenta mucho desgaste.

Los restantes materiales están aislados, pero presentan poco desgaste, preservando los valles y fosetas en su totalidad, aunque el MPEF-PV 10666 está más desgastado que MACN A 12119/52-95.

Al material MPEF-PV 10666 le falta la parte mesial, justo por delante del segundo lofo lingual.

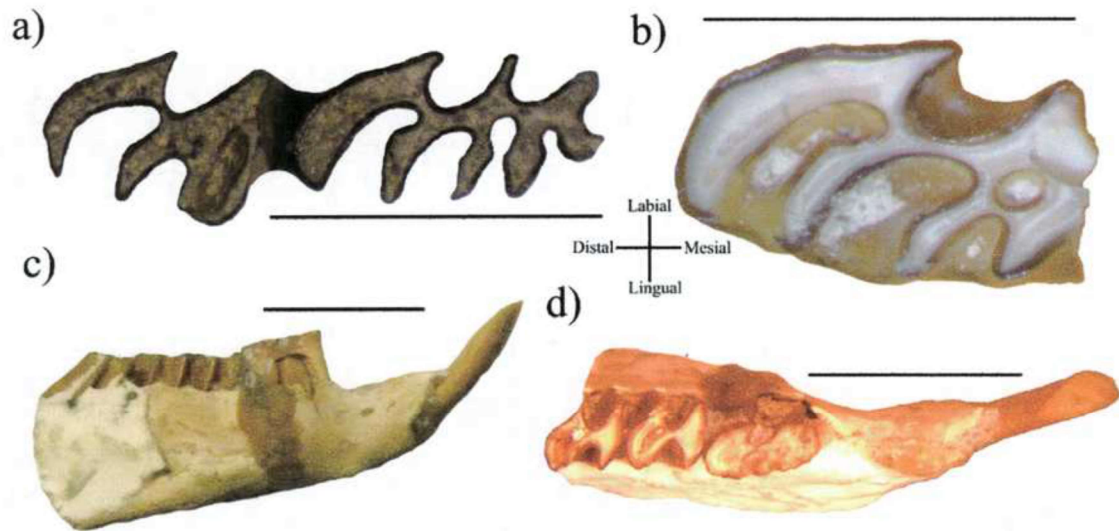


Fig. 15: Dp4 de *Cephalomys*: a, MPEF-PV 10646, escala 5 mm (vista oclusal); b, MPEF-PV 10666, escala 5 mm (vista oclusal); c, d, MACN A 12118/52-94 vista lateral y dorsal, escala 10 mm.

- **Análisis de morfometría geométrica**

Morfoespacio de la superficie oclusal de los dientes de *Cephalomys*

Se describen las variaciones en la forma de la superficie oclusal de los molares, y como se distribuyen las muestras según su grado de desgaste y asignación específica.

Todas las variaciones de forma descriptas a partir de ahora son relativas. En los gráficos se muestra la categoría de desgaste de cada una de las muestras analizadas y a que especie corresponden (solo las del MACN, ya que solo estas se encuentran asignados hasta nivel específico).

Los triángulos corresponden a *C. plexus*, los rombos a *C. arcidens*, y los círculos a los materiales asignados a nivel de género; mientras que los colores indican la categoría de desgaste.

En los inferiores:

- Blanco: sin desgaste (S).
- Verde: p4 anguloso (A).

- Rojo: metafléxico en m3 (M).
- Negro: desgastado (D).

En los superiores:

- Rojo: sin desgaste (S).
- Negro: desgastado (D).

Los números asignados a cada material se encuentran especificados en el Anexo, tablas 1; 2; 3 (Figs. 16 a 23).

Morfología oclusal de los molares inferiores

p4

En el p4 los dos primeros ejes explican el 46,26% de la variación, 31.71% el RW1 y 14.56% el RW2. La variación de forma en el p4 es muy notable en el anterofléxico, el cual se va perdiendo gradualmente con el desgaste. En los cuadrantes negativos, se observa un anterofléxico marcado, mientras que en los cuadrantes positivos el mismo se pierde. Además, hacia el extremo positivo se profundizan y ensanchan el mesofléxico y el hipofléxico, y el lóbulo posterior se hace más delgado. El lóbulo anterior también se hace más delgado y se fusiona con el proceso anterior por la desaparición del anterofléxico. Si bien los distintos grados de desgaste están levemente superpuestos, se observa claramente que desde los cuadrantes negativos hacia los positivos el desgaste aumenta. Los grados de desgaste M y A son un estadio intermedio entre los dientes S y los D, ya que en muestras donde se preservan varios molares, se observa una diferencia morfológica en toda la serie con respecto a series completas o casi completas pero totalmente desgastadas o con muy bajo desgaste, y se ubican entre las mismas en las grillas de deformación. O sea que a pesar de haber perdido las fosétidas o fléxicos, los molares continúan cambiando su forma con el desgaste.

Los ejemplares del MACN, asignados a las especies *C. arcidens* y *C. plexus*, se superponen, y no se observa una separación clara entre las mismas separándose más claramente por el grado de desgaste. El material número 80, muestra un lóbulo posterior

particularmente ancho mesiodistalmente, por lo que queda alejado del resto de los materiales (Fig. 16).

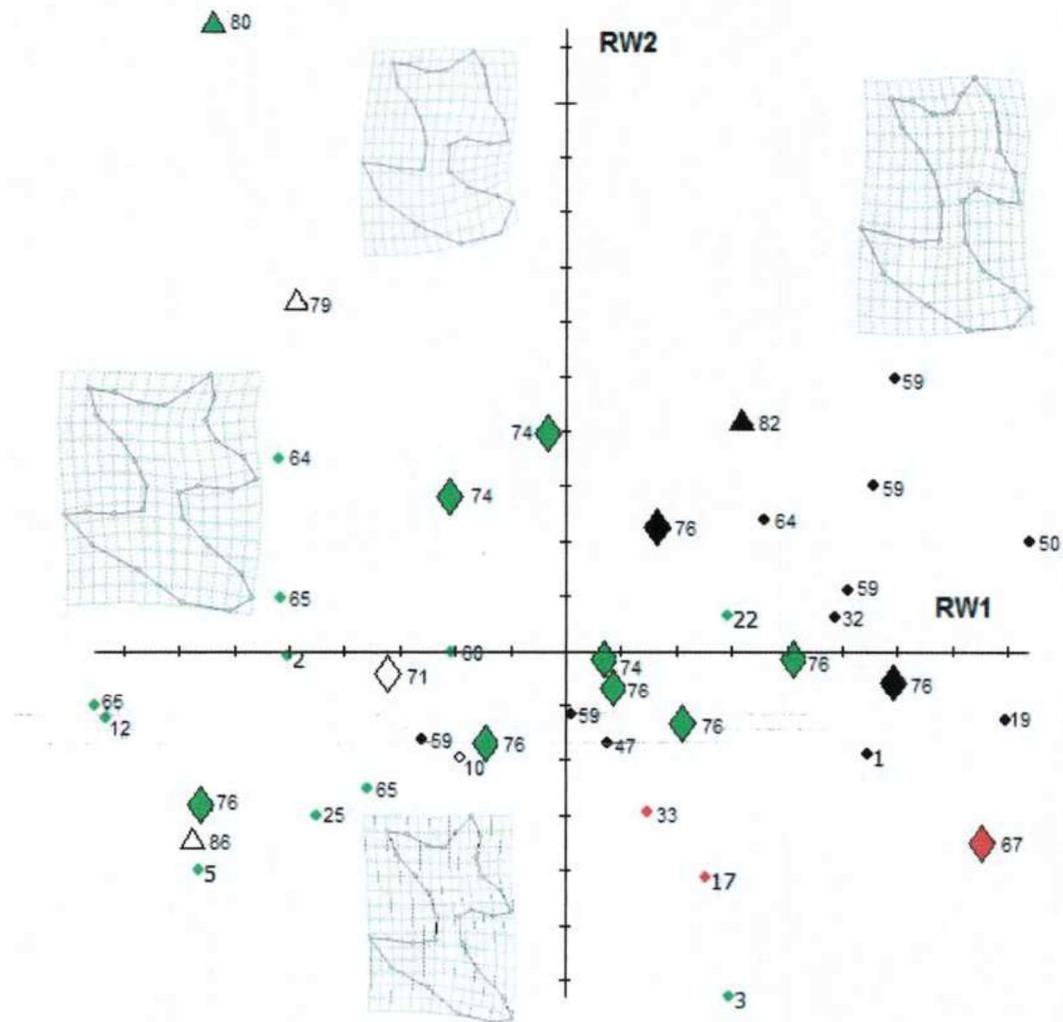


Fig. 16: Morfoespacio definido para los ejes de deformación principales (RW1 vs RW2) del p4.

Referencias (iguales para todos los gráficos):

Triángulos: *Cephalomys plexus*.

Rombos: *Cephalomys arcidens*.

Círculos: *Cephalomys* sp.

m1

En el m1 los dos primeros ejes explican el 59.07% de la variación, 37.01% el RW1 y 22.06% el RW2. Los ejemplares con menos desgaste presentan el lóbulo posterior reducido, con el lado labial triangular, al igual que el hipofléxido y mesofléxido. En los ejemplares más desgastados se profundiza y ensancha el hipofléxido y el mesofléxido, y el lóbulo posterior se ensancha mesiodistalmente, principalmente del lado labial. El lóbulo anterior también se ensancha aunque más homogéneamente que el lóbulo posterior. El mesofléxido se ensancha en forma de U, mientras que el hipofléxido se ensancha de forma triangular.

Nuevamente, los ejemplares asignados a nivel de especie se mezclan, y se separan claramente por desgaste, quedando los más desgastados en el cuadrante III y IV, los intermedios (M y A) en diagonal por todos los cuadrantes y los menos desgastados en su mayoría en el cuadrante II (Fig. 17).

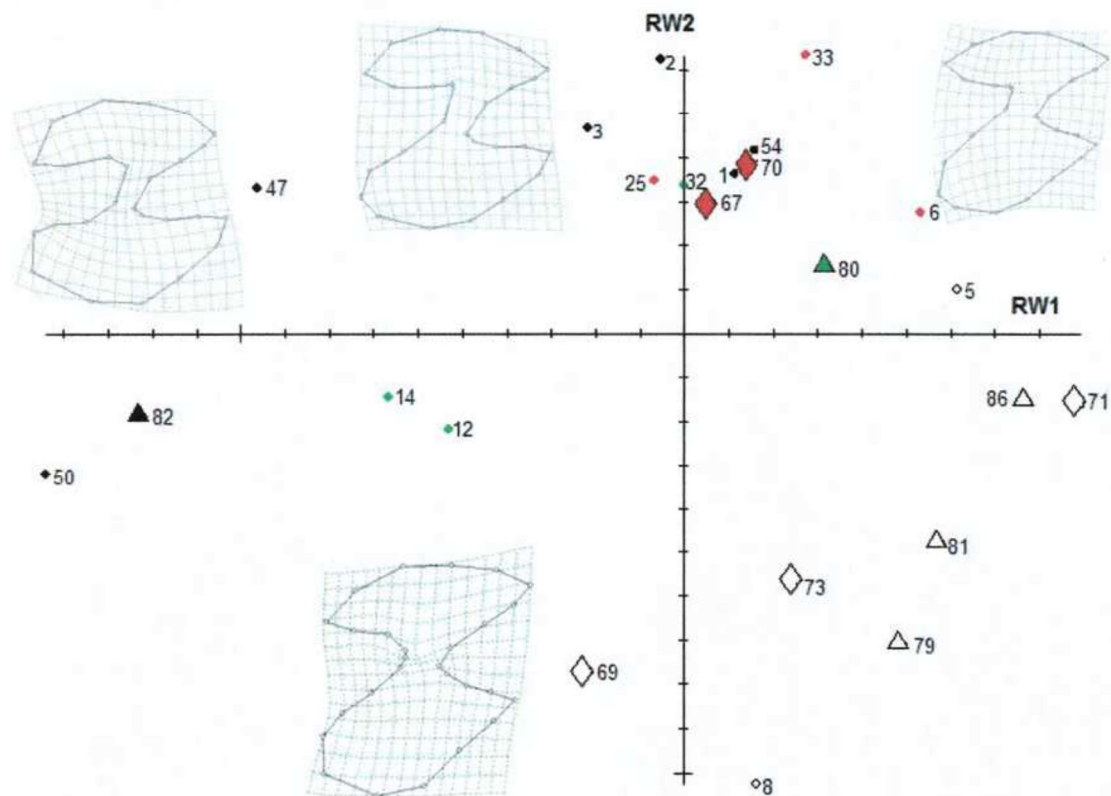


Fig. 17: Morfoespacio definido para los ejes de deformación principales (RW1 vs RW2) del m1.

m2

En el m2 los dos primeros ejes explican el 54.08% de la variación, 37.72% el RW1 y 16.36% el RW2. La variación de forma es casi idéntica a la observada en el m1, pero donde casi todos los ejemplares más desgastados aparecen en el cuadrante II y los menos desgastados en el IV. Aquí también se solapan las especies. Los distintos grados de desgaste se solapan levemente donde se ubican los ejemplares M y los A, pero en el resto de los ejemplares la separación por desgaste es clara. El ejemplar 30 presenta un mesofléxido muy profundo e inusualmente ancho, por lo que se aleja del resto de la muestra (Fig. 18).

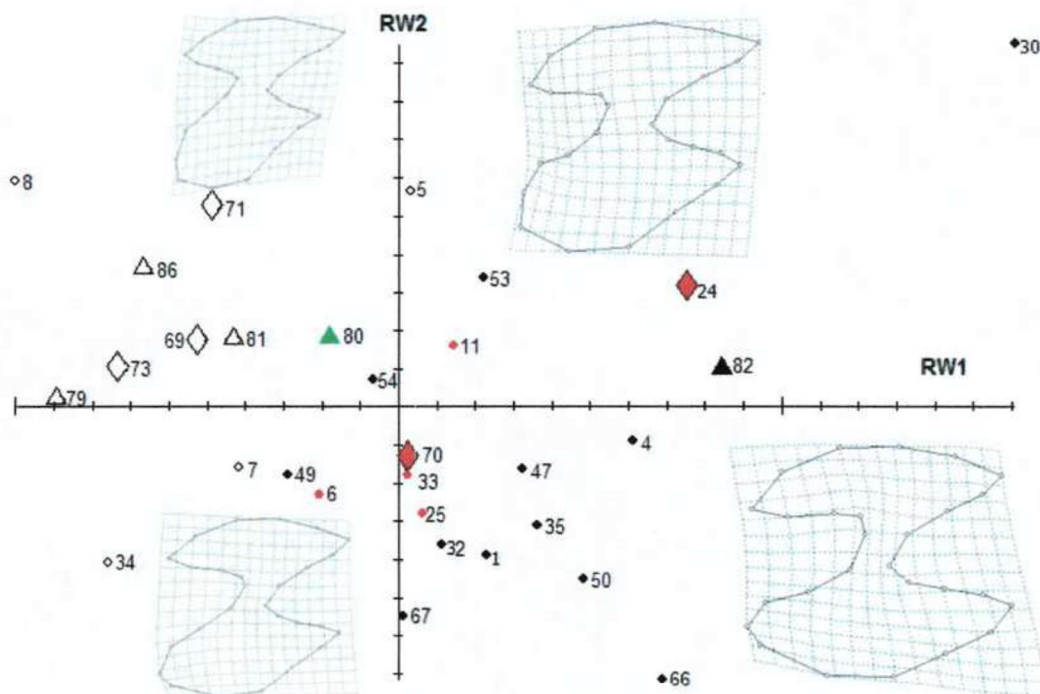


Fig. 18: Morfoespacio definido para los ejes de deformación principales (RW1 vs RW2) del m2.

m3

En el m3 los dos primeros ejes explican el 45.86% de la variación, 25.21% el RW1 y 20.65% el RW2. En el m3 es muy claro el ensanchamiento del lóbulo posterior sobre el RW1. En los ejemplares menos desgastados este es reducido y angosto labialmente, y luego se ensancha (principalmente el borde labial) y crece al aumentar el desgaste. Sobre el RW1 el lóbulo anterior se hace más angosto a medida que avanza el desgaste, ya que el

mesoflécido se hace más profundo, dándole una forma más aguzada. Se profundiza más notoriamente el mesoflécido que el hipoflécido. Cabe destacar que la categoría M, que se creó junto a la categoría A para poder comparar series donde se evidenciaba que el desgaste no era total a pesar de que algún molar haya perdido sus fosetas y para poder comparar series incompletas, se superpone con los S, ya que justamente el m3 es el molar que más lentamente se desgasta y que da origen a esta categoría. Esta superposición valida la categoría M, ya que claramente el m3 categoría M presenta menos desgaste que los D, y por lo tanto el resto de los molares de esta categoría también presentaran menos desgaste que los categoría D. La superposición del ejemplar 81 y el 44 con los menos desgastados puede deberse a una cuestión de crecimiento, ya que el ensanchamiento del lóbulo posterior es muy notable en los ejemplares a medida que aumenta el desgaste y, por ende, la edad del animal, y probablemente el tamaño. Las especies no se solapan tan claramente como en los gráficos anteriores, aunque el n asignado a nivel específico es muy bajo para este molar. Igualmente, la separación parece estar muy influenciada por el desgaste al igual que las muestras anteriores (Fig. 19).

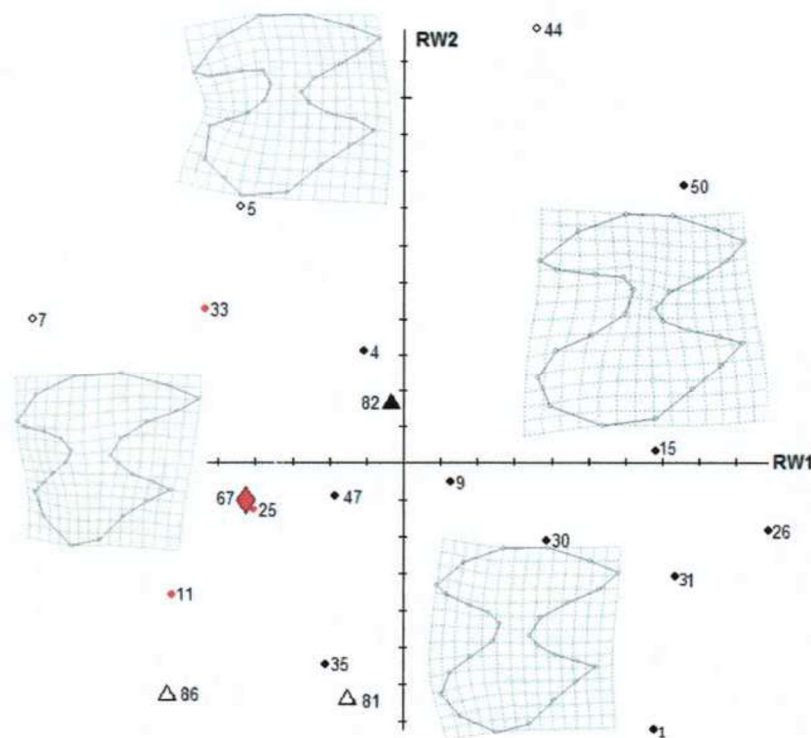


Fig. 19: Morfoespacio definido para los ejes de deformación principales (RW1 vs RW2) del m3.

Morfología oclusal de los molares superiores

P4

En el P4 los dos primeros ejes explican el 58.35% de la variación, 33.66% el RW1 y 24.69% el RW2. Sobre el RW1 se observa un ensanchamiento labiolingual, especialmente en la zona mesial a medida que aumenta el desgaste, haciendo el contorno del molar más redondeado. El margen labial pasa de convexo a cóncavo a medida que avanza el desgaste. El ejemplar 67 tiene este borde extremadamente corto, por lo que se aleja del resto de los individuos. El ejemplar 16 se mezcla con los pocos desgastados ya que se clasificó como desgastado por la ausencia de flexos, pero su grado de desgaste es muy cercano al desgaste bajo. Los ejemplares más desgastados se ubican en los cuadrantes III y IV, con un solo ejemplar en el cuadrante I. Aquí las especies no se solapan, pero coincide con el grado de desgaste, es decir los ejemplares correspondientes a *C. arcidens* son todos desgastados, y los que corresponden a *C. plexus* son todos no desgastados (Fig. 20).

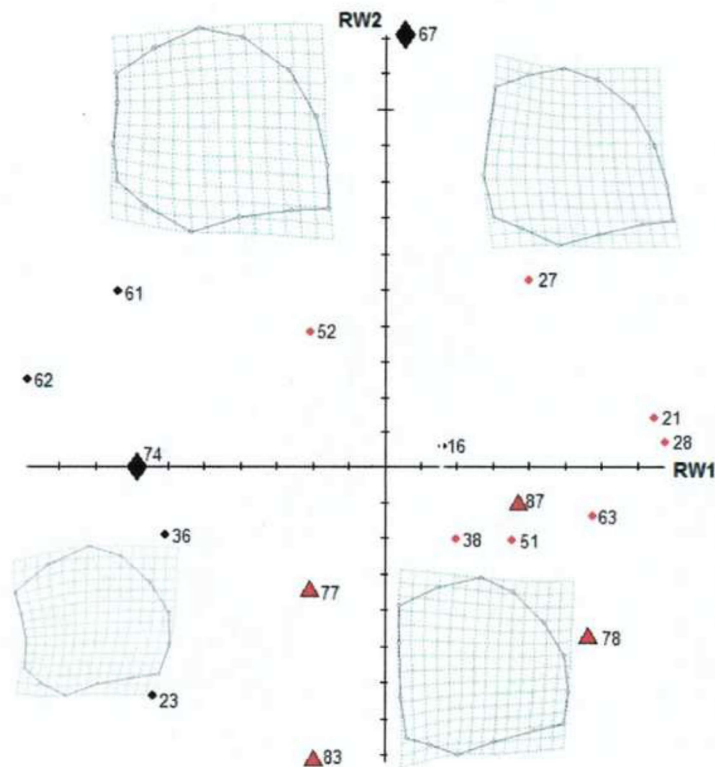


Fig. 20: Morfoespacio definido para los ejes de deformación principales (RW1 vs RW2) del P4.

M1

En el M1 los dos primeros ejes explican el 68.44% de la variación, 52.62% el RW1 y 15.82% el RW2. La variación de forma en el M1 se observa principalmente en el ancho y largo de ambos lóbulos y en la profundización del hipoflexo a lo largo del RW1. A medida que aumenta el desgaste los lóbulos se ensanchan mesiodistalmente y el hipoflexo se profundiza en sentido labial y levemente oblicuo. El ejemplar 28 y el 87 presentan variaciones extrañas comparadas al patrón observado, en el primero debido a que el límite del hipoflexo es confuso por el estado de conservación del material, el segundo presenta un hipoflexo inusualmente abierto. Los ejemplares más desgastados quedan en la zona negativa del RW1. Nuevamente las especies no se solapan, pero nuevamente coincide que los ejemplares de *C. arcidens* son todos desgastados y los de *C. plexus* presentan menos desgaste (Fig. 21).

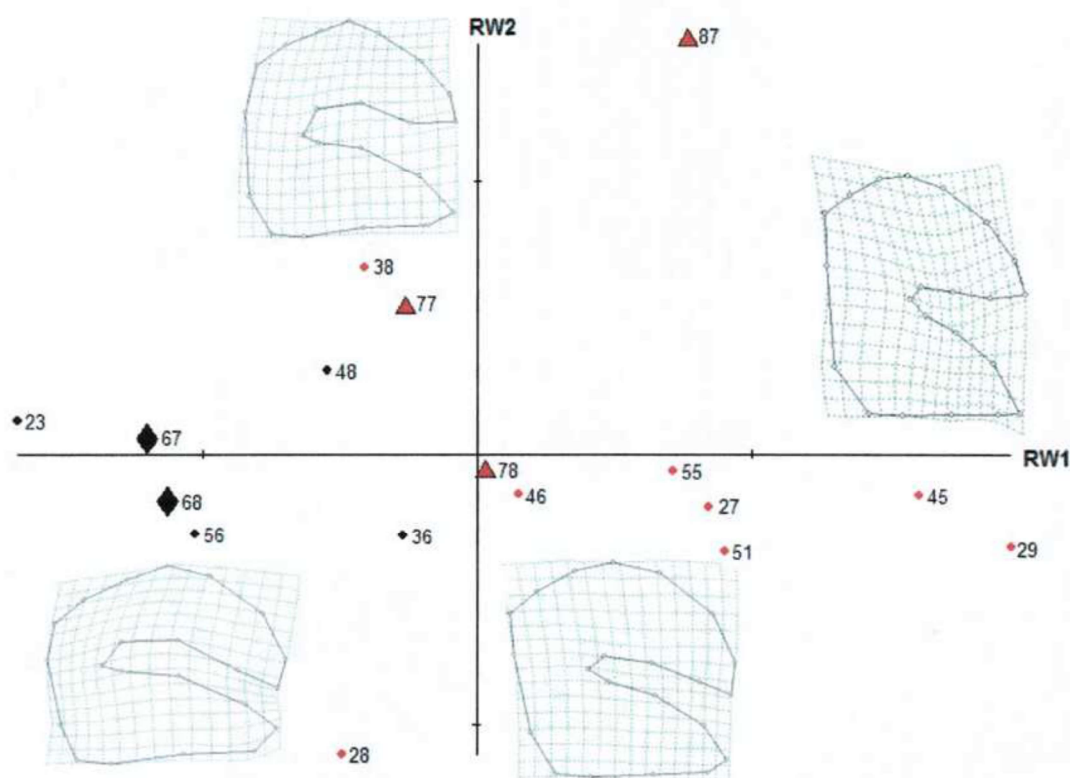


Fig. 21: Morfoespacio definido para los ejes de deformación principales (RW1 vs RW2) del M1.

M2

En el M2 los dos primeros ejes explican el 74.10% de la variación, 63.42% el RW1 y 10.68% el RW2. Los ejemplares con bajo grado de desgaste presentan lóbulos triangulares y un hipoflexo muy corto y triangular. El hipoflexo se profundiza notablemente a medida que aumenta el desgaste, siguiendo una dirección labial y levemente oblicua y redondeándose hacia su extremo, mientras que los lóbulos se ensanchan y alargan, principalmente el anterior, y el borde labial se hace más recto, todo sobre el RW1. Las muestras más desgastadas se ubican en los cuadrantes I y II, las menos desgastadas en los cuadrantes II, III y IV. Continuando con la tendencia de los otros molares, ambas especies quedan separadas, pero nuevamente los ejemplares asignados a *C. arcidens* están desgastados y los referidos a *C. plexus* presentan bajo desgaste. El ejemplar 48 posee un lóbulo posterior inusualmente comprimido labialmente, escapando del patrón observado en el resto de las muestras (Fig. 22).

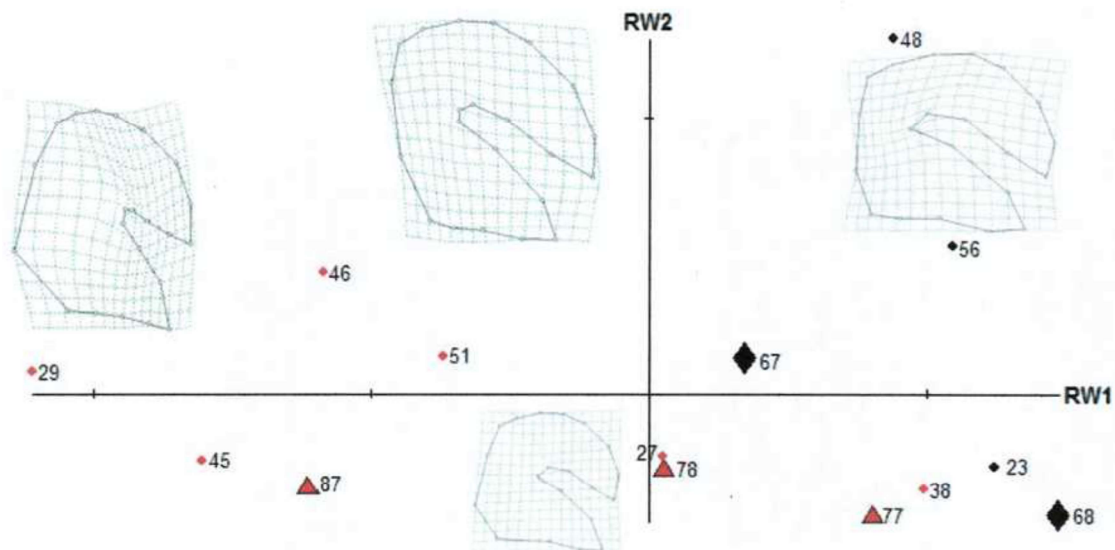


Fig. 22: Morfoespacio definido para los ejes de deformación principales (RW1 vs RW2) del M2.

M3

En el M3 los dos primeros ejes explican el 71.61% de la variación, 48.24% el RW1 y 23.37% el RW2. En este molar el n es muy bajo, por lo que los puntos son bastante dispersos y nuevamente los ejemplares de *C. arcidens* están desgastados y los de *C. plexus* no presentan desgaste, por lo que las especies no se solapan. La variación de forma se

observa principalmente en el hipoflexo, que se profundiza a medida que avanza el desgaste, con una dirección labial y oblicua, muy similar a lo que ocurre en el M2. Además se ensanchan los lóbulos, principalmente el anterior, y el posterior se mantiene bastante comprimido lingualmente, ensanchándose levemente del lado labial, principalmente sobre el RW1 (Fig. 23).

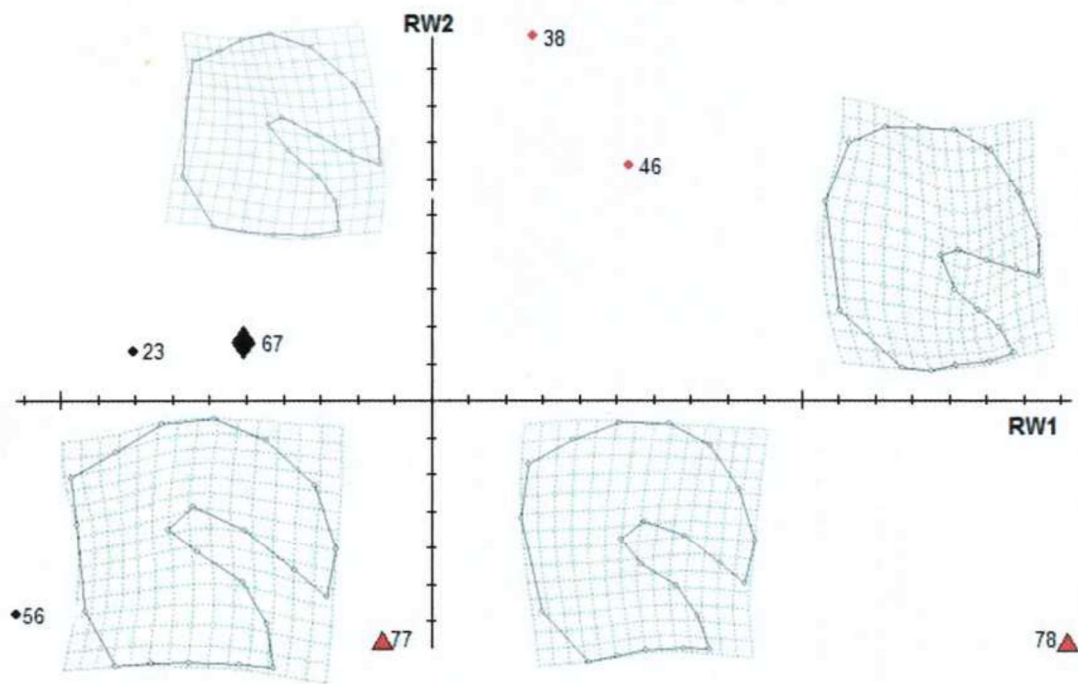


Fig. 23: Morfoespacio definido para los ejes de deformación principales (RW1 vs RW2) del M3.

Tamaño versus morfoespacio de la superficie oclusal de los dientes

Se realizó un análisis comparado entre el tamaño del centroide y la variación de forma de la superficie oclusal de los dientes expresada en el RW1. Se observa en los siguientes “scatterplots” que no hay correlación dado que para cada uno de los tamaños se evidencian distintas formas asociadas y viceversa (Figs. 24 a 31). Por lo tanto, las variaciones de forma se asocian al avance del desgaste dentario, el cual no es igual para todos los dientes, resultando en distintas morfologías para iguales tamaños.

Referencias: verde; *C. plexus*; rojo *C. arcidens*; sin relleno *Cephalomys* sp. Iguales para todos los “scatterplots”.

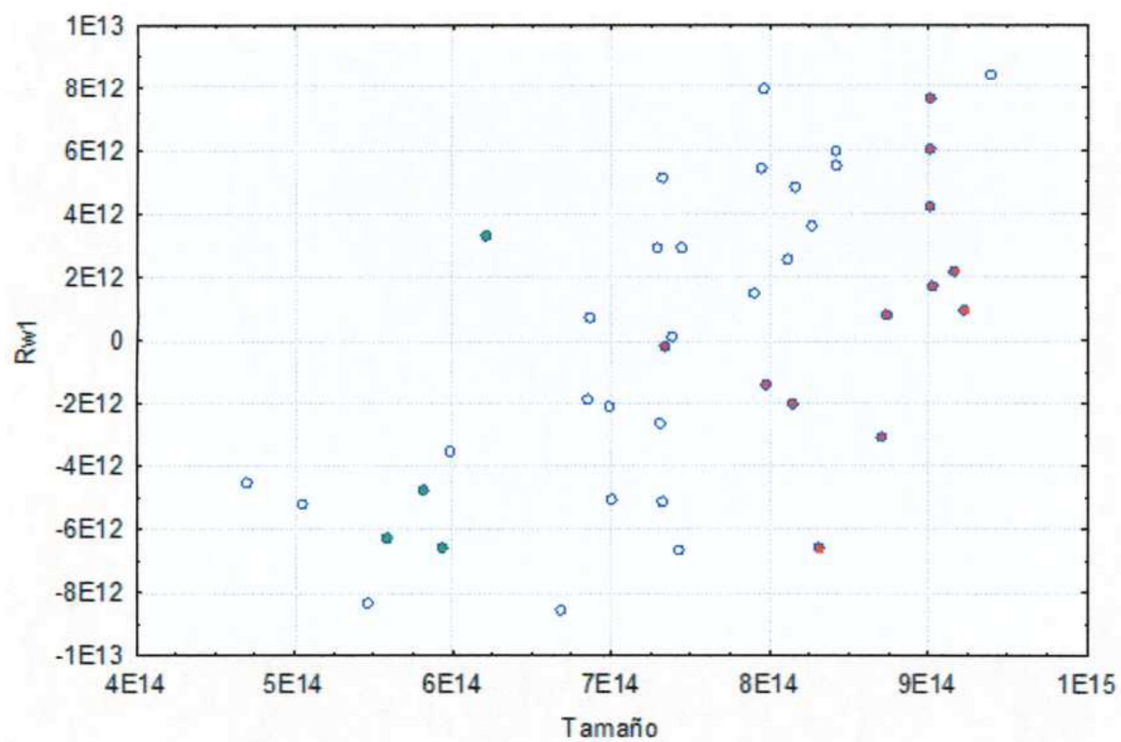


Fig. 24: “Scatterplot” de RW1 vs. tamaño del centroide del p4.

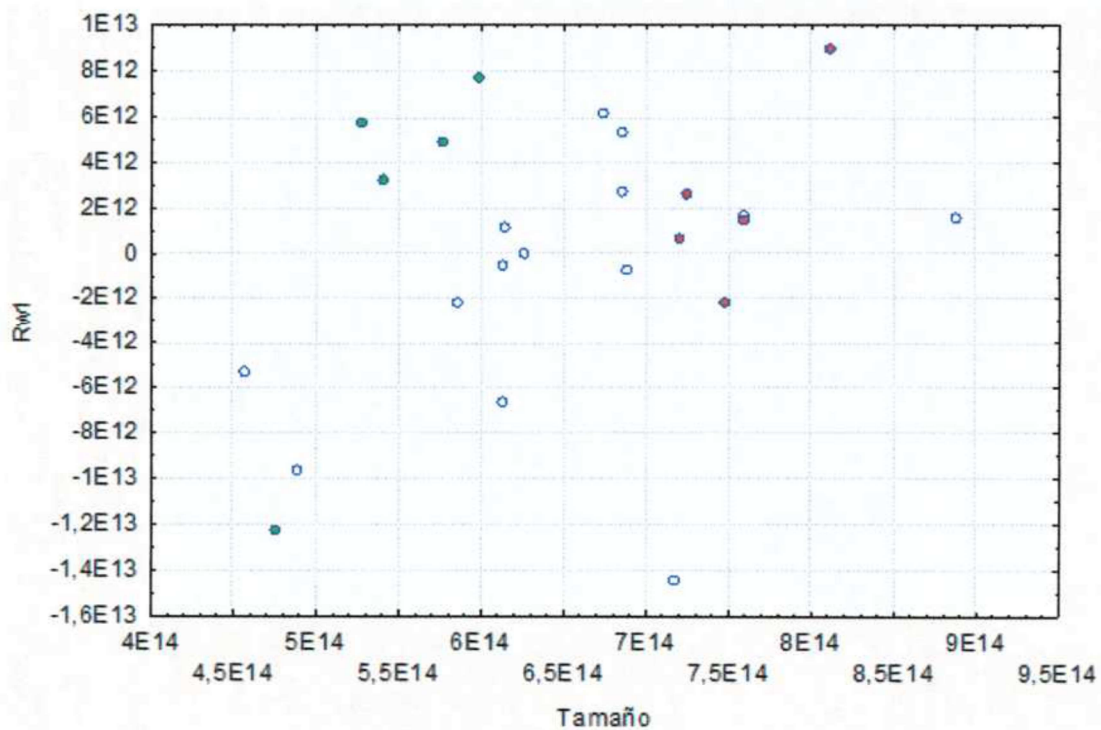


Fig. 25: “Scatterplot” de RW1 vs. tamaño del centroide del m1.

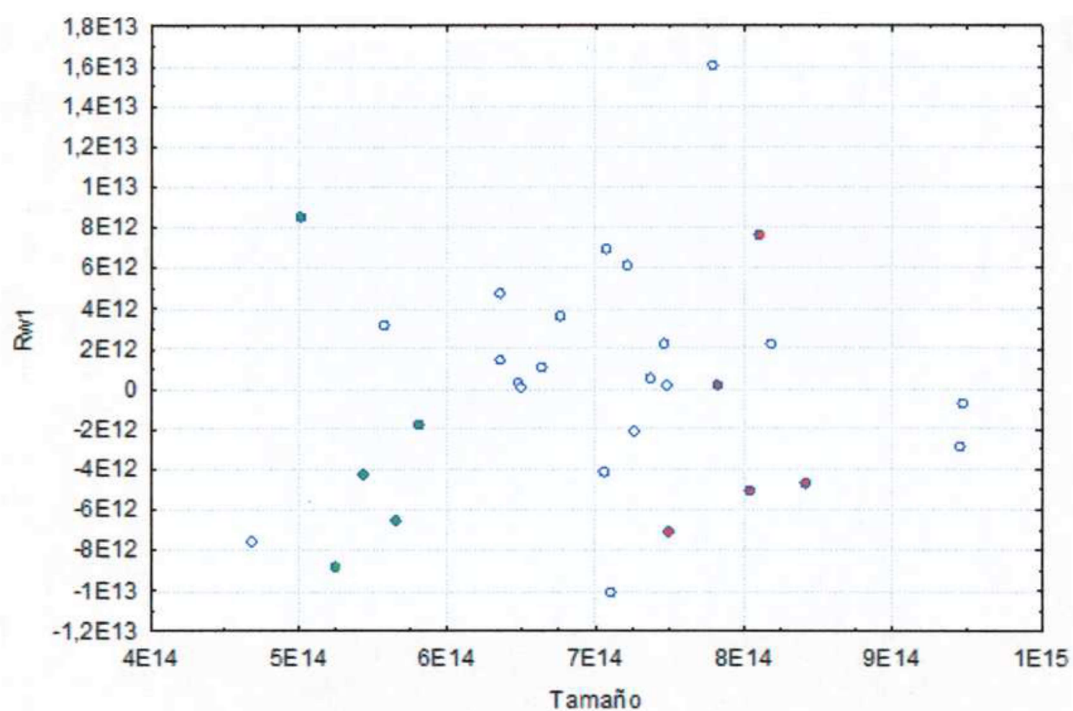


Fig. 26: "Scatterplot" de RW1 vs. tamaño del centroide del m2.

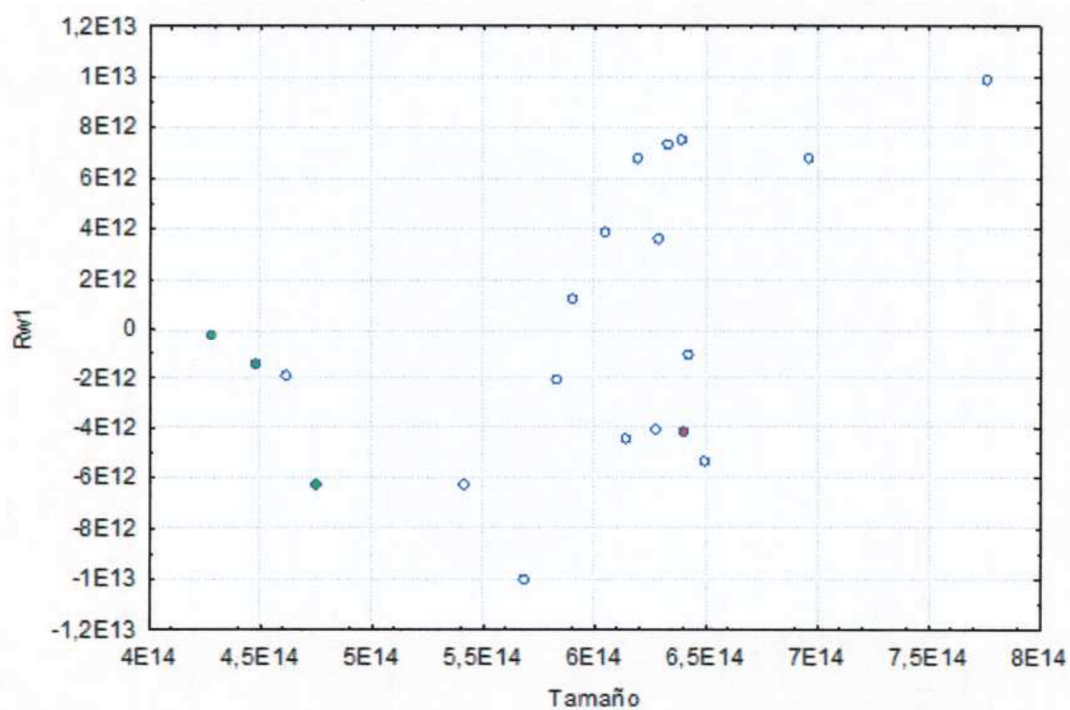


Fig. 27: "Scatterplot" de RW1 vs. tamaño del centroide del m3.

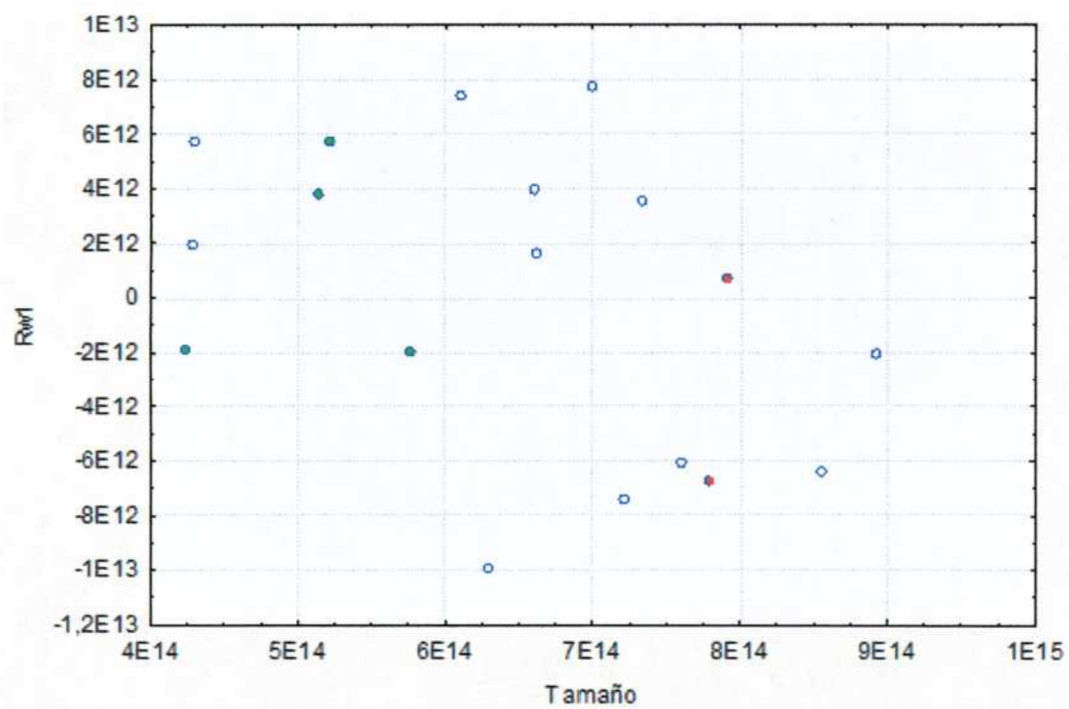


Fig. 28: “Scatterplot” de RW1 vs. tamaño del centroide del P4.

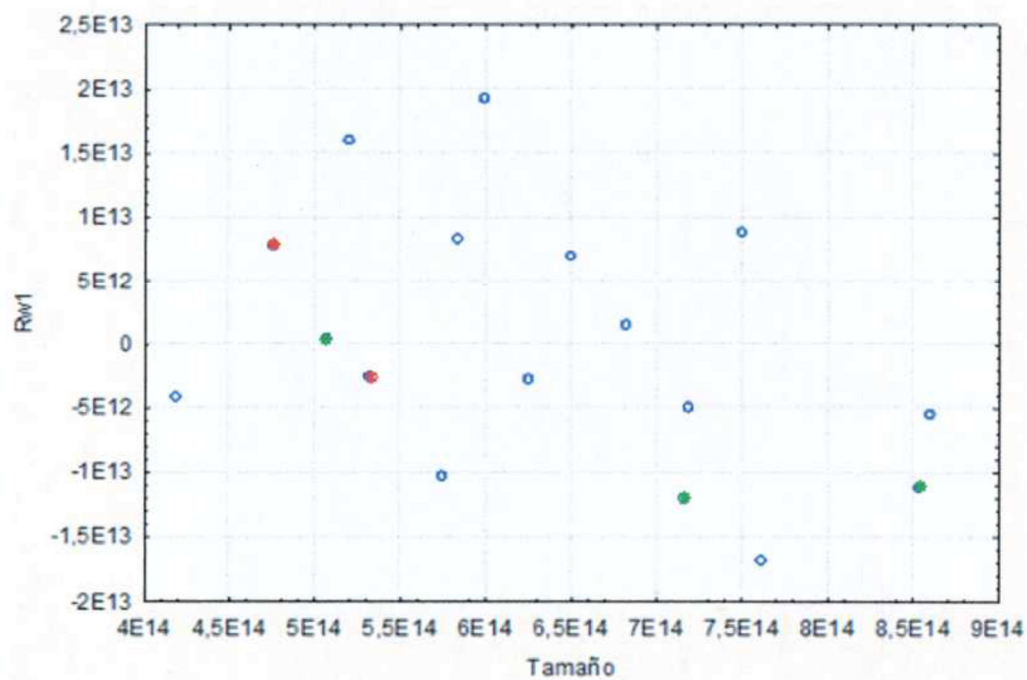


Fig. 29: “Scatterplot” de RW1 vs. tamaño del centroide del M1.

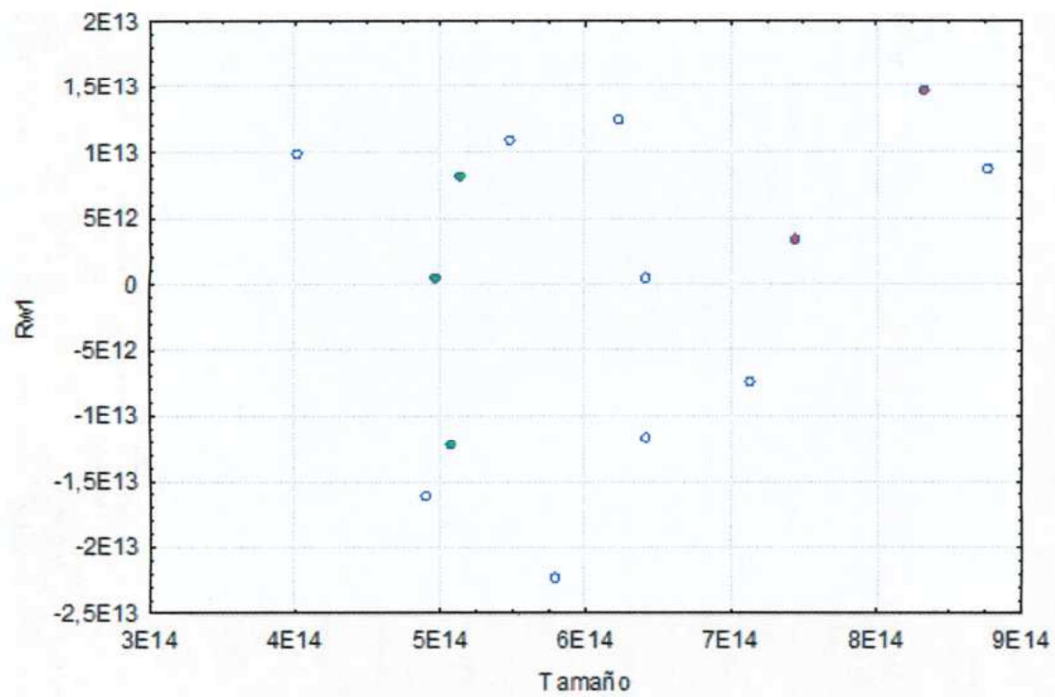


Fig. 30: “Scatterplot” de RW1 vs. tamaño del centroide del M2.

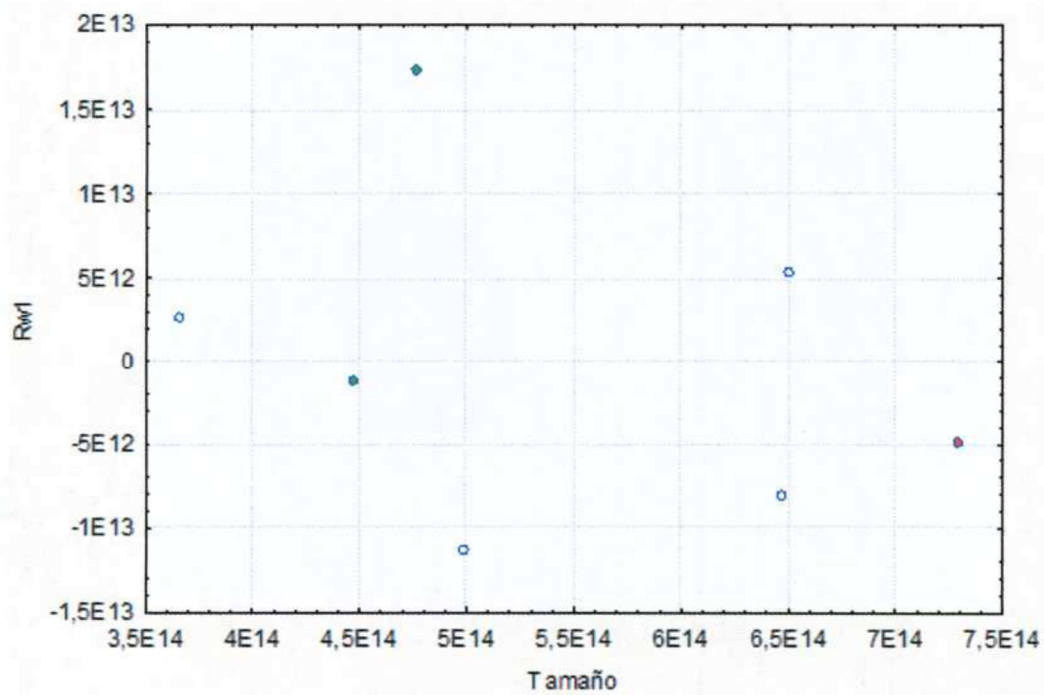


Fig. 31: “Scatterplot” de RW1 vs. tamaño del centroide del M3.

Especies versus tamaño

Se realizó un análisis comparando el tamaño de centroide de los ejemplares asignados a nivel específico y los ejemplares asignados a nivel genérico. Se observa que los ejemplares de la nueva colección quedan en una posición intermedia entre los ejemplares del MACN. Por lo tanto, las diferencias de tamaño halladas por autores anteriores podrían deberse a una muestra incompleta y no a diferencias de tipo taxonómicas. (Figs. 32 a 39).

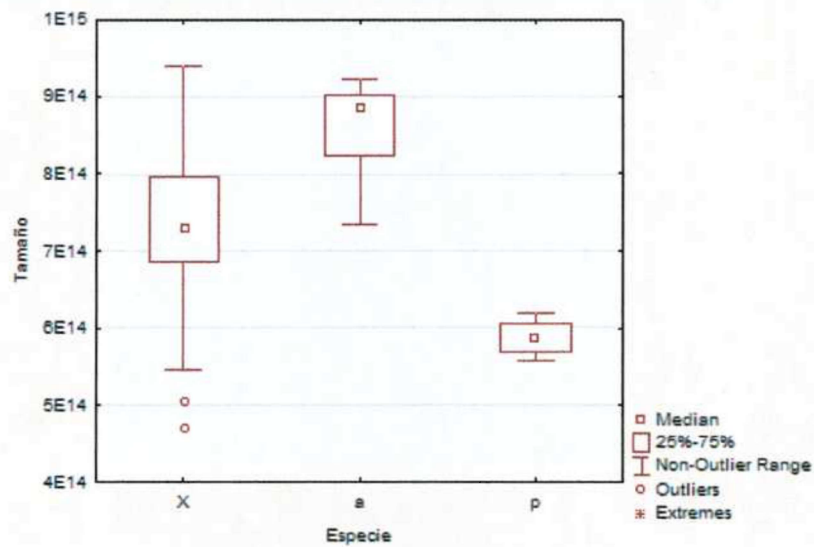


Fig. 32: “Box-plot” del tamaño del centroide vs. especie del p4.

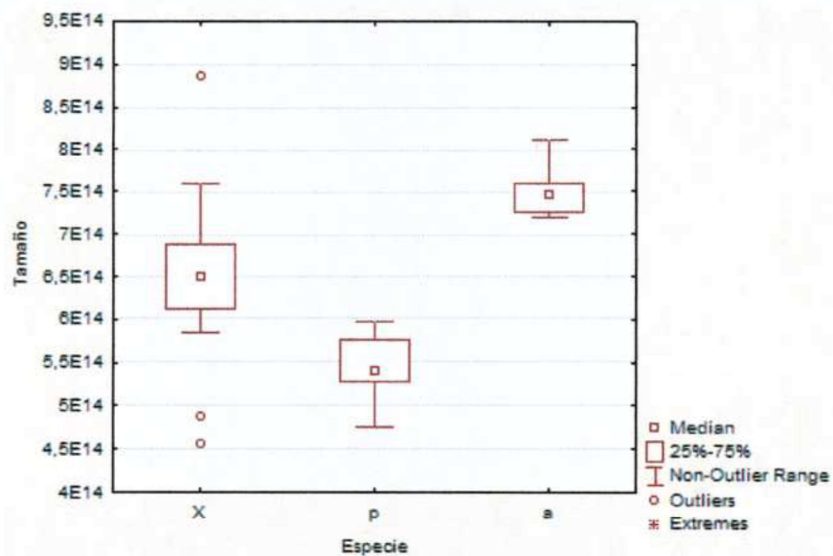


Fig. 33: “Box-plot” del tamaño del centroide vs. especie del m1.

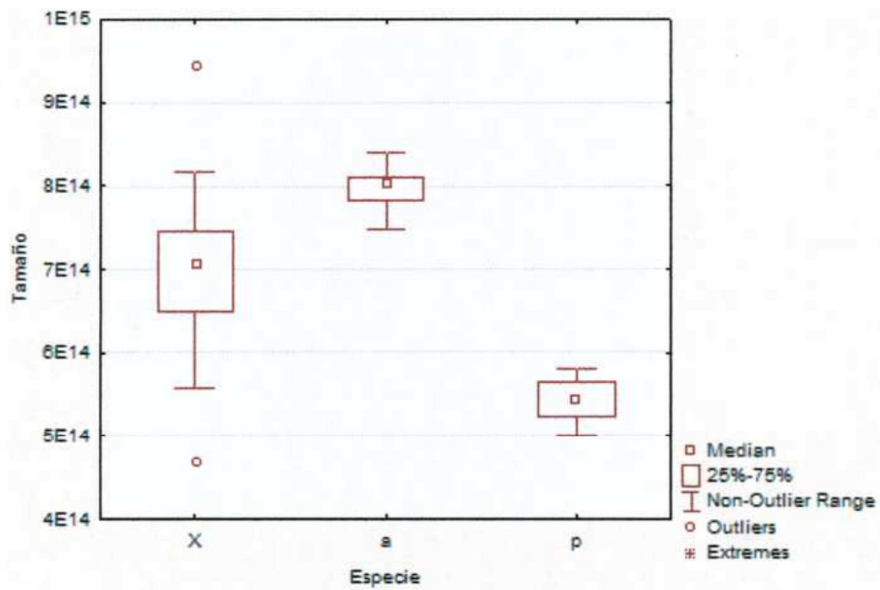


Fig. 34: “Box-plot” del tamaño del centroide vs. especie del m2.

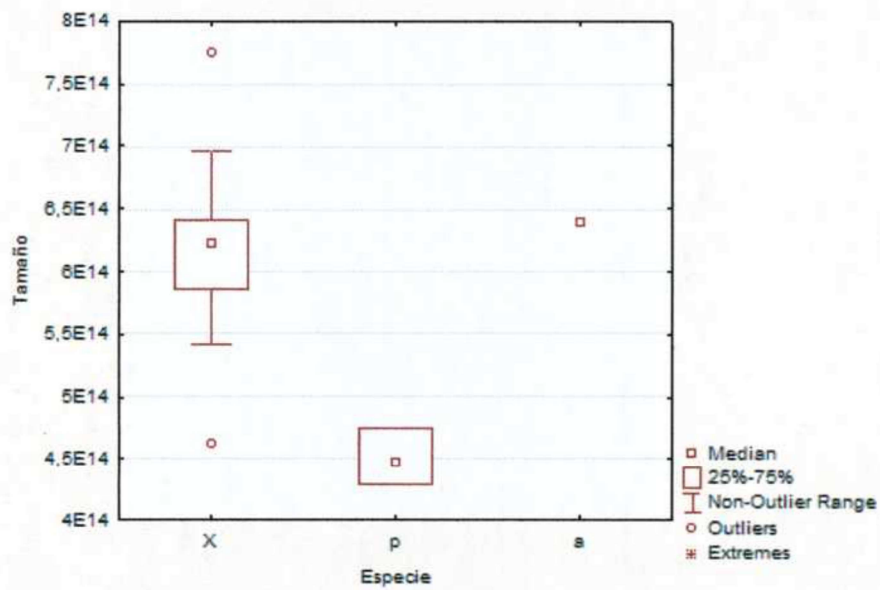


Fig. 35: “Box-plot” del tamaño del centroide vs. especie del m3.

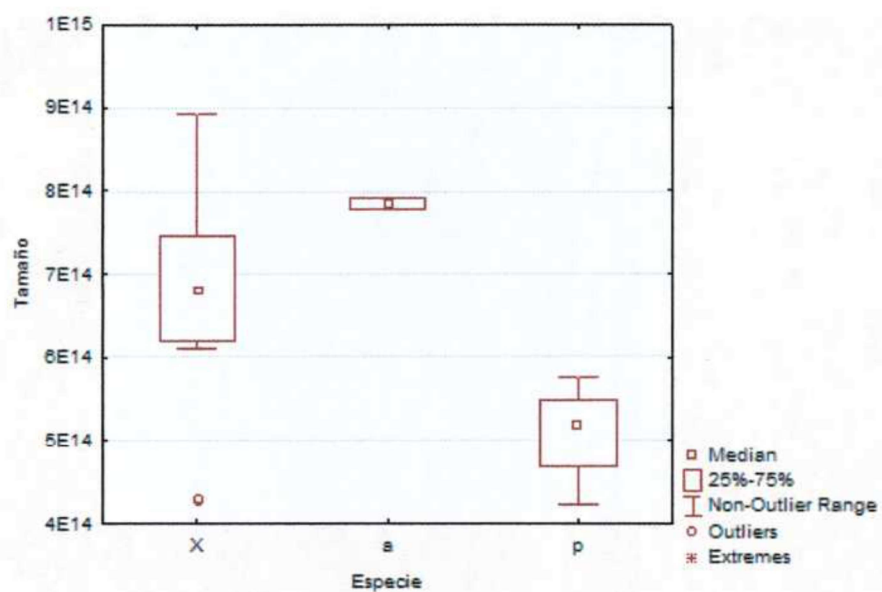


Fig. 36: “Box-plot” del tamaño del centroide vs. especie del P4.

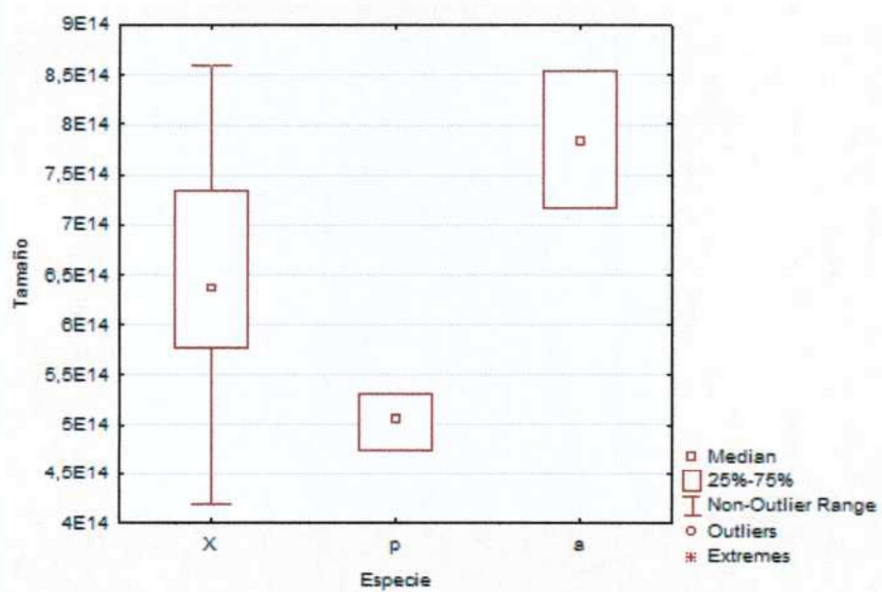


Fig. 37: “Box-plot” del tamaño del centroide vs. especie del M1.

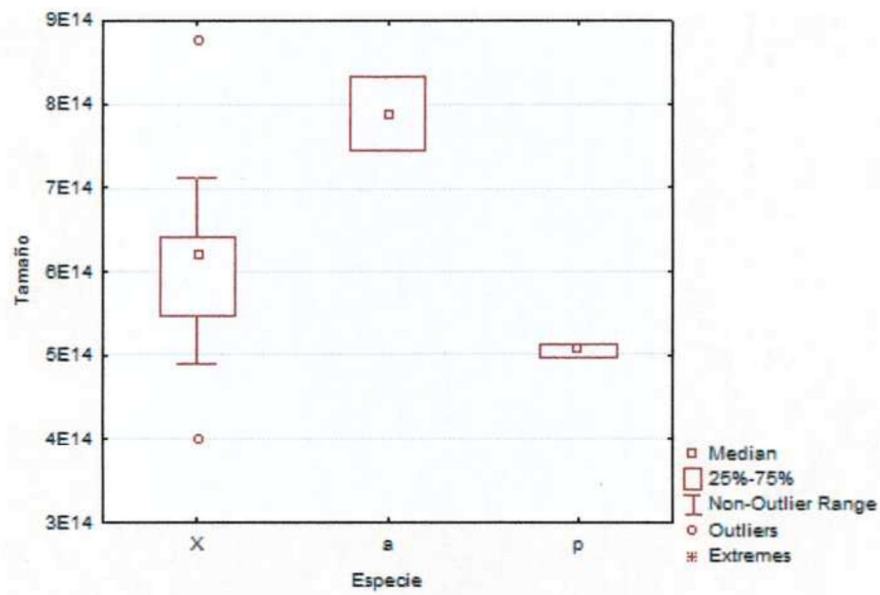


Fig. 38: “Box-plot” del tamaño del centroide vs. especie del M2.

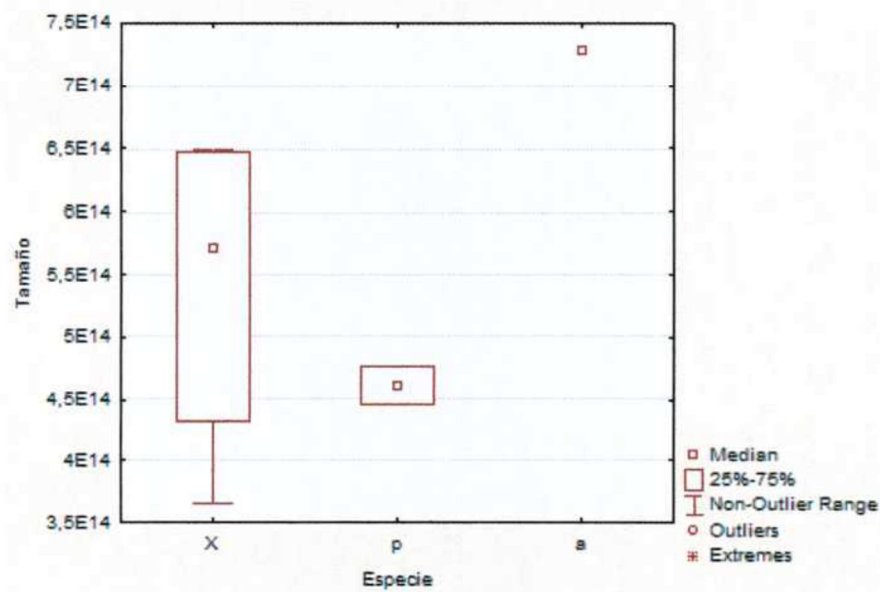


Fig. 39: “Box-plot” del tamaño del centroide vs. especie del M3.

Distribución del tamaño del centroide

Mediante histogramas se observó la distribución del tamaño de centroide, siendo esta similar a una normal. Las pruebas de Shapiro-Wilk's y Kolmogorov Smirnov para comprobar la normalidad de este dato resultaron no significativas ($p > 0,05$; rechazo de la hipótesis nula, los datos no provienen de una distribución normal), por lo que se trabajó con esta aproximación gráfica.

La aproximación a una distribución normal en la representación gráfica y la presencia de una sola moda en el histograma indicarían la presencia de una única especie. En el caso del M3, único molar donde se observan dos picos, cabe recalcar que el n es muy bajo y es muy poco representativo, contando con menos de 10 individuos.

En las barras, la parte blanca corresponde a los especímenes asignados a nivel específico (solo los del MACN), y la parte rayada a los asignados a nivel genérico. Se observa que los ejemplares asignados presentan varios picos o modas en los extremos de la distribución, mientras que con los nuevos materiales la distribución se aproxima a una normal. Esto señalaría que a un mayor n , la muestra deja de ser bimodal, e indicaría la presencia de una sola especie, ya que la distribución de tamaños de una especie se aproxima a una normal (Sokal y Rohlf, 2009) (Fig. 40 a 47).

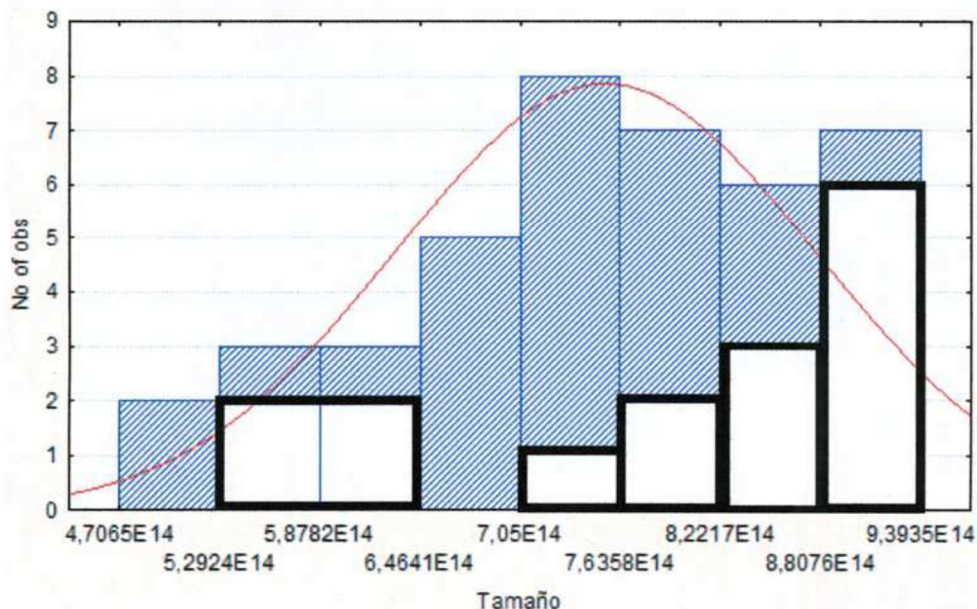


Fig. 40: Histogramas del tamaño del centroide del p4.

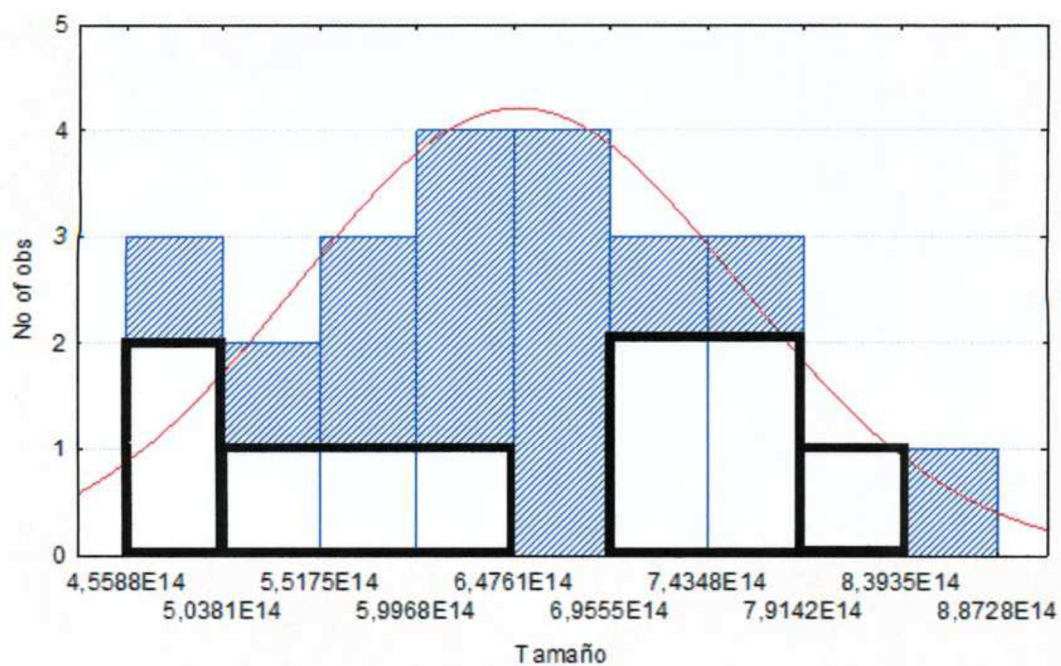


Fig. 41: Histogramas del tamaño del centroide del m1.

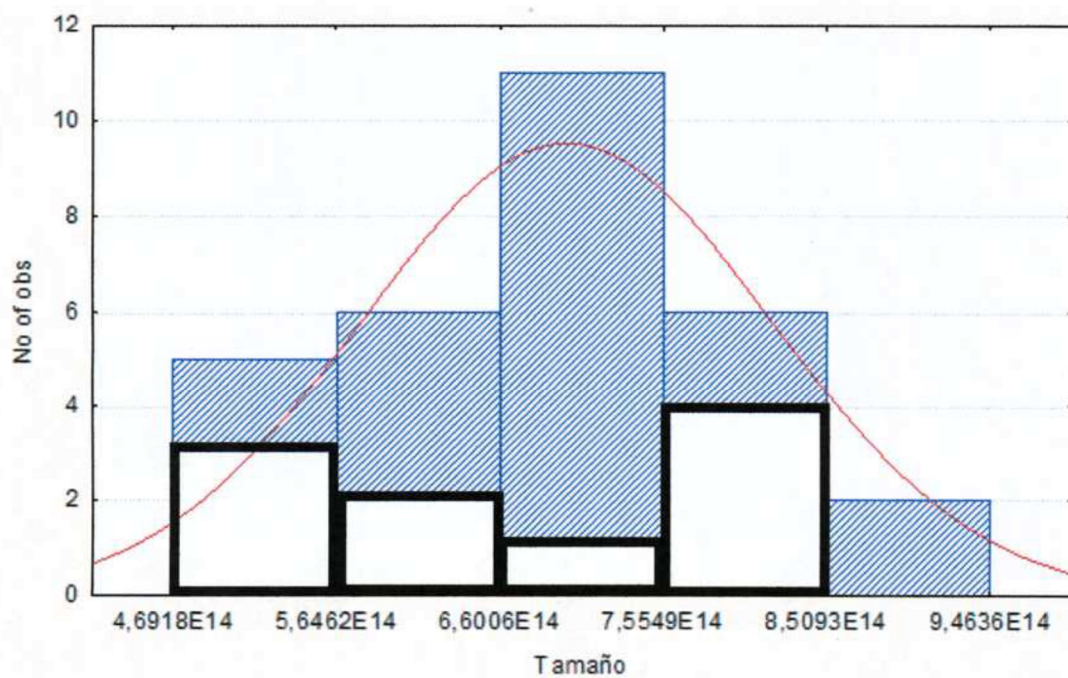


Fig. 42: Histogramas del tamaño del centroide del m2.

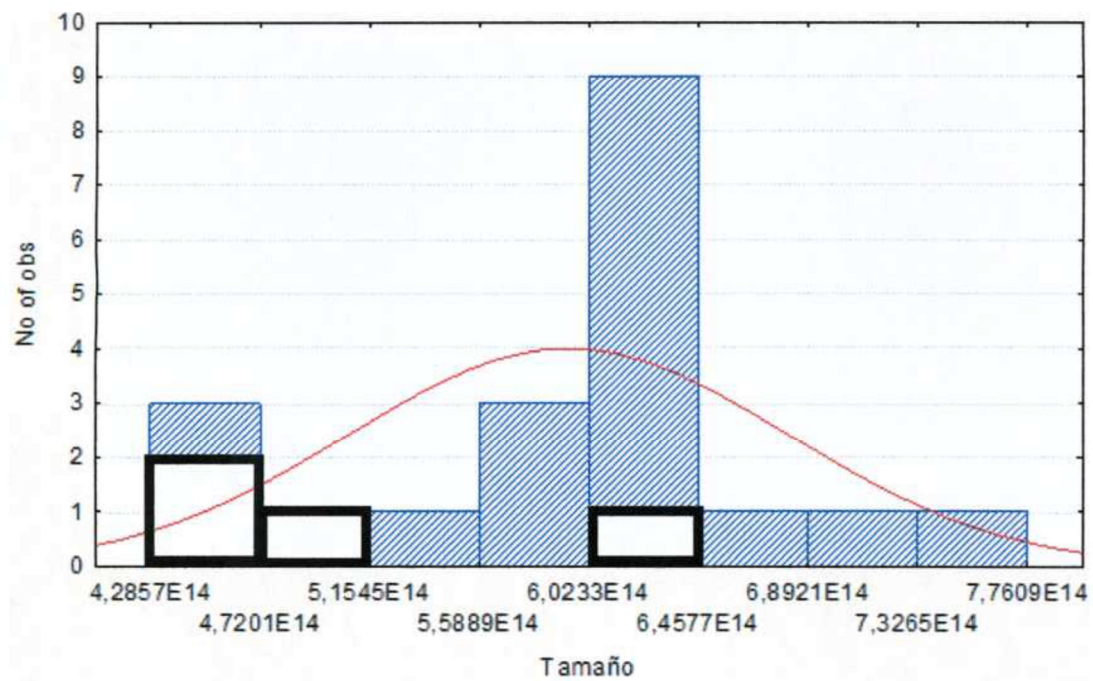


Fig. 43: Histogramas del tamaño del centroide del m3.

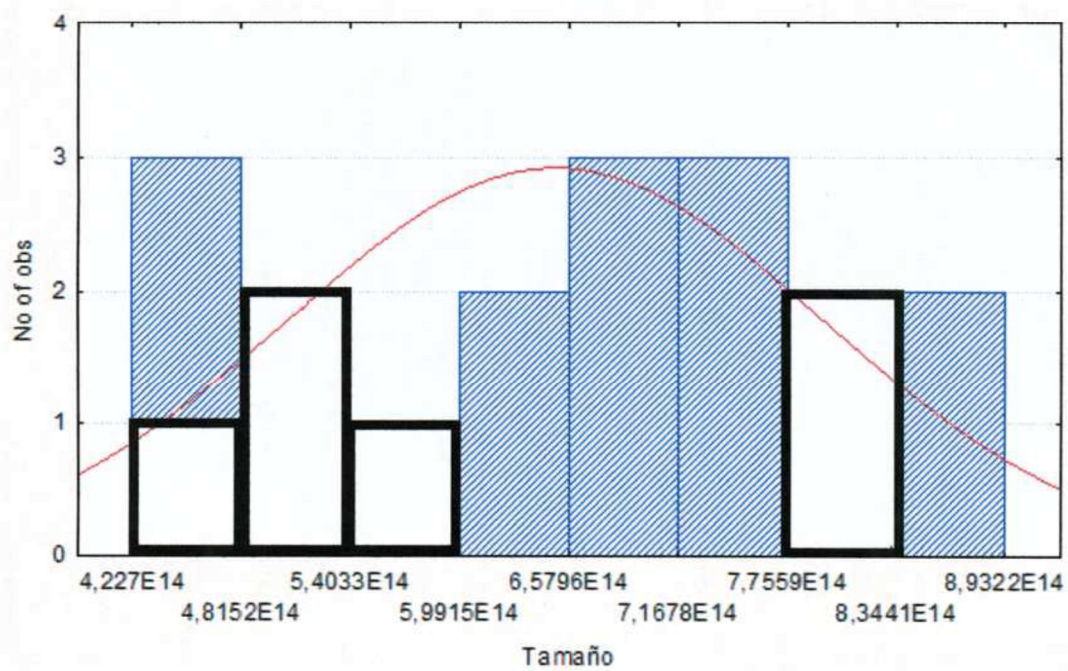


Fig. 44: Histogramas del tamaño del centroide del P4.

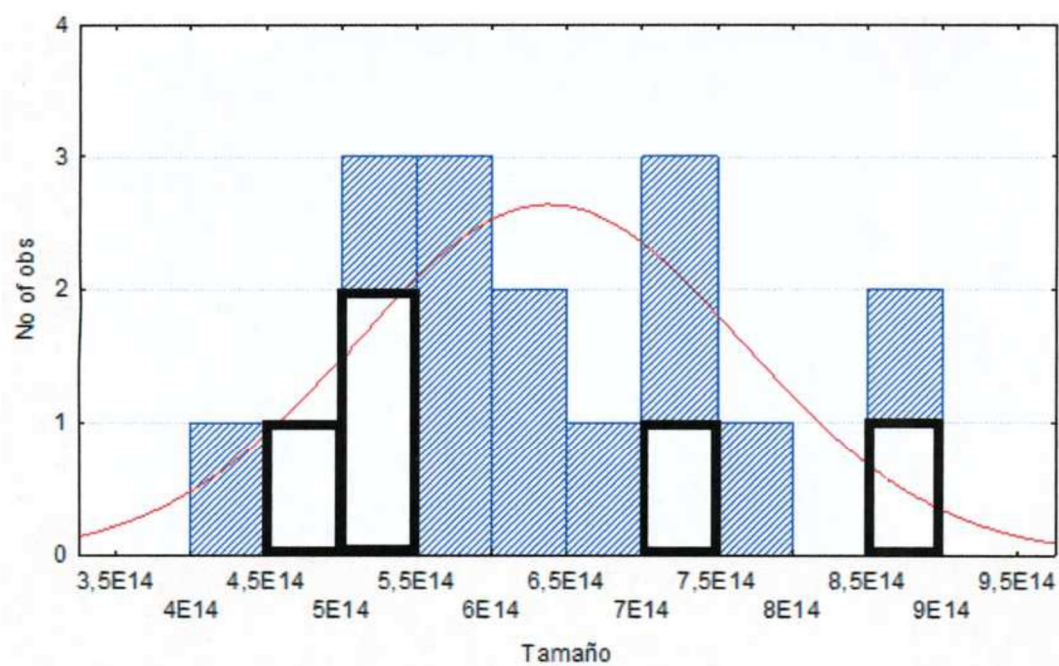


Fig. 45: Histogramas del tamaño del centroide del M1.

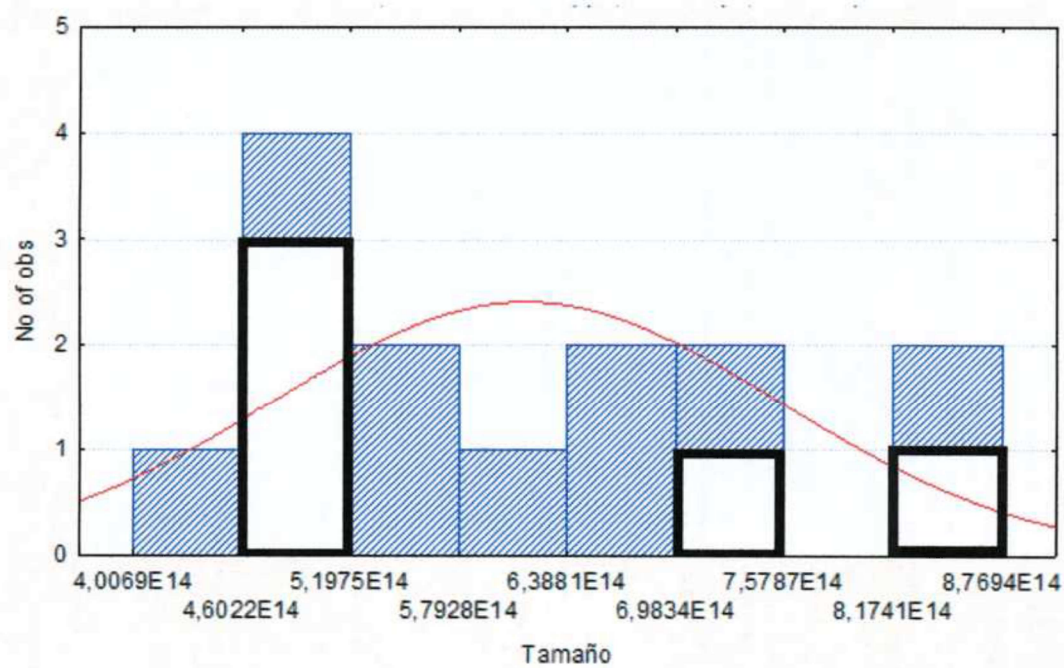


Fig. 46: Histogramas del tamaño del centroide del M2.

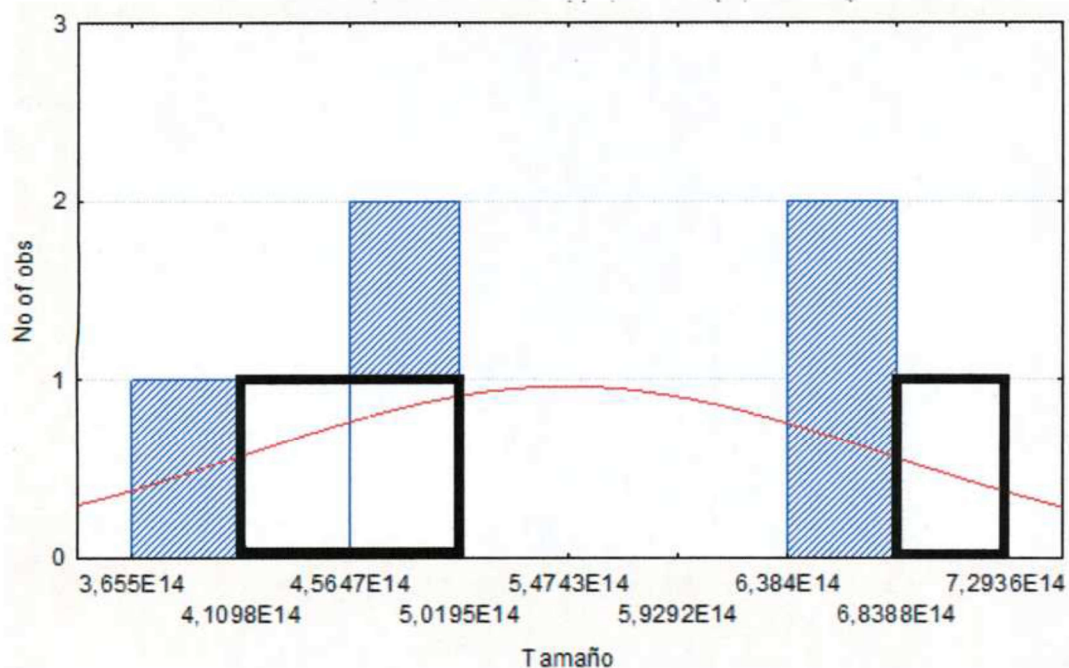


Fig. 47: Histogramas del tamaño del centroide del M3.

DISCUSIÓN

- **Sistemática**

Caracteres dentarios

Los roedores del género *Cephalomys* son los más abundantes del registro deseadense de Patagonia (Vucetich, 1985, 1986; Kramarz, 2001), en particular en la clásica localidad Cabeza Blanca (Loomis, 1914), en el SE de Chubut (Argentina). La familia Cephalomyidae fue creada originalmente por Ameghino (1897), aunque su validez y posición filogenética se encuentra aún en discusión (Patterson y Wood, 1982; Vucetich, 1985; Wood y Patterson, 1959; Kramarz, 2001).

Ameghino (1897, 1902), quien también estableció el género, designó tres especies: *C. arcidens*, *C. plexus* y *C. prosus*, basadas sobre todo en diferencias de tamaño. Loomis (1914:188), posteriormente, y aunque reconoció una gran variabilidad intraespecífica en los

tamaños, convalidó las especies antes mencionadas, pero consideró como “inconstantes” (variables) a los otros caracteres de Ameghino.

En ese sentido Loomis (1914:187) estableció que la lámina extra descripta por Ameghino en *C. prosus* se debió probablemente al poco desgaste en los ejemplares estudiados y destacó que *C. plexus* es más esbelto que *C. arcidens*, y que *C. prosus* es poco numeroso en las colecciones, probablemente por el tamaño reducido de esta especie. En 1959, Wood y Patterson consideraron a esta última como sinónimo de *C. plexus* ya que los caracteres dados por Ameghino estaban asociados al desgaste (la “lamina extra” que menciona Loomis) y a la variación intraespecífica. Al mismo tiempo estos autores consideraron que las diferencias de tamaño mencionadas por Ameghino y Loomis eran poco significativas para realizar una separación a nivel específico. Sin embargo estos autores siguieron utilizando el tamaño para separar las dos especies restantes de *Cephalomys*. En el mismo trabajo mencionaron que en los p4 poco desgastados se observa el anterocónido fusionado al anterolóbido en *C. arcidens*, mientras que se mantiene libre en *C. plexus*. Pero también aclararon que esta diferencia es muy sutil y que solo se observa en ejemplares con poco desgaste.

En este mismo trabajo, Wood y Patterson señalaron que las variaciones mínimas en las cúspides debido al desgaste tienen poca importancia taxonómica, y que incluso en los molares poco desgastados estos caracteres no tienen valor sistemático para diferenciar especies o incluso géneros. Estas variaciones corresponderían a variabilidad intraespecífica y no a variedades taxonómicas. Además, en un gráfico donde comparan el largo máximo con el ancho máximo dentarios obtienen dos grupos de tamaños diferentes, por lo cual separan su muestra en dos especies. Wood y Patterson explican que parte de las diferencias de tamaño están asociadas al grado de desgaste de los dientes, donde los individuos con mayor desgaste son más pequeños que los menos desgastados porque pierden parte de las coronas. Algunos de los ejemplares asignados a *C. arcidens* quedan en una posición intermedia entre los dos grupos debido a efectos del desgaste. Dado que esta separación en dos grupos de tamaño es arbitraria, en base a medidas lineales sin estandarizar y sin respaldo estadístico, se interpreta que las variaciones en el tamaño presentadas por Wood y Patterson (1959) podrían deberse a desgaste u ontogenia y no a la presencia de dos especies. Wood y Patterson (1959) también evaluaron la posibilidad de que las diferencias

de tamaño entre las dos especies se debiera a dimorfismo sexual dentro de una misma especie. Al respecto descartaron esta hipótesis porque en roedores actuales no se observan diferencias tan marcadas en el tamaño entre sexos, y si este fuera el caso debería esperarse en la muestra una proporción equivalente entre machos y hembras.

Otra posibilidad que no habría que descartar es que el género *Cephalomys* sea monoespecífico con variabilidad en el tamaño por restricciones ambientales, como se observa en algunos caviomorfos actuales (Taraborelli *et al.*, 2007).

Kramarz (2000) por su parte también indica que el tamaño no es un buen carácter para separar especies, ya que en muchos caviomorfos los dientes crecen en tamaño a lo largo de toda la vida del animal, y además el desgaste intenso borra muchas estructuras de la superficie del diente y genera alta variabilidad intraespecífica. Las variantes de tamaño son influenciadas por el crecimiento y el desgaste en los caviomorfos.

En el presente estudio, en base a la nueva colección, se observaron dos diferencias en la serie de desgaste del P4 con respecto a lo descrito por Wood y Patterson (1959). La mesofoseta se pierde por completo luego del cierre del paraflexo, y en ningún ejemplar nuevo se observó la metafoseta. La ausencia de la metafoseta en los nuevos materiales de Cabeza Blanca puede deberse a que no se hallaron ejemplares con tan bajo nivel de desgaste. La pérdida de la mesofoseta luego del cierre del paraflexo es un carácter que deberá ser tenido en cuenta en futuras revisiones de más ejemplares del género, ya que puede tratarse de un carácter de valor sistemático.

Caracteres cráneo-mandibulares

Ameghino (1897, 1902) y Loomis (1914) utilizan sólo caracteres dentarios para describir las especies de *Cephalomys*, y no mencionan diferencias morfológicas del cráneo y la mandíbula para caracterizar a las mismas. Loomis (1914) comenta simplemente que las mandíbulas de *C. plexus* y *C. prosus* son más esbeltas.

Wood y Patterson (1959) sólo utilizan el carácter relativo a la distancia ocupada por la base del proceso cigomático del maxilar para distinguir las dos especies pero luego comentan que es un carácter variable en *C. plexus*. En esta tesis, se observó que la distancia ocupada por este proceso, con respecto a los molares, varía según la edad del individuo, y

no correspondería a una diferencia de tipo taxonómica. En ese sentido en individuos que presentan molares desgastados la distancia que ocupa la base del proceso cigomático del maxilar es menor y viceversa. Según el tamaño del centroide, los molares crecen levemente durante el crecimiento, por lo que a mayor desgaste, menor distancia ocupada.

En relación al proceso coronoides de la mandíbula de *Cephalomys*, aparece dibujado y descrito brevemente en el trabajo de Loomis (1914). Posteriormente Wood y Patterson (1959) discuten la presencia de este proceso pero no logran establecerla en los materiales revisados de *Cephalomys* y solo la deducen. En ese sentido es muy posible que se haya perdido en el material depositado en las colecciones. Kramarz (2001) en la revisión de los Cephalomyidae tampoco logra establecer la presencia del proceso coronoides por deficiencia en los materiales, pero en su trabajo de 2005 sobre *Banderomys*, considera que *Cephalomys* posee un proceso coronoides reducido o desplazado. En este estudio no se pudo establecer la presencia del mismo ya que la mandíbula completa disponible no preservaba con detalle la parte dorsal (MPEF-PV 10654).

La mandíbula de *Cephalomys* presenta un mosaico de caracteres comparables a lo que se observa en ejemplares de distintas familias de caviomorfos. El cóndilo bajo, el proceso postcondilar corto y redondeado y el diastema alargado y poco profundo la asemejan a un Caviidae, pero el proceso angular corto, que termina por delante de la línea del cóndilo y la muesca mandibular corta y cóncava la asemejan a un Dasyproctidae (Álvarez, 2012).

Con respecto a esta extraña morfología que presenta la mandíbula de *Cephalomys*, se comparó la misma con los resultados obtenidos por Álvarez *et al.* (2011 a,b). En estos trabajos se analizaron varias mandíbulas de caviomorfos, tanto de especímenes fósiles como actuales, y se comprobó una fuerte influencia filogenética, pero poca influencia ecológica sobre las variaciones morfológicas de las mandíbulas a niveles taxonómicos altos (Álvarez *et al.*, 2011b). Aunque *Cephalomys* no fue incluido por los autores, el material fue revisado e incluido en los análisis preliminares, donde se observó que se ubicaba como un outlier con respecto a los demás ejemplares analizados (Álvarez, com. pers.).

Probablemente, este hecho se deba a la particular morfología de la mandíbula de *Cephalomys* descrita anteriormente, que reúne caracteres morfológicos compartidos

típicos de distintas familias. Trabajos futuros podrían incluir estos análisis para determinar la validez y posición filogenética de la familia Cephalomyidae.

Finalmente en el presente trabajo no se halló ninguna diferencia morfológica en los caracteres cráneo-mandibulares que justifiquen la existencia de dos especies, *C. arcidens* y *C. plexus*. Sin embargo estos caracteres podrían ser útiles para resolver el problema filogenético de la familia Cephalomyidae, ya que estos caracteres no han sido utilizados para realizar análisis filogenéticos que resuelvan la problemática de los Cephalomyidae.

Análisis de la variación de forma de la superficie oclusal de los molares y tamaño del centroide en *Cephalomys*

En los análisis de morfometría geométrica realizados en el presente trabajo, no se encontró ninguna evidencia en la forma de la superficie oclusal de los molares de *Cephalomys* que permita separar la muestra analizada en dos especies. Se realizaron pruebas sin incluir a los ejemplares con menos desgaste y los resultados no variaron de lo que será explicado a continuación. Sin embargo, se encontró una clara relación entre la forma y el desgaste, el cual afecta en gran medida la forma del diente, aun considerando en los análisis realizados solo el contorno, ya que las fosetas y valles que el desgaste borra no se consideraron en los análisis de forma. Las distintas categorías de desgaste asignadas se separan en todos los molares, aunque en el p4 no es muy notorio. Dentro de esta separación, se superponen las especies, por lo que en la forma solo el desgaste diferencia, no la asignación taxonómica. En los molares superiores las especies se separan, pero coincidiendo que todos los ejemplares de cada especie quedan dentro de una categoría de desgaste, por lo que la separación está claramente influenciada nuevamente por el mismo, y no por la asignación taxonómica. Las diferencias de forma halladas se vinculan claramente al desgaste, y no a una posible separación taxonómica.

Tampoco se encontró ninguna vinculación entre el tamaño y la forma, según lo observado en los “scatterplots” realizados, ya que para el mismo tamaño, se encontraron varias formas y viceversa. Por lo tanto, las variaciones de forma se asocian al avance del desgaste dentario, el cual no es igual para todos los dientes, resultando en distintas morfologías para iguales tamaños.

Si bien el tamaño del centroide no se ajustó estrictamente a una curva normal, los histogramas realizados para los diferentes dientes se aproximan a una distribución normal. Por otro lado no se observaron en los histogramas distintos picos de tamaño (solo en el M3, pero el n es extremadamente bajo). Si realmente existiesen dos especies, sería esperable una distribución bimodal (Sokal y Rohlf, 2009). Esto señala que a un mayor n, la muestra deja de ser bimodal, e indicaría la presencia de una sola especie, ya que la distribución de tamaños de una especie se aproxima a una normal.

En los “box-plots” se observó que los ejemplares de la nueva colección quedan en una posición intermedia con respecto a los del MACN. Esto indicaría que las diferencias de tamaño indicadas por autores anteriores se deberían a una muestra incompleta y no a diferencias taxonómicas.

CONCLUSIONES

- Los ejemplares de roedores caviomorfos del género *Cephalomys*, de las nuevas colecciones como así también los materiales tipo, provenientes de niveles de Edad Deseadense del sitio Cabeza Blanca (Chubut), no pueden ser asignados a dos especies sobre la base de los caracteres dentarios y cráneo-mandibulares.
- El análisis de morfometría geométrica sobre la forma de la superficie oclusal de los dientes de *Cephalomys* tampoco mostró diferencias que permitan respaldar la separación en dos especies, sin embargo se encontró una fuerte relación entre la forma y el desgaste dentarios.
- Si bien los resultados alcanzados no son prueba suficiente para descartar la validez de las dos especies, la superposición entre individuos de las distintas especies en los PCA, la alta variabilidad de la forma asociada al desgaste dentario, la ausencia de algún carácter que diferencie las especies según la forma, y la distribución normal de los tamaños del centroide ponen en duda la existencia de las mismas.
- Finalmente esta investigación, con el estudio de nuevos materiales, permitió ampliar la diagnosis del género *Cephalomys* e incrementar, de este modo, el conocimiento de los Cephalomyidae.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Álvarez, A. 2012. Diversidad morfológica cráneo-mandibular de roedores caviomorfos en un contexto filogenético comparativo. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina. 233 pp.
- Álvarez, A.; Pérez, S. I.; Verzi, D. H. 2011a. Ecological and phylogenetic influence on mandible shape variation of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Biological Journal of the Linnean Society* 102: 828–837.
- Álvarez, A.; Pérez, S. I.; Verzi, D. H. 2011b. Early evolutionary differentiation of morphological variation in the mandible of South American caviomorph rodents (Rodentia, Caviomorpha). *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2687–2695.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1–1027.
- Ameghino, F. 1894. Sur les oiseaux fósiles de Patagonie et la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 15 (11-12): 501–660.
- Ameghino, F. 1897. Mamíferos cretáceos de la Argentina. Segunda contribución al conocimiento de la fauna mastozoológica de las capas con restos de *Pyrotherium*. *Boletín Instituto Geográfico Argentino* 18: 06–429, 431–521.
- Ameghino, F. 1902. Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* XVII: 5–70.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, 15 (3ra Serie): 1–68.
- Andreis, R.; Mazzoni, M.; Spalletti, L. 1975. Estudio estratigráfico y paleoambiental de las sedimentitas terciarias entre Pico Salamanca y Bahía Bustamante, provincia de Chubut, República Argentina. *Revista Asociación Geológica Argentina* 30 (1): 85–103.
- Antoine, P. O.; Marivaux, L.; Croft, D. A.; Billet, G.; Ganerød, M.; Jaramillo, C.; Martin, T.; Orliac, M. J.; Tejada, J.; Altamirano, A. J.; Duranthon, F.; Grégory Fanjat, G.; Rousse, S.; Salas Gismondi, R. 2011. Middle Eocene rodents from Peruvian

- Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 279 (1732): 1319–1326.
- Bellosi, E. S. 1987. Litoestratigrafía y sedimentación del Patagoniano en la Cuenca del Golfo San Jorge, Terciario de las provincias de Chubut y Santa Cruz, Argentina. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. 252 pp.
- Bellosi, E. S. 1990. Formación Chenque: Registro de la transgresión Patagoniana en el Golfo de San Jorge. Argentina. *Actas XI Congreso Geológico Argentino* 2: 57–60.
- Bertrand, O.; Flynn, J.; Croft, D. A.; Wyss, A. R. 2012. Two new taxa (Caviomorpha, Rodentia) from the Early Oligocene Tinguiririca Fauna (Chile). *American Museum Novitates* 3750: 1–36.
- Bond, M.; López, G.; Reguero, M. A.; Scillato-Yané, G. J.; Vucetich, M. G. 1998. Los mamíferos de la Formación Fray Bentos (Edad mamífero Deseadense, Oligoceno superior?) de las provincias de Corrientes y Entre Ríos, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, publicación especial 5, Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*: 41–50.
- Bookstein, F. L. 1989. Principal warps: thin plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 11: 567–585.
- Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology.* Cambridge University Press, Cambridge, UK. 435 pp.
- Bookstein, F. L. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis* 1: 225–243.
- Bordas, A. F. 1943. Contribución al conocimiento de las bentonitas argentinas. Tesis doctoral. Universidad de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina. 90 pp.
- Bowdich, T. E. 1821. An analysis of the natural classifications of Mammalia for the use of students and travellers. J. Smith, París, Francia. 115 pp.
- Bown, T. M.; Fleagle, J. G.; Reed, K. E.; Dozo, M. T. 1993. The Eocene-Miocene geology of Cabeza Blanca, a vertebrate fossil locality in Southeast Chubut province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13 (3): 27A.
- Candela, A. M. 1999. The evolution of the molar pattern of the Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) and the validity of *Parasteiromys* Ameghino, 1904. *Palaeovertebrata* 28: 53–73.

- Candela, A. M. 2002. Lower deciduous tooth homologies in Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi): Evolutionary significance. *Acta Palaeontológica Polónica* 47 (4): 717–723.
- Candela, A. M.; Picasso, M. B. J. 2008. Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): Indicators of locomotor behavior in Miocene porcupines. *Journal of Morphology* 269: 552–593.
- Candela, A. M.; Rasia, L. L.; Pérez, M. E. 2012. Paleobiology of Santacrucian caviomorph rodents: a morphofunctional approach. En: Vizcaíno, S. F.; Kay, R. F.; Bargo, S. (Eds). *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, pp. 287–305. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Carleton, M.; Musser, G. G. 2005. Orden Rodentia. En: Wilson, D. E.; Reeder, D. M. (Eds). *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, pp. 745–1600. 3ra Edición. Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Carlini, A. A.; Ciancio, M. R.; Flynn, J. J.; Scillato-Yané, G. J.; Wyss, A. R. 2009. The phylogenetic and biostratigraphic significance of new armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae, Euphractinae) from the Tinguirirican (Early Oligocene) of Chile. *Journal of Systematic Palaeontology* 7 (4): 489–503.
- Carlini, A. A.; Scillato-Yané, G. J. 1999. Evolution of Quaternary Xenarthrans (Mammalia) of Argentina. En: Rabassa, J.; Salemme, M. (Eds.). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, Special Volume: Quaternary Vertebrate Palaeontology in Southern South America*, pp. 149–175. A. A. Balkema Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Cerdeño, E. 2011. Quebrada Fiera (Mendoza), un importante centro paleobiogeográfico en el Oligoceno tardío de América del Sur. *Estudios Geológicos* 67 (2): 375–384.
- Ciancio, M. R. 2010. Los Dasypodoidea [Mammalia, Xenarthra] del Deseadense [Oligoceno] de América del Sur. Su importancia filogenética y bioestratigráfica. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina. 290 pp.
- Cox, P. G.; Rayfield, E. J.; Fagan, M. J.; Herrel, A.; Pataky, T. C.; Jeffery, N. 2012. Functional evolution of the feeding system in rodents. *PLoS ONE* 7(4): e36299.
- Croft, D. A.; Chick, J.; Anaya, F. 2011. New Middle Miocene caviomorph rodents from Quebrada Honda, Bolivia. *Journal of Mammalogy* 18 (4): 245–268.

- Croft, D. A.; Flynn, J. J.; Wyss, A. R. 2008. The Tinguiriric fauna of Chile and the early stages of “modernization” of South American mammals faunas. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 66 (1): 191–211.
- Dozo, M. T.; Bouza, P. J.; Monti, A.; Taylor, R. 2007. Los primeros cráneos de *Cardiatherium patagonicum* Vucetich, Deschamps, Olivares y Dozo (Rodentia, Hydrochoeridae) en un nuevo sitio Huayqueriense (Mioceno tardío) de Península Valdés (Chubut, Argentina). *Ameghiniana* 44 ((4) Suplemento), 16R–17R.
- Dozo, M. T.; Vera, B. 2010. First skull and associated postcranial bones of *Macraucheniiidae* (Mammalia, Litopterna) from the Deseadan SALMA (late Oligocene) of Cabeza Blanca (Chubut, Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1818–1826.
- Feruglio, E. 1949. Descripción geológica de la Patagonia. Yacimientos Petrolíferos Fiscales (Y.P.F). Buenos Aires 2: 349.
- Flynn, J. J.; Swisher III, C. C. 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: Correlation to Global Geochronologies. En: Berggren, W. A.; Kent, D. V.; Aubry, M.; Hardenbol, J. (Eds.). *Geochronology, Times-Scales, and Global Stratigraphic Correlation*, pp. 317–333. Society for Sedimentary Geology, Publicación especial Núm. 54.
- Flynn, J. J.; Wyss, A. R.; Croft, D. A.; Charrier, R. 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal ‘Age’. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195 (3–4): 229–259.
- Frailey, C. D.; Campbell, K. E. 2004. Paleogene rodents from Amazonian Peru: the Santa Rosa local fauna. *Scientific Series Natural History Museum, Los Angeles County* 40: 71–130.
- Gaudry, M. A. 1906. Fossiles de patagonie: étude sur une portion du monde antarctique. *Annales de paleontologie* 2: 101–143.
- Goodall, C. R. 1991. Procrustes methods and the statistical analysis of shape (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society, Series B, Statistical Methodology* 53: 285–340.
- Hautier, L.; Lebrun, R.; Saksiri, S.; Michaux, J.; Vianey-Liaud, M.; Marivaux, L. 2011. Hystricognathy vs Sciurognathy in the rodent jaw: A new morphometric assessment of Hystricognathy applied to the living fossil *Laonastes* (Diatomyidae). *PLoS ONE* 6 (4): e18698.

- Huchon, D.; Douzery, E. J. P. 2001. From the old world to the new world: A molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20 (2): 238–251.
- Hutchins, M.; Kleiman, D. G.; Geist, V.; McDade, M. C. 2003. Grzimek's Animal Life Encyclopedia, Volumen 16, Mammals V, Rodentia, pp 121–478. 2da Edición. Gale Group, Farmington Hills, U.S.A.
- Kay, R. F.; MacFadden, B. J.; Madden, R. H.; Sandeman, H.; Amaya, F. 1998. Revised age of the Salla beds, Bolivia, and its bearing on the age of the Desadense South American Land Mammal "Age". *Journal of Vertebrate Paleontology* 18 (1): 189–199.
- Kramarz, A. G. 2000. Estudio de la fauna de roedores de la Formación Pinturas, Mioceno medio - inferior de la provincia de Santa Cruz. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. 181 pp. Inédita.
- Kramarz, A. G. 2001. Revision of the family Cephalomyidae (Rodentia, Caviomorpha) and new cephalomyids from the Early Miocene of Patagonia. *Palaeovertebrata* 30 (1–2): 51–88.
- Kramarz, A. G. 2005. A primitive cephalomyid hystricognath rodent from the early Miocene of northern Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontológica Polónica* 50 (2): 249–258.
- Kramarz, A. G. 2006. *Neoreomys* and *Scleromys* (Rodentia, Hystricognathi) from the Pinturas Formation, late Early Miocene of Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 8 (1): 53–62.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Vol. 1: Regnum animale. Editio decima, reformata. Laurentii Salvii, Stockholm. 824 pp.
- Legendre, P.; Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. 853 pp.
- Lema, H.; Busteros, A.; Franchi, M. 2001. Hoja Geológica 4466 II y IV Camarones, Provincia del Chubut. Boletín N° 261. Instituto de Geología y Recursos Minerales. SEGEMAR. 60 pp.
- Loomis, F. 1914. *The Desadense Formation of Patagonia*. The Rumford Press, Concord, U.S.A. 232 pp.
- Marani, H.; Dozo, M. T. 2008. El cráneo más completo de *Eurygenium latirostris* Ameghino, 1895 (Mammalia, Notoungulata), un Notohippidae del Desadense (Oligoceno Tardío) de la Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 45: 619–626.

- Marivaux, L.; Vianey-Liaud, M.; Jaeger, J. J. 2004. High-level phylogeny of early Tertiary rodents: dental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 142: 105–134.
- Marshall, L. G.; Cifelli, R. L.; Drake, R. E.; Curtis, G. H. 1986. Geochronology of type Santacrucian (middle Tertiary) Land Mammal Age, Patagonia, Argentina. *Journal of Geology* 94: 449–457.
- Marshall, L. G.; Hoffstetter, R.; Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing tertiary of South America. *Palaeovertebrata*, Montpellier, Francia. 93 pp.
- Marshall, L. G.; Pascual, R. 1978. Una escala temporal radiométrica preliminar de las Edades mamífero del Cenozoico medio y tardío sudamericano. *Obra Centenario, Museo La Plata V*: 11–28.
- Marshall, L. G.; Pascual, R.; Curtis, G.; Drake, R. E. 1977. South American geochronology: Radiometric time scale for Middle to Late Tertiary mammal-bearing horizons in Patagonia. *Science* 195: 1325–1328.
- Marshall, L. G.; Sempere, T. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. *Fósiles y facies de Bolivia* 1 (3-4): 631–652.
- Mitteroecker, P.; Gunz, P. 2009. Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology* 36: 235–247.
- Montero, R.; Autino, A. G. 2009. Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina. 2da Edición. Tucumán, Argentina. 414 pp.
- Nowak, R. M. 1991. *Walker's Mammals of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, U.S.A. 1629 pp.
- Ortiz Jaureguizar, E. J. 1986. Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 1–218.
- Pascual, R. 1984. La sucesión de las edades-mamífero, de los climas y del diastrofismo sudamericano durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Buenos Aires*, Tomo 36.
- Pascual, R. 1996. Late Cretaceous-recent land-mammals, an approach to South American geobiotic evolution. *Mastozoología Neotropical* 3 (2): 133–152.
- Pascual, R.; Carlini, A.; Bond, M.; Goin, F. 2002. Mamíferos Cenozoicos. En: Haller, M. J. (Ed.). *Geología y recursos naturales de Santa Cruz. Relatorio del XV Congreso Geológico Argentino II-11*: 533–544.

- Pascual, R.; Odreman Rivas, O. E. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. *Actas V Congreso Geológico Argentino III*: 295–338.
- Pascual, R.; Ortega Hinojosa, E. J.; Gondar, D.; Tonni, E. P. 1965. Las Edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas, La Plata, Buenos Aires* 6: 165–193.
- Pascual, R.; Ortega Hinojosa, E. J.; Gondar, D.; Tonni, E. P. 1966. II. Las Edades del Cenozoico mamalífero de la provincia de Buenos Aires. En: Borrello, A. B. (Ed.), R. Pascual (Director). *Paleontografía Bonaerense, Fasc. IV, Vertebrata*, pp. 3–27. Comisión de Investigaciones Científicas Provincia de Buenos Aires, La Plata.
- Pascual, R.; Ortiz Jaureguizar, E. J. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23–60.
- Pascual, R.; Ortíz Jaureguizar, E. J.; Prado, J. L. 1996. Land mammals: Paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. En: Arratia, G. (Ed.). *Contribution of Southern South America to Vertebrate Paleontology, München*. *Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30 (A): 265–319.
- Pascual, R.; Vucetich, M. G.; Scillato-Yané, G. J.; Bond, M. 1985. Main pathways of mammalian diversification in South America. En: Stehli, F.; Webb, S. D. (Eds.). *The Great American Biotic Interchange, Capítulo 8*, pp. 219–247. Volumen 4, *Topics in Geobiology*. Plenum Press, New York, U.S.A.
- Patterson, B.; Wood, A. E. 1982. Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia and the relationships of the Caviomorpha. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 149: 371–543.
- Pérez, M. E. 2010. A new rodent (Cavioidea, Hystriognathi) from the middle Miocene of Patagonia, mandibular homologies, and the origin of the crown group Cavioidea *sensu stricto*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1848–1859.
- Poux, C.; Chevret, P.; Huchon, D.; de Jong, W.; Douzery, E. J. P. 2006. Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America. *Systematic Biology* 55 (2): 228–224.
- Ré, G. H.; Bellosi, E. S.; Heizler, M.; Vilas, J. F.; Madden, R. H.; Carlini, A. A.; Kay, R. F.; Vucetich, M. G. 2010. A geochronology for the Sarmiento Formation at Gran Barranca. En: Madden, R. H.; Carlini, A. A.; Vucetich, M. G.; Kay, R. F. (Eds.). *The Paleontology of Gran Barranca Evolution and Environmental Change through the*

- Middle Cenozoic of Patagonia, pp. 46–58. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Reguero, M. A.; Escribano, V. 1996. *Trachytherus spegazzinianus* Ameghino, 1889 (Notoungulata: Mesotheriidae) de la edad Deseadense (Oligoceno superior–Mioceno inferior) de Argentina y Bolivia. *Naturalia Patagónica* (Revista de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco) 4: 43–71.
- Reguero, M. A.; Dozo, M. T.; Cerdeño, E. 2007. A poorly known rodentlike mammal (Pachyrhinae, Hegetotheriidae, Notoungulata) from the Deseadan (late Oligocene) of Argentina. Paleogeography, biogeography, and radiation of the rodentlike ungulates in South America. *Journal of Paleontology* 81 (6): 1301–1307.
- Reig, O. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. 162 pp.
- Rinderknecht A.; Blanco, E. 2008. The largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 275 (1637): 923–928.
- Rohlf, F. J. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification* 16: 197–223.
- Rohlf, F. J. 2010a. TpsDig, Ver. 2.16. Dept. of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Rohlf, F. J. 2010b. TpsRelw, Ver. 1.49. Dept. of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Rohlf, F. J. 2012. TpsUtil, Ver. 1.49 Dept. of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Sallam, H. M.; Seiffert, E. R.; Steiper, M. E.; Simonse, E. L. 2009. Fossil and molecular evidence constrain scenarios for the early evolutionary and biogeographic history of hystricognathous rodents. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 16722–16727.
- Sallam, H. M.; Seiffert, E. R.; Simonse, E. L. 2011. Craniodental morphology and systematics of a new family of hystricognathous rodents (Gaudeamuridae) from the Late Eocene and Early Oligocene of Egypt. *PLoS One* 6 (2): 1–29.
- Samuels J. X. 2009. Cranial morphology and dietary habits of rodents. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 864–888.

- Shockey, B. J.; Gismondi, R. S.; Gans, P.; Jeong, A.; Flynn, J. J. 2009. Paleontology and geochronology of the Deseadan (late Oligocene) of Moquegua, Perú. *American Museum Novitatis* 3668: 1–24.
- Simpson, G. G. 1941. The Eocene of Patagonia. *American Museum Novitatis* 1120: 1–15.
- Simpson, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1–350.
- Slice, D. E. 2007. Geometric morphometrics. *Annual Review of Anthropology* 36: 261–281.
- Smith, J. B.; Dodson, P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (1): 1–12.
- Sokal, R. R.; Rohlf, F. J. 2009. *Introduction to biostatistics*. Dover Publications Inc., New York, U.S.A. 363 pp.
- Spalletti, L. A.; Mazzoni, M. M. 1977. Sedimentología del Grupo Sarmiento en el perfil ubicado al Sudeste del lago Colhué Huapi, provincia de Chubut. *Obra del Centenario del Museo de La Plata Tomo IV*: 261–283.
- Spalletti, L. A.; Mazzoni, M. M. 1979. Estratigrafía de la Formación Sarmiento en la Barranca Sur del Lago Colhué-Huapi, Provincia del Chubut. *Revista Asociación Geológica Argentina* 34: 271–281.
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), Versión 8.0. www.statsoft.com.
- Taraborelli, P.; Sassi, P.; Giannoni, S. M. 2007. Registro morfo-ecológico de *Microcavia australis* (Caviidae, Rodentia) en la puna de la provincia de San Juan, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 14 (1): 107–112.
- Tournoüer, A. 1903. Note sur la géologie et la paléontologie de la Patagonie. *Bulletin de la Société Géologique de France* 4 (3): 463–473.
- Tullberg, T. 1899. Ueber das system der Nagetiere: Eine phylogenetische studie. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis*, 3 (18): 1–514.
- Ubilla, M.; Perea, D.; Bond, M. 1994. The Deseadan Land mammal Age in Uruguay and the report of *Scarrittia robusta* nov. sp. (Leontiniidae, Notoungulata) in the Fray Bentos Formation (Oligocene-?Lower Miocene). *Geobios* 27: 95–102.

- Ungar, P. S. 2010. Mammal teeth: Origin, evolution, and diversity. Johns Hopkins University Press, Baltimore, U.S.A. 320 pp.
- Verzi, D. H.; Montalvo, C. I. 2008. The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 267: 284–291.
- Vucetich, M. G. 1985. *Cephalomyopsis hipselodontus* gen. et sp. nov. (Rodentia, Caviomorpha, Cephalomyidae) de la Edad Colhuehuapense (Oligoceno tardío) de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 22: 243–245.
- Vucetich, M. G. 1986. Historia de los roedores y primates en la Argentina: su aporte al conocimiento de los cambios ambientales durante el Cenozoico. *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2: 157–165.
- Vucetich, M. G.; Kramarz, A. G. 2003. New Miocene rodents of Patagonia (Argentina) and their bearing in the early radiation of the octodontiform octodontoids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 435–444.
- Vucetich, M. G.; Kramarz, A. G.; Candela, A. M. 2010a. Colhuehuapian rodents from Gran Barranca and other Patagonian localities: the state of the art. En: Madden, R. H.; Carlini, A. A.; Vucetich, M. G.; Kay, R. F. (Eds). *The Paleontology of Gran Barranca Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, pp. 206–219. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Vucetich, M. G.; Ribeiro, A. M. 2003. A new and primitive rodent from the Tremembé formation (late Oligocene) of Brazil, with comments on the morphology of the lower premolars of caviomorph rodents. *Revista Brasileira de Paleontología* 5: 73–82.
- Vucetich, M. G.; Vieytes, E. C.; Pérez, M. E.; Carlini, A. A. 2010b. The rodents from La Cantera and the early evolution of caviomorphs in South America. En: Madden, R. H.; Carlini, A. A.; Vucetich, M. G.; Kay, R. F. (Eds). *The Paleontology of Gran Barranca Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, pp. 193–205. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Windhausen, A. 1931. *Geología Argentina. II parte*. Editorial Peuser, Buenos Aires, Argentina. 645 pp.
- Wood, A. E. 1968. The African Oligocene Rodentia. Part II of: Early Cenozoic Mammalian Faunas, Fayum Province, Egypt. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 28: 23–105.

- Wood, A. E. 1985. Northern waif primates and rodents. En: Stehli, F. G.; Webb, S. D. (Eds). *The Great American Biotic Interchange*, pp. 267–282. Springer, New York, U.S.A.
- Wood, A. E.; Patterson, B. 1959. The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of the South American rodent radiation. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 120: 282–428.
- Woods, C. A.; Kilpatrick, C. W. 2005. Infraorder Hystricognathi Brandt, 1855. En: Wilson, D. E.; Reeder, D. M. (Eds) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, pp. 1538–1600. 3ra Edición, Johns Hopkins University Press, Baltimore, U.S.A.
- Wyss, A. R.; Flynn, J. J.; Norell, M. A.; Swisher III, C. C.; Charrier, R.; Novacek, M. J.; McKenna, M. C. 1993. South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature* 365: 434–437.
- Zelditch, M. L.; Swiderski, D. L.; Sheets, H. D.; Fink, W. L. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: A primer*. Elsevier Academic Press, London, UK. 416 pp.

ANEXO

Abreviaturas institucionales: MACN A, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, colección Ameghino, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. Se aclara numeración nueva y vieja respectivamente, ya que los trabajos de referencia están con la numeración anterior. MPEF-PV, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Paleontología de Vertebrados, Trelew, provincia de Chubut, Argentina.

Tabla 1: Materiales de *Cephalomys sp.*

Número	Taxón	Descripción	Localidad	Edad	Número para análisis
MPEF-PV 10610	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	1
MPEF-PV 10611	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m1 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	2
MPEF-PV 10612	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m1 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	3
MPEF-PV 10613	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m2-m3 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	4
MPEF-PV 10614	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	5

MPEF-PV 10615	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m1-m2 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	6
MPEF-PV 10616	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m1-m3 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	7
MPEF-PV 10617	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m1-m2 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	8
MPEF-PV 10618	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m2-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	9
MPEF-PV 10619	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m1 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	10
MPEF-PV 10620	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m2-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	11
MPEF-PV 10621	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m1 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	12
MPEF-PV 10622	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m2-m3 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	13
MPEF-PV 10623	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m1-m2 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	14

MPEF-PV 10624	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m3? derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	15
MPEF-PV 10625	<i>Cephalomys sp.</i>	P4 derecho-M indet derecho.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	16
MPEF-PV 10626	<i>Cephalomys sp.</i>	p4 izquierdo.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	17
MPEF-PV 10627	<i>Cephalomys sp.</i>	m3 izquierdo.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	18
MPEF-PV 10628	<i>Cephalomys sp.</i>	p4 izquierdo/M indet derecho.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	19
MPEF-PV 10629	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m1-m3 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	20
MPEF-PV 10630	<i>Cephalomys sp.</i>	P4 derecho con fragmento de cráneo.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	21
MPEF-PV 10631	<i>Cephalomys sp.</i>	p4 izquierdo.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	22
MPEF-PV 10632	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento de cráneo y paladar c/P4- M3 derecho P4-M1 izquierdo.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	23
MPEF-PV 10633	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m2-m3 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	24

MPEF-PV 10634	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m3 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	25
MPEF-PV 10635	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m1-m2 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	26
MPEF-PV 10636	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/P4- M2 derecho.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	27
MPEF-PV 10637	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/P4- M1 derecho.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	28
MPEF-PV 10638	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/M1- M2 derecho (juvenil).	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	29
MPEF-PV 10639	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m2-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	30
MPEF-PV 10640	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	31
MPEF-PV 10641	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m2 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	32
MPEF-PV 10642	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	33

MPEF-PV 10643	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m1-m3 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	34
MPEF-PV 10644	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m2-m3 e incisivo derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	35
MPEF-PV 10645	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/P4- M1 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	36
MPEF-PV 10646	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/dp4-m1 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	37
MPEF-PV 10647	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/P4- M3 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	38
MPEF-PV 10648	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	39
MPEF-PV 10649	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/P4 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	40
MPEF-PV 10650	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m1-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	41
MPEF-PV 10651	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m2-m3 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	42
MPEF-PV 10652	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/P4- M2 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	43

MPEF-PV 10653	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m2-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	44
MPEF-PV 10654	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/M1- M2 izquierda juvenil.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	45
MPEF-PV 10655	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/M1- M3 izquierda juvenil.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	46
MPEF-PV 10656	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m3 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	47
MPEF-PV 10657	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/M1- M2 izquierdo.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	48
MPEF-PV 10658	<i>Cephalomys sp.</i>	Mandíbula c/m1-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	49
MPEF-PV 10659	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	50
MPEF-PV 10660	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/P4- M2 izquierdo.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	51
MPEF-PV 10661	<i>Cephalomys sp.</i>	P4 derecho.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	52
MPEF-PV 10662	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m1-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	53

MPEF-PV 10663	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	54
MPEF-PV 10664	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/M1 izquierdo.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	55
MPEF-PV 10665	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/M1- M3 izquierdo.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	56
MPEF-PV 10666	<i>Cephalomys sp.</i>	dp4 izquierdo.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	57
MPEF-PV 10667	<i>Cephalomys sp.</i>	M3 derecho (juvenil).	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	58
MPEF-PV 10668	<i>Cephalomys sp.</i>	Lote p4 (con desgaste).	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	59
MPEF-PV 10669	<i>Cephalomys sp.</i>	p4 derecho (juvenil).	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	60
MPEF-PV 10670	<i>Cephalomys sp.</i>	P4 derecho.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	61
MPEF-PV 10671	<i>Cephalomys sp.</i>	P4 derecho.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	62
MPEF-PV 10672	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento paladar c/P4 derecho (juvenil).	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	63
MPEF-PV 10673	<i>Cephalomys sp.</i>	Lote p4 (2).	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	64

MPEF-PV 10674	<i>Cephalomys sp.</i>	Lote p4 (juveniles, 3).	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	65
MPEF-PV 10675	<i>Cephalomys sp.</i>	Fragmento mandíbula c/m2-m3 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	66

Tabla 2: Materiales de *Cephalomys arcidens*.

Número	Taxón	Descripción	Localidad	Edad	Número para análisis
MACN A 12112/52 - 88 (lectotipo)	<i>Cephalomys arcidens</i>	Fragmento paladar c/P4- M3 de ambos lados, fragmento mandíbula c/p4-m3 izquierda.	Fm. Sarmiento.	Deseadense	67
MACN A 12113/52 - 89	<i>Cephalomys arcidens</i>	Porción anterior del cráneo c/M1- M2 izquierdo.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	68
MACN A 12114/52 - 90	<i>Cephalomys arcidens</i>	Fragmento mandíbula c/m1-m2 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	69
MACN A 12115/52 - 91	<i>Cephalomys arcidens</i>	Fragmento mandíbula c/m1-m3 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	70
MACN A 12116/52 - 92	<i>Cephalomys arcidens</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m2 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	71

MACN A 12117/52 - 93	<i>Cephalomys arcidens</i>	M1-M2 der con duda el número de molar.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	72
MACN A 12118/52 - 94	<i>Cephalomys arcidens</i>	Fragmento mandíbula c/dp4-m3 izquierda.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	73
MACN A 12119/52 - 95	<i>Cephalomys arcidens</i>	Lote dientes aislados superiores e inferiores, incluye dp4.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	74
MACN A 12121/52 - 97	<i>Cephalomys arcidens</i>	Lote dientes aislados.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	75
MACN A 12122/52 - 98	<i>Cephalomys arcidens</i>	Lote dientes aislados.	Cabeza Blanca?, Fm. Sarmiento.	Deseadense	76

Tabla 3: Materiales de *Cephalomys plexus*.

Número	Taxón	Descripción	Localidad	Edad	Número para análisis
MACN A 12123/52 - 99 (lectotipo)	<i>Cephalomys plexus</i>	Fragmento paladar c/P4- M3 derecho.	Cabeza Blanca?, Fm. Sarmiento.	Deseadense	77
MACN A 12124/52 - 100	<i>Cephalomys plexus</i>	Fragmento paladar c/P4- M3 derecho.	Cabeza Blanca?, Fm. Sarmiento.	Deseadense	78
MACN A 12125/52 - 101	<i>Cephalomys plexus</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m2 derecha.	Cabeza Blanca?, Fm. Sarmiento.	Deseadense	79

MACN A 12126/52 - 102	<i>Cephalomys plexus</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m2 derecha.	Cabeza Blanca?, Fm. Sarmiento.	Deseadense	80
MACN A 12127/52 - 103	<i>Cephalomys plexus</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m3 derecha.	Fm. Sarmiento.	Deseadense	81
MACN A 12128/52 - 104	<i>Cephalomys plexus</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m3 derecha.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	82
MACN A 12129/52 - 105	<i>Cephalomys plexus</i>	Fragmento paladar c/P4 derecho P4-M1 izquierdo.	Fm. Sarmiento.	Deseadense	83
MACN A 12130/52 - 106	<i>Cephalomys plexus</i>	p4 derecho.	Cabeza Blanca, Fm. Sarmiento.	Deseadense	84
MACN A 12131/52 - 107	<i>Cephalomys plexus</i>	Lote dientes aislados superiores.	Cabeza Blanca?, Fm. Sarmiento.	Deseadense	85
MACN A 12132/52 - 108	<i>Cephalomys plexus</i>	Fragmento mandíbula c/p4-m3 izquierda.	Fm. Sarmiento.	Deseadense	86
MACN A 12133/52 - 109	<i>Cephalomys plexus</i>	Paladar c/P4- M3 derechos e izquierdos.	Fm. Sarmiento.	Deseadense	87
MACN A 12136/52 - 112	<i>Cephalomys plexus</i>	Fragmento de mandíbula con molares.	Colhue Huapí?	Deseadense	88

Tabla 4: Medidas lineales de los molares y series dentarias superiores. Todas las medidas están en mm. Ver abreviaturas en Métodos.

Número	P4		M1			M2			M3			Serie completa
	MD	LL	MD	LLA	LLP	MD	LLA	LLP	MD	LLA	LLP	SD
MPEF-PV 10625	3,11	3,29	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10630	3,03	2,89	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10672	2,11	1,96	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10632	4,15	4,12	2,78	3,38	3,33	3,18	3,07	2,64	3,03	2,72	2,36	13,23
MPEF-PV 10636	2,97	3,49	2,8	2,65	2,51	3,12	3,17	3	/	/	/	/
MPEF-PV 10637	3,32	3,34	3,1	3,68	3,21	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10638	/	/	2,96	2,46	2,64	2,89	2,49	2,66	/	/	/	/
MPEF-PV 10645	4,01	3,85	3,05	3,23	2,77	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10647	2,16	2,24	1,97	1,92	1,87	1,7	1,8	1,89	1,6	1,78	1,53	7,69
MPEF-PV 10665	/	/	2,55	2,9	2,46	2,52	2,83	2,53	2,59	2,65	2,18	/
MPEF-PV 10667	/	/	/	/	/	/	/	/	3,48	2,58	2,28	/
MPEF-PV 10670	3,46	3,58	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10671	2,89	3,37	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10654	/	/	2,47	2,06	2,13	2,34	2,04	2,04	/	/	/	/

MPEF-PV 10655	/	/	3,45	3,32	2,99	3,55	3,44	3,4	3,12	2,98	2,38	/
MPEF-PV 10657	/	/	3,54	4,03	3,39	3,53	4,3	3,88	/	/	/	/
MPEF-PV 10660	3,53	3,58	3,34	3,27	3,01	3,39	3,34	3,37	/	/	/	/
MPEF-PV 10661	4,37	4,22	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10664	/	/	3,31	2,71	2,49	/	/	/	/	/	/	/
MACN A 12112/52- 88 (lectotipo)	3,93	3,9	3,42	3,36	3,28	3,36	3,51	3,15	3,4	3,45	2,55	14,34
MACN A 12113/52- 89	/	/	3,21	3,9	/	3,34	4,12	3,95	/	/	/	/
MACN A 12124/52 - 100	2,63	2,61	2,35	2,5	2,06	2,12	2,29	2,16	2,01	2,21	1,62	9,87
MACN A 12123/52 - 99 (lectotipo)	2,77	2,91	2,33	2,53	2,23	2,2	2,79	2,39	2,17	2,33	2,2	9,88
MACN A 12129/52 - 105	2,16	2,16	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MACN A 12133/52 - 109	2,71	2,62	2,54	2,52	2,27	2,5	2,42	2,46	2,25	2,21	1,77	10,45
MACN A 12119/52 - 95	3,96	4,19	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/

Tabla 5: Medidas lineales de los molares y series dentarias inferiores. Todas las medidas están en mm. Ver abreviaturas en Métodos.

Número	p4			m1			m2			m3			Serie completa
	MD	LLA	LLP	MD	LLA	LLP	MD	LLA	LLP	MD	LLA	LLP	SD
MPEF-PV 10610	4,13	2,86	3,27	3,02	2,62	2,61	3,04	3,14	3,09	2,84	2,76	2,33	13,33
MPEF-PV 10611	3,5	2,68	2,91	3,04	2,72	2,63	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10612	3,85	2,63	3,14	3	2,75	2,85	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10613	/	/	/	/	/	/	3,18	3,39	3,43	2,95	3,3	2,72	/
MPEF-PV 10614	2,89	2,53	2,54	3,16	2,74	2,96	2,97	2,76	3	2,71	2,08	2,71	13,04
MPEF-PV 10615	/	/	/	3,19	2,86	3,14	3,22	3,17	3,23	/	/	/	/
MPEF-PV 10616	/	/	/	/	/	/	3,09	3,25	3,1	2,58	3,02	2,17	/
MPEF-PV 10617	/	/	/	3,81	3,33	3,11	3,31	3,55	3,05	/	/	/	/
MPEF-PV 10618	/	/	/	/	/	/	/	/	/	2,86	2,82	2,46	/
MPEF-PV 10619	3,7	3,03	3,06	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10620	/	/	/	/	/	/	2,8	2,93	2,97	2,74	2,64	2,01	/
MPEF-PV 10621	2,65	2,02	2,35	2,26	2,01	2	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10623	/	/	/	2,97	2,66	2,72	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10626	2,4	1,82	1,83	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/

MPEF-PV 10628	4,2	2,82	3,02	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10631	2,89	2,53	2,54	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10633	/	/	/	/	/	/	2,82	3,09	2,92	/	/	/	/
MPEF-PV 10634	4,17	2,96	3,42	3,16	3,01	3,28	3,22	3,46	3,4	2,94	2,99	2,5	14,48
MPEF-PV 10635	/	/	/	/	/	/	/	/	/	3,36	3,51	3,65	/
MPEF-PV 10639	/	/	/	/	/	/	3,02	2,95	2,99	2,92	2,79	2,5	/
MPEF-PV 10640	/	/	/	/	/	/	/	/	/	2,77	2,88	2,99	/
MPEF-PV 10641	4,14	3,07	3,33	2,91	2,58	2,52	2,85	3	3,03	/	/	/	/
MPEF-PV 10642	4,41	2,49	2,97	3,32	2,99	3,12	3,37	3,43	3,38	3,18	3,22	2,54	14,5
MPEF-PV 10643	/	/	/	/	/	/	2,26	2	2,12	/	/	/	/
MPEF-PV 10644	/	/	/	/	/	/	3,44	3,38	3,57	3,05	2,78	2,7	/
MPEF-PV 10646	Dp4 en tabla correspondiente			3,28	2,52	2,50	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10653	/	/	/	/	/	/	/	/	/	3,12	2,83	2,93	/
MPEF-PV 10656	3,44	2,33	2,9	2,44	2,02	2,3	2,52	2,46	2,41	2,02	2,31	1,84	10,88
MPEF-PV 10658	/	/	/	/	/	/	4,02	4,21	3,98	/	/	/	/
MPEF-PV 10659	4,95	3,17	3,61	3,22	3,04	3,09	3,32	3,32	3,03	3,09	2,86	2,81	15,02
MPEF-PV 10662	/	/	/	/	/	/	3,67	3,32	3,56	/	/	/	/

MPEF-PV 10663	/	/	/	3,96	3,88	3,83	4,13	4,29	3,85	/	/	/	/
MPEF-PV 10668	3,4	2,68	2,86	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10668	4,27	3,03	3,35	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10668	3,59	2,81	3,08	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10668	4,35	2,98	3,3	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10668	3,54	2,86	3,29	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10668	3,74	2,49	2,96	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10669	3,4	2,68	2,86	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10673	4,24	3,1	3,41	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10673	3,91	2,6	3,21	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10674	3,58	2,92	2,91	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10674	3,27	2,67	2,89	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10674	3,91	2,6	3,21	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MPEF-PV 10675	/	/	/	/	/	/	3,27	2,93	3,23	/	/	/	/
MACN A 12112/52- 88 (lectotipo)	5,13	3,45	3,57	3,5	3,19	3,37	3,41	3,88	3,42	3,09	3,37	2,56	15,92
MACN A 12114/52 - 90	/	/	/	3,83	3,23	3,18	4,04	3,65	3,42	/	/	/	/

MACN A 12115/52 - 91	/	/	/	3,57	3,07	3,22	3,3	3,36	3,4	3,24	3,34	2,62	
MACN A 12116/52 - 92	4,4	3,32	3,37	3,71	3,26	3,33	3,77	3,52	3,44	/	/	/	/
MACN A 12118/52 - 94	Dp4 en tabla correspondiente			3,58	3,12	3,22	3,47	3,17	3,12	/	/	/	/
MACN A 12119/52 - 95	4,7	3,05	3,89	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MACN A 12119/52 - 95	3,78	2,93	3,12	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MACN A 12122/52 - 98	4,83	3,38	3,78	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MACN A 12122/52 - 98	4,53	3,54	3,7	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MACN A 12122/52 - 98	4,16	2,86	3,53	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MACN A 12122/52 - 98	4,78	3,28	3,44	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MACN A 12122/52 - 98	4,63	3,33	3,63	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MACN A 12122/52 - 98	4,72	3,36	3,81	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/
MACN A 12122/52 - 98	4,28	3,37	3,65	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/


MACN A 12125/52 - 101	3,17	2,38	2,28	2,9	2,51	2,21	2,58	2,24	2,11	/	/	/	/
MACN A 12126/52 - 102	2,51	1,92	2,2	2,6	2,52	2,42	2,56	2,71	2,41	/	/	/	/
MACN A 12127/52 - 103	/	/	/	2,41	2,33	2,23	2,6	2,41	2,42	2,2	1,78	1,57	10,97
MACN A 12128/52 - 104	2,92	2,11	2,34	2,25	2,01	2,17	2,15	2,29	2,23	1,95	1,99	1,56	9,55
MACN A 12132/52 - 108	3,08	2,29	2,46	3,07	2,75	2,66	2,72	2,51	2,4	2,28	2,17	1,77	11,74

Tabla 6: Medidas lineales de los dp4. Todas las medidas están en mm. Ver abreviaturas en Métodos.

Número	dp4		
	MD	LLA	LLP
MACN A 12119 / 52 - 95	4,80	/	2,18
MACN A 12118 / 52 - 94	5,37	2,15	2,61
MPEF-PV 10666 (ejemplar roto)	5,21	/	3,55
MPEF-PV 10646	4,93	/	2,59



Dra. María Teresa Dozo
(Directora)



Dr. Roberto Scasso
(Director)



Felipe Busker

AGRADECIMIENTOS

A mis directores por darme la posibilidad de trabajar con estos materiales, guiarme y ayudarme en la realización de esta tesis.

A los jurados por aceptar corregir esta tesis.

A Guiomar Vucetich, Stella Maris Álvarez y Alejandro Kramarz por permitirme el acceso a los materiales depositados en el Museo de La Plata y en el MACN.

Al CENPAT, por brindarme acceso a los nuevos materiales analizados en esta tesina, y brindarme un lugar de trabajo durante varias semanas.

A la FCEN, muy lindo lugar para cursar tantos años, donde pase tantos lindos momentos, con profes, jtps y ayudantes muy copados.

A mis amigos Ignacio Soto, Marcos Ercoli, Alicia Álvarez y Raúl Gómez por la enorme ayuda que me brindaron para la realización de esta tesis, gracias por las horas puestas en ayudarme!

A mis papas, mi hermana y mi cuñado, que siempre me apoyaron durante toda la carrera, los quiero mucho y muchísimas gracias por toda la ayuda y el apoyo a lo largo de todos estos años.

A mi novia, una de las más lindas sorpresas que me dio la carrera, te amo mucho mucho!!!!

A los amigos de la vida, Kobal, Fer, Julián y Difo.

A los muchachos del taller, con quienes di los primeros pasos en la paleo, y la gente de Mastozoología del MACN.

A la gente de Madryn, mucha buena onda el tiempo que estuve allá, gracias Lucas, Gastón, Mónica, Agus, y más gente del Cenpat, y a Andrea, Gladys y familia del hostel El Retorno.

A los biólogos amigos que encontré en la carrera, Agus, Agus, el gran Momo y Tincho Ezcurra (de bastante antes de la carrera!!), Vir, Marina, Nico Mongiar, Barbi, Cami, Ani, Nati, Nahue y otros con los que pase buenos momentos en las cursadas.

A mi tutora, Laura López, por toda su ayuda y buena onda!

A los geólogos, Dibilio y Pablito, organizador oficial de los desafíos paleo vs geo!

Al barcito/punta/deportes por las largas horas de diversión que nos dio!!!!

Al Paleoequipo.

A todos los paleoamigos de la carrera, la verdad que fue una muy grata sorpresa encontrar tanta gente tan copada y buenísima en esta carrera, donde tuve la suerte de compartir no con compañeros, sino con amigos, y no solo la cursada, sino viajes, fiestas, salidas, horas largas de barcito/deportes/punta y más! Gracias, Pablo (chileno), Martin, Lu, Caro, Frank, Lucas, Martin Hoqui, Maru Andrada, Maru Raffi, Eli, Churro, Nico Alemany, Nico Caviglia in concert, Diana, Sofi, Nacho Steffa, Arthur, Rama, Facu, Celes, el Negro, Damián, Marian, Belén Santelli, Belén von Baczko, Jere, Echarri, Cosme, Max, Maxi, Willy, Claudio, Cristian, Mati, Carlos, Fer, Romi, Mateo, Andrés, Ailin, Lore, Rodrigo, Ariel, Dennis, Javi, Satán, Dani, Germán, Amadeo, Fede, Ezequiel (ayudante más que copado), Nacho Maniel y la Peque. Muchas gracias a todos por hacer de todos estos años de cursada tan lindos años y con tantos recuerdos!

GRACIAS!!