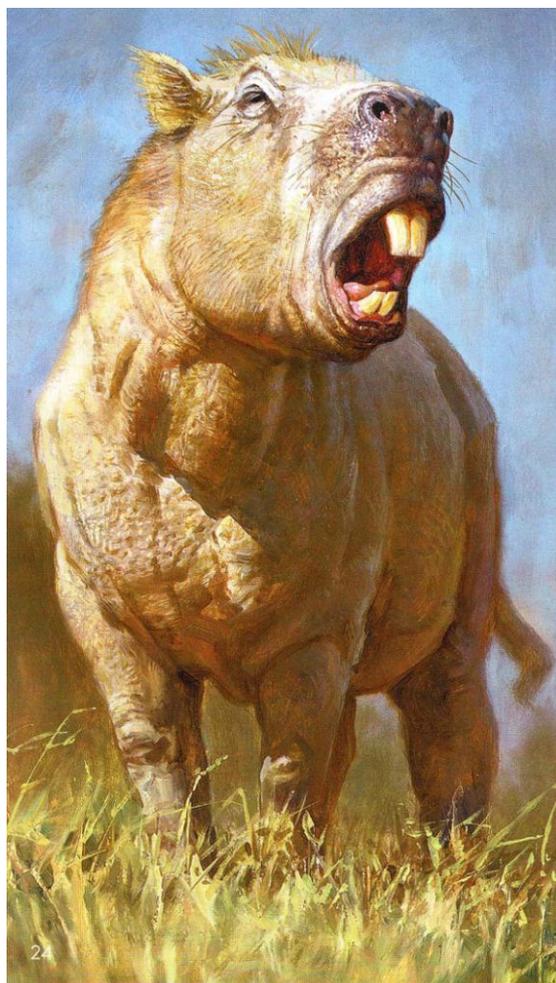


**“ESTUDIOS SOBRE LOS ROEDORES GIGANTES DEL URUGUAY,  
DEPARTAMENTO DE SAN JOSÉ (MIOCENO TARDÍO-PLIOCENO) Y  
SUS IMPLICANCIAS PARA LA SISTEMÁTICA Y TAXONOMÍA DE LA  
FAMILIA DINOMYIDAE (MAMMALIA, RODENTIA)”**



**TESIS DE MAESTRÍA  
ANDRÉS RINDERKNECHT**

**Orientador: Martín Ubilla  
Co-orientador: R. Ernesto Blanco  
Tribunal: Daniel Perea, Enrique Lessa y Peter Sprechmann**

**PEDECIBA-Universidad de la República  
2011**

## RESUMEN

La presente tesis trata sobre el estudio de restos fósiles de roedores caviomorfos pertenecientes a la familia Dinomyidae (subfamilia Eumegamyinae). Todos los materiales aquí descritos provienen de la costa del Departamento de San José (Uruguay) y abarcan un lapso temporal que va desde el Mioceno tardío al Pleistoceno medio. Si bien los primeros fósiles conocidos para la mencionada familia datan de finales del siglo XIX, hace más de 60 años que no se realizan trabajos pormenorizados sobre este grupo de roedores ampliamente distribuidos en Sudamérica por lo que esta tesis también pretende ser una “puesta a punto” sobre el estado actual del conocimiento del grupo. Gran parte de los análisis y resultados de nuestro trabajo se presentan como tres artículos (dos de ellos ya publicados y un tercero inédito). Algunos de los principales resultados de estos tres trabajos se encuentran relacionados con el estudio de la región auditiva en Eumegamyinae y su potencial utilidad taxonómica y sistemática, así como también el análisis de las variaciones ontogenéticas ocurridas en la especie *Isostylomys laurillardi*. Por otra parte, se realiza una reconstrucción muscular de *Josephoartigasia monesi* y se calcula la fuerza de mordida que habría tenido este taxón discutiéndose las implicancias paleobiológicas obtenidas.

## ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	4
OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	9
ANTECEDENTES.....	11
Los primeros hallazgos.....	11
Sistemática de la familia Dinomyidae.....	17
Caracterizaciones osteológicas de Dinomyidae.....	21
Diagnosis de la subfamilia Eumegamyinae.....	23
BIBLIOGRAFÍA FUNDAMENTAL COMENTADA.....	32
BIBLIOGRAFÍA.....	40
PRIMER ARTÍCULO.....	46
SEGUNDO ARTÍCULO.....	57
TERCER ARTÍCULO.....	65
CONCLUSIONES FINALES Y PERSPECTIVAS.....	96
AGRADECIMIENTOS.....	99

*-Las calaveras y los huesos no me impresionan –dijo Marie-. No tienen nada de humano. No me asustan. Son como cosas de insectos. Si un niño creciera sin saber que tiene un esqueleto, los huesos no significarían nada para él, ¿no es así?*

Ray Bradbury

*La vida es el arte de sacar conclusiones suficientes a partir de datos insuficientes.*

Samuel Butler

*...y se deslumbraron mis ruinas.*

Juan Ramón Jiménez

# Introducción

---

Los roedores constituyen uno de los grupos de mamíferos actuales más exitosos, tanto en lo que se refiere a su distribución como a su diversidad taxonómica. Presentes en todos los continentes con excepción de la Antártida y con unas 2300 especies descritas son quizás los animales no domesticados que más han influido en la historia del hombre; a manera de ejemplo, en la Edad Media los roedores causaron indirectamente la desaparición de casi la mitad de la población europea durante la peste bubónica. Dentro de la gran diversidad del orden Rodentia se encuentran los denominados “Hystricognathi del Nuevo Mundo”, un grupo muy característico de la Región Neotropical incluidos en el suborden Caviomorpha (Huchon & Douzery, 2001). Hasta el momento el grupo incluye, en esta región, más de 170 géneros agrupados en unas 17 familias y se registra a partir del Eoceno-Oligoceno (Mones, 1986; Antoine *et al.*, 2011). Una de las peculiaridades de las distintas especies vivientes incluidas en el suborden Caviomorpha (y en todo el orden Rodentia) es el reducido tamaño, ya que en la actualidad la masa corporal máxima alcanzada por un roedor es de aproximadamente 60 kg (Mones & Ojasti, 1986). El animal que alcanza este tamaño, se conoce con el nombre de “carpincho” o “capibara” (*Hydrochoerus hydrochaeris*), y es considerado como el gigante del grupo ya que la gran mayoría de los roedores vivientes no alcanzan el kilogramo de masa corporal.

Es también en Sudamérica donde se encuentra la “pacarana” (*Dinomys branickii*) (Fig1.), un enigmático roedor caviomorfo que habita zonas selváticas de Brasil, Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú (Fig. 2). Se trata del único representante viviente de una

familia (Dinomyidae) que en el pasado geológico tuvo una notable diversidad (Frailey, 1986; Mones, 1986).

Si bien la pacarana es uno de los roedores vivientes de mayor tamaño con una masa corporal que varía entre los 10 y los 15 kg (White & Alberico, 1992), muchos taxones fósiles de la familia Dinomyidae alcanzaron tamaños corporales extraordinarios para un



**Figura 1:** *Dinomys branickii*



roedor, especialmente los pertenecientes a la extinguida subfamilia Eumegamyinae.

Registrados indudablemente a partir del Mioceno medio, la diversidad de los Dinomyidae ha sido ampliamente corroborada con una gran cantidad de hallazgos y hasta el momento se conocen aproximadamente 60 especies fósiles todas ellas distribuidas en Sudamérica (Mones, 1986; Krapovickas & Nasif, 2011) (Fig. 2).

A esta diversidad de roedores gigantes sudamericanos deben agregárseles unas 15

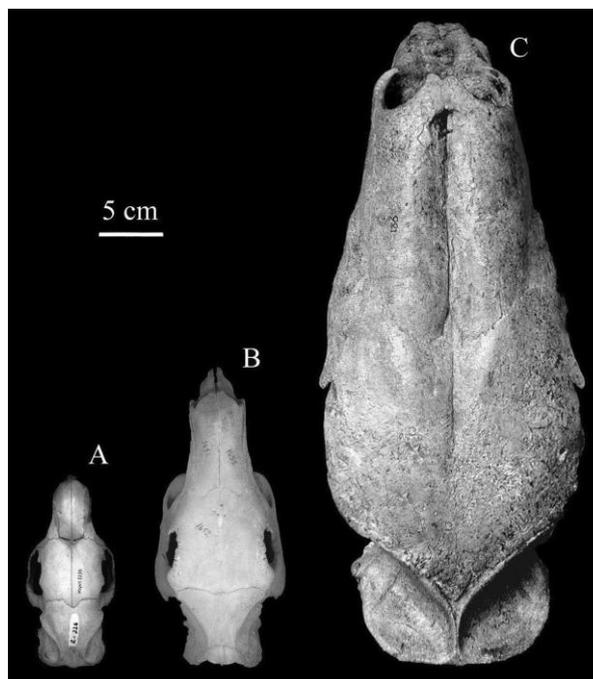
especies agrupadas en la familia Neoepiblemidae (Mones, 1986).

Si bien la gran mayoría de las especies de dinómidos descriptas provienen de Argentina (Ameghino, 1883b; Kraglievich, 1926), en el Uruguay se ha registrado una importante cantidad de taxones los cuales se agrupan en las subfamilias Potamarchinae,

Gyriabrinae y Eumegamyinae (Kraglievich, 1930; Perea *et al.*, 1989; Rinderknecht & Blanco, 2008; Rinderknecht, Bostelmann & Ubilla, 2010).

Lamentablemente, hasta el momento es muy poco lo que se conoce sobre la anatomía y paleobiología de estos animales ya que la gran mayoría de los fósiles recuperados son dientes aislados y fragmentos de maxilares.

En relación a esta problemática, Uruguay se encuentra en una posición privilegiada ya que en los últimos años se ha colectado una importante cantidad de materiales fósiles de Dinomyidae, algunos de los cuales constituyen los registros fósiles más completos y mejor preservados del grupo.



**Figura 3:** Cráneos en vista dorsal de: *Dinomys branickii* (A), *Hydrochoerus* (B) y *Josephoartigasia* (C)

A modo de ejemplo, la reciente publicación del cráneo más completo de un dinómido Eumegamyinae (Rinderknecht & Blanco, 2008), alcanzó difusión mundial, apareciendo en todos los medios de prensa importantes alrededor del mundo, entre los que se destacan: *CNN*, *BBC*, *The Times*, *National Geographic*; *Discovery*; *CBS*, Diarios *Clarín* y *La Nación*, *Nature*, *The New York Times*, *American Scientist*, etc.

Las dos localidades en donde se han colectado los fósiles que serán estudiados en esta tesis son las costas de los Balnearios Kiyú (34°44' S - 56°50' W) y Arazatí (34°31' S - 57°03' W). En ambas localidades afloran dos unidades litológicas de donde provienen los fósiles de Dinómidos aquí descritos: Formación Camacho y Fm. Raigón.

**Formación Camacho:** Definida por Goso y Bossi (1966), los sedimentos de esta unidad que afloran en la región relevada fueron originalmente denominados como Formación Kiyú por Francis y Mones (1965), pero actualmente se considera que constituyen una facies parálita de la Formación Camacho denominada Miembro San Pedro (*sensu* Perea & Martínez, 2004). Tanto en Kiyú como en Arazatí, la Formación Camacho se expresa mediante un conjunto de pelitas basales semiarenosas de coloración gris-verdosa. En lo que respecta a los vertebrados fósiles provenientes de estos sedimentos, puede decirse que la gran mayoría de los mismos son mamíferos continentales, aunque también se han podido colectar restos de peces, reptiles y aves (Rinderknecht *et al.*, 2010).

Desde el punto de vista paleoambiental, la ocurrencia de vertebrados continentales en asociación con teleósteos y peces cartilaginosos, así como la tafonomía y sedimentología presente en esta unidad, sugieren un paleoambiente depositacional estuarino o marino somero. Por otra parte, el hallazgo de una “liebre patagónica” (Rodentia: Caviidae: Dolichotiinae) sugeriría la presencia de ambientes terrestres abiertos y áridos o semiáridos (Ubilla & Rinderknecht, 2003). La edad de estos fósiles se remontaría al Mioceno tardío y su fauna tiene una clara afinidad con la Edad Mamífero Huayqueriense.

**Formación Raigón:** Inmediatamente por encima de los sedimentos de la Formación Camacho, en un límite que puede ser erosivo o transicional, se encuentra representada la Formación Raigón, definida por Goso y Bossi (1966) y también denominada Formación San José por Francis y Mones (1965). Estos últimos depósitos fueron recientemente asignados al miembro inferior de la Formación Raigón, denominado Miembro San José (Bossi *et al.*, 2009).

Se trata de sedimentos compuestos por areniscas de granulometría variable con intercalaciones arcillosas y conglomerados (Tófalo *et al.*, 2009). La presencia de roedores cardiaterinos y de un toxodóntido perteneciente al género *Trigodon* permitió confirmar la existencia de terrenos pliocénicos en la unidad tratada (Mones, 1967), aunque posteriores hallazgos de mamíferos también corroboran la existencia de terrenos pleistocénicos (McDonald & Perea, 2002).

## **O** bjetivos y estructura de la tesis

**Y**a se mencionó que pese a haber sido un grupo muy diverso y ampliamente distribuido por Sudamérica, los dinómidos fósiles son conocidos por restos muy fragmentarios. Por otra parte, hace más de medio siglo que no se realizan estudios pormenorizados sobre la familia. Esto último, sumado al hecho de que en el Uruguay recientemente se han colectado algunos de los restos más completos y mejor preservados de Eumegamyinae, nos coloca en una posición privilegiada para intentar profundizar en el conocimiento sobre esta subfamilia y sobre los dinómidos en general. Como principal objetivo de esta tesis entonces, se pretenden analizar los distintos materiales fósiles de la familia Dinomyidae pertenecientes a la subfamilia Eumegamyinae (la gran mayoría de ellos inéditos hasta el momento), registrados en el lapso Mioceno-?Pleistoceno medio de Uruguay, a fin de poder esclarecer las características anatómicas, paleobiológicas y sistemáticas de este grupo de roedores gigantes.

Esta tarea también contempla trabajos de morfología comparativa, biomecánica, sistemática y taxonomía de especies incluidas en las subfamilias Tetrastylinae y Gyriabrininae.

Todos los materiales inéditos de Eumegamyinae analizados en esta tesis se encuentran depositados en el Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo (MNHN). Para la realización de esta tarea fue fundamental contar con materiales comparativos de roedores actuales; especialmente del único representante moderno de la

familia Dinomyidae (*Dinomys branickii*) y del roedor viviente de mayor tamaño (*Hydrochoerus hydrochaeris*). En el tercer artículo de esta tesis se da un listado completo de estos materiales y de las instituciones en las que se encuentran depositados. Debido a lo complejo de la historia de la familia Dinomyidae, en el capítulo de antecedentes se resumirán los principales estudios realizados sobre la misma, así como también las diferentes propuestas de clasificaciones supragenéricas. Para ello se ha dividido al mencionado capítulo en 4 partes. En la primera parte (Los primeros hallazgos) se detalla el devenir histórico de los estudios sobre dinómidos fósiles; en la segunda parte (Sistemática de la familia Dinomyidae) se recuentan las diferentes propuestas de clasificación dentro de Dinomyidae para luego detallar en la tercera parte las diferentes diagnósis dadas para la familia (Caracterizaciones osteológicas de Dinomyidae). La cuarta parte de los antecedentes resume las caracterizaciones de la subfamilia Eumegamyinae (Diagnósis de la subfamilia Eumegamyinae). Terminado el capítulo de Antecedentes se da un listado bibliográfico de los principales trabajos paleontológicos publicados para la familia Dinomyidae. Este listado se organizó cronológicamente comentando (en negrita) cada uno de los trabajos. Algunos de los artículos referidos en este capítulo no están citados en el texto. Continuado con la tesis se incluye la bibliografía completa y se adjuntan tres artículos; dos de ellos recientemente publicados y un tercero que se encuentra en preparación.

Para concluir se incluyen los capítulos “Conclusiones finales y perspectivas” y “Agradecimientos”. Los acrónimos de los repositorios de los fósiles estudiados son los siguientes: BMNH, British Museum of Natural History, London, England; MNHN, Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay; MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; MACN, Colección de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MACN-A Colección de Paleontología Florentino Ameghino del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

# Antecedentes

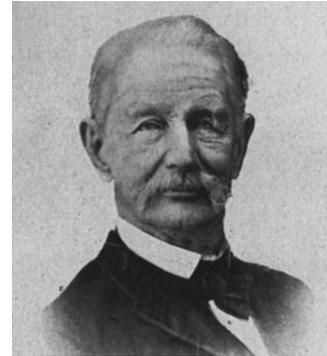
---

## Los primeros hallazgos

**E**l descubrimiento de los primeros fósiles de la familia Dinomyidae es sin duda uno de los eventos más peculiares en la historia de la paleontología sudamericana.

Entre los años 1827 y 1828 el naturalista francés Alcides D'Orbigny colectó en la “Ensenada de Ross” al sur de la Provincia de Río Negro (Argentina) una tibia y una rótula de un mamífero fósil cuyas dimensiones debieron ser comparables a las de un caballo. Estos materiales fueron posteriormente descritos por el paleontólogo francés Charles Léopold Laurillard en la obra de D'Orbigny sobre su viaje por Sudamérica (ver Laurillard, 1848) y, en base al parecido de dichos huesos con los que poseen las vizcachas, fueron identificados como pertenecientes a un gigantesco roedor. Es así como Laurillard crea el género *Megamys* (con la especie tipo *Megamys patagoniensis*) y enciende una controversia que duraría casi un siglo. Es que el gran tamaño de los materiales tipo del género *Megamys* sumado al hecho de que se conocieran únicamente dos huesos poscraneanos, hizo que algunos científicos de la época cuestionaran la asignación de estos fósiles como pertenecientes a un roedor. El principal investigador en tratar de refutar las conclusiones de Laurillard fue el paleontólogo y zoólogo alemán Germán Burmeister, quien afirmó que la tibia y rótula provenientes de la Ensenada de Ross debieron pertenecer realmente a un mamífero notoungulado del género *Nesodon* (Burmeister, 1879). Esta afirmación se sustentaba en que *Nesodon* es un taxón próximo al género *Tyotherium*, el cual presenta algunas similitudes morfológicas con los roedores. A este trabajo de Burmeister le seguirá la réplica de Henri Gervais y del

principal adversario científico del paleontólogo alemán: Florentino Ameghino (ver Gervais & Ameghino, 1880; Ameghino 1883a). Si bien Gervais y Ameghino no discuten las afirmaciones de Burmeister, sí consideran la asignación de Laurillard como correcta y se refieren al género *Megamys* como un gigantesco roedor perteneciente a la fauna extinguida de Argentina: “*Lo que hasta ahora se conocía de la fauna mamalógica de este horizonte (Piso Mesopotámico del Oligoceno inferior) se reduce a poca cosa: 2 mamíferos (...); un roedor gigantesco del Río Negro, poco menos enigmático, conocido con el nombre de Megamys (...)*” (Ameghino 1883a).



**Figura 4:** Germán Burmeister

La aparente resolución de este debate comenzaría unos años más tarde con algunos notables hallazgos provenientes de Paraná. En la segunda mitad del siglo XIX la región del Paraná sería objeto de un emprendimiento cultural del Gobierno de la Argentina, emprendimiento que tuvo como uno de sus principales logros la creación de la “Escuela Normal del Paraná” entre cuyos docentes se encontraba el profesor Pedro Scalabrini. Este investigador emprendería la tarea de coleccionar fósiles provenientes de las barrancas de la zona del Río Paraná y formaría una pequeña colección cuyas piezas más significativas serían enviadas a Buenos Aires para así poder ser estudiadas por Ameghino (ver Ameghino 1883a). Inmediatamente después de que Ameghino terminara sus estudios sobre los fósiles de dicha colección, Scalabrini le enviaría una segunda colección de fósiles, en la cual se encontraba el fragmento anterior de una rama mandibular derecha, la parte anterior de un incisivo inferior y dos molares aislados de un gigantesco roedor. Estos últimos fósiles serían asignados por Ameghino a la especie *Megamys patagoniensis* (Ameghino, 1883b) y se transformarían en una prueba

irrefutable de que en Argentina existieron roedores cuyos tamaños corporales sobrepasaron ampliamente los de cualquier otro roedor conocido hasta la fecha. Este trabajo (Ameghino, 1883b) aparentemente pondría fin a la controversia generada en torno a la tibia y rótula descritas por Laurillard, tal como sería expresado por el propio Ameghino: *“Unos cuantos golpes de pico dados en las barrancas del Paraná, poniendo a la luz del día una página inédita de la historia de nuestro globo que nos da a conocer toda una fauna perdida, han arrancado a la vez de las entrañas de la tierra varias partes características del enigmático roedor, que se nos aparece respondiendo al llamado que de él hiciera el ilustre sabio cuarenta años ha, cuando el nombre de Laurillard es de ultra-tumba y sus sucesores se elevan incrédulos ante las inducciones del genio y de la ciencia!”* (Ameghino, 1883b).



**Figura 5:** Florentino Ameghino

En el mencionado trabajo Ameghino también describe el fragmento de una mandíbula inferior izquierda sobre la cual se crea la especie *Megamys laurillardi*: *“Designaré esta nueva especie con el nombre de Megamys Laurillardi, como pobre tributo de respeto por mi parte al sabio de cuyas inducciones científicas el acaso me ha designado a demostrar exactitud.”* (Ameghino, 1893b).

Finalmente Ameghino se encargaría de hacerle llegar a Burmeister un copia en yeso de la mandíbula descrita bajo la denominación de *Megamys patagoniensis*.

Ante estas evidencias el paleontólogo alemán reconoce su error: *“No vacilo conceder que mi conjetura ha sido errónea; el animal llamado Megamys, es, en verdad, no solamente un roedor gigantesco, sino también el más parecido á la vizcacha, aunque de*

*tamaño sorprendente, casi del tamaño de una vaca pequeña ó del asno.*” (Burmeister, 1885).

En el citado trabajo Burmeister también describe la porción posterior del cráneo de un dinómido donada en 1867 al Museo Argentino de Ciencias Naturales (ex Museo Público de Buenos Aires) y también proveniente del Río Paraná. Sobre este material (MACN 4007) Burmeister realiza importantes observaciones, especialmente referidas a la conformación de la región occipital.

Pese a haber reconocido su error, este último trabajo de Burmeister no está exento de críticas para con Ameghino; de hecho las últimas páginas de la mencionada obra consisten en una serie de duras apreciaciones sobre el desempeño científico del paleontólogo argentino: *“Como un aviso al público, agrego que no contestaré jamás á quejas y nuevas inventivas del señor Ameghino, tratándole como individuo que no existe, dejando en olvido sus obras y su persona.”* (Burmeister, 1885).

Un año más tarde Ameghino se defendería de las críticas efectuadas por Burmeister, especialmente de la referida a la propensión que tendría el paleontólogo argentino de dedicarle especies fósiles a sus *“(…) diferentes amigos personales (...)”* (Burmeister, 1885). En el mencionado trabajo (Ameghino, 1886) se describen numerosos fósiles de roedores gigantes entre los cuales se destacaba una rama mandibular considerada por Ameghino como perteneciente al roedor de mayor tamaño jamás descubierto. El nombre elegido por Ameghino para denominar a este taxón fue el de *Megamys burmeisteri*.

Luego de terminado el debate sobre la existencia de estos roedores se continuarían describiendo especies y estudiando las peculiaridades anatómicas del grupo (ver Ameghino, 1889; 1891a,b; Rovereto, 1914).

Sin embargo la discusión sobre la correcta asignación de los materiales colectados por D’Orbigny en la Ensenada de Ross sería retomada en el año 1926 por el paleontólogo

argentino Lucas Kraglievich con resultados inesperados. Es así como casi ochenta años después de que Laurillard descubriera al gigantesco *Megamys*, Kraglievich demostraría que sin lugar a dudas la tibia y la rótula de este taxón no correspondían realmente a un roedor y sí a un mamífero unglado posiblemente de la familia Macraucheniidae (ver Kraglievich, 1926). Por lo tanto, casi un siglo después de que se reportaran los primeros fósiles de un roedor gigante para Sudamérica, quedaría demostrado que dichos restos no pertenecieron a un roedor. Sin embargo, y debido a una extraordinaria coincidencia, los



**Figura 6:** Lucas Kraglievich

fósiles descritos posteriormente por Ameghino (1883b) y utilizados por este investigador para demostrar la supuesta equivocación de Burmeister, sí pertenecieron a un gigantesco roedor. Es por esta razón que Kraglievich (1926) propone cambiar el nombre de todos los fósiles publicados por Ameghino bajo la denominación genérica de *Megamys* (*Megamys* es un mamífero unglado) por la de *Eumegamys*. En este trabajo también se traspasan todos los restos de roedores gigantes incluidos en la familia “Viscaccidae” a las familias “Eumegamyidae” (ver Kraglievich, 1926) y Neopiblemidae. Esta última familia fue creada por Kraglievich (1926) para agrupar a los géneros *Neopiblema* y *Dabbenea*. Es también en este último trabajo en donde se establecen los criterios generales de clasificación de la familia Dinomyidae; criterios que permanecen hasta el presente, pese a que Kraglievich no reconoce la existencia de la familia Dinomyidae a la que él llama Eumegamyidae. A partir de 1926 se avanza significativamente en el conocimiento de los dinómidos fósiles

los cuales han sido registrados en gran parte de Sudamérica, habiéndose descrito unas 60 especies fósiles (ver Mones, 1986). Pese a esta gran diversidad, los estudios sobre la paleoecología del grupo son prácticamente inexistentes y hasta el presente no hay un consenso en relación a la sistemática intrafamiliar del grupo.

## Sistemática de la familia Dinomyidae

Como ya hemos visto, los primeros restos indudables de un dinómido fósil son dientes aislados y un fragmento de mandíbula descritos por Ameghino (1883b) bajo la denominación incorrecta de “*Megamys patagoniensis*”. Luego de este trabajo todos los investigadores anteriores a Kraglievich considerarían a los dinómidos como un grupo dentro de la familia Chinchillidae (*antea* Viscaccidae): “*Estas analogías con la vizcacha son fundamentales y no dejan absolutamente duda alguna de que Megamys a pesar de la enorme talla de alguna de sus especies, pertenece á la misma familia*” (Ameghino, 1889). El criterio de la época fue el de agrupar a todos los roedores de gran tamaño dentro de un mismo grupo y excluir a la mayoría de los de pequeño tamaño; tal es el caso de los Potamarchinae (hoy considerados una subfamilia de Dinomyidae) los cuales fueron incluidos en una familia propia (Kraglievich, 1926) o considerados como emparentados con los Myocastoridae (Burmeister, 1883). Los estudios pormenorizados sobre la sistemática de los dinómidos comienzan con el trabajo del año 1926 de Lucas Kraglievich. En este trabajo el paleontólogo argentino demuestra que la denominación “*Megamys*” para los restos de roedores gigantes es incorrecta y crea las familias Eumegamyidae (con la subfamilia Phoberomyinae), Neoepiblemidae y Potamarchidae. Por último se establece la separación a nivel familiar de estos tres grupos con respecto a los roedores fósiles de gran tamaño descritos para las islas de las Antillas. Cuatro años más tarde Kraglievich (1930) describe nuevos restos de dinómidos fósiles y crea (siempre dentro de Eumegamyidae) la subfamilia Gyriabrinae, a la que le seguirían las subfamilias Tetrastylinae (Kraglievich, 1931), Eumegamyinae (Kraglievich, 1932) y Dinomyinae (Kraglievich, 1934).

Pese a que Kraglievich siempre mantuvo como válida la designación de Eumegamyidae para la familia que hoy se conoce bajo el nombre de Dinomyidae, el notable descubrimiento de que este grupo de mamíferos fósiles tiene un representante viviente también se debe al paleontólogo argentino: “*El subgrupo de los tetrastilinos, al que pertenece T. montanus, tenía los molares casi exactamente conformados como el actual género Dinomys Peters, pero el cráneo poseía paracóndilos, y por esta causa debe aislarse subfamiliarmente de este animal.*” (Kraglievich, 1931).

Ésta es la primera vez que se menciona en la literatura científica que los roedores fósiles agrupados dentro de la familia Eumegamyidae no están completamente extinguidos; de hecho la única distinción que Kraglievich hace entre *Dinomys* y *Tetrastylus* (un “Eumegamyidae” fósil descrito por Ameghino en 1886) es la presencia de paracóndilos en este último género. Hoy sabemos que *Dinomys* también tiene paracóndilos (ver Mones, 1997) por lo que si seguimos el criterio de Kraglievich *Dinomys* debería ser incluido en la subfamilia Tetrastylinae. Ante tal descubrimiento resulta curioso el poco énfasis con que Kraglievich da a conocer sus resultados, y es seguramente por esto que el mencionado descubrimiento ha sido incorrectamente atribuido al paleontólogo estadounidense Robert W. Fields (ver Fields, 1957; Bondesio, 1978). Tres años más tarde Kraglievich, en una publicación póstuma (Kraglievich, 1934), incluirá a *Dinomys* en su familia Eumegamyidae creando la subfamilia Dinomyinae: “*Me parece que la familia Potamarchidae debe aislarse de la precedente. Comprende los precursores de la familia Eumegamyidae. Esta última familia debe considerarse subsistente en la actualidad, pues el género Dinomys Peters, parece pertenecer a ella.*” (Kraglievich, 1934). El próximo autor que se ocupará pormenorizadamente de la clasificación de los dinómidos será Robert W. Fields, quien en su trabajo sobre roedores fósiles del Mioceno de Colombia (Fields, 1957) realizará una importante serie de observaciones

taxonómicas y sistemáticas sobre la mencionada familia. Fields considera de forma explícita que las familia Eumegamyidae y Dinomyidae son sinónimas (consideración ya hecha por Kraglievich), siendo esta última la denominación correcta. Es en este trabajo en donde se incluye a la familia Potamarchidae como una subfamilia (Potamarchinae) de Dinomyidae. Según la clasificación de Fields, la familia Dinomyidae quedaría compuesta por tres subfamilias: Potamarchinae, Eumegamyinae (que incluye Tetrastylinae y Gyriabrinae, pese a que estas tienen prioridad sobre Eumegamyinae) y Dinomyinae. No existe mención de la subfamilia Phoberomyinae en el trabajo de Fields.

La inclusión de las subfamilias Tetrastylinae y Gyriabrinae dentro de Eumegamyinae no ha sido completamente reconocida en investigaciones posteriores; es así como Pascual (1967) reconoce a Gyriabrinae como subfamilia válida, pero comparte con Fields la idea de que los Tetrastylinae son un grupo dentro de Eumegamyinae (pese a que Tetrastylinae tiene prioridad nomenclatural). Mones (1981) reconoce cuatro subfamilias dentro de Dinomyidae: Potamarchinae, Gyriabrinae, Dinomyinae (con las tribus Dinomyini y Eumegamyini) y Phoberomyinae (que incluiría los géneros *Eusigmomys* y *Phoberomys*). Unos años más tarde Bocquentin Villanueva y Bondesio (1987) demuestran que los restos conocidos de *Phoberomys* (restos mandibulares) se corresponden con los molares superiores conocidos de *Dabbenea*; al establecerse esta identidad el género *Dabbenea* pasa a ser sinónimo de *Phoberomys* y los taxones incluidos en la subfamilia Phoberomyinae pasan a integrar la familia Neoepiblemidae (ver Mones, 1989). En la actualidad la mayoría de los autores incluyen en la familia Dinomyidae al menos dos subfamilias: Potamarchinae y Eumegamyinae, quedando las restantes subfamilias propuestas (Gyriabrinae, Tetrastilinae y Dinomyinae) pendientes de una revisión sistemática. Las relaciones de la familia Dinomyidae con la superfamilia

Chinchilloidea (tema largamente debatido durante el siglo XX) ha quedado demostrada gracias a los estudios moleculares (ver Huchon & Douzery, 2001; Blanga-Kanfi *et al.*, 2009).

<b>Autor</b>	<b>Familia</b>	<b>Subfamilias</b>
Ameghino (1883-1889)	Viscaccidae	No se reconocen
Kraglievich (1926-1934)	Eumegamyidae	Tetrastylinae Eumegamyinae Gyriabrinae Phoberomyinae Dinomyinae
Fields (1957)	Dinomyidae	Eumegamyinae Potamarchinae Dinomyinae
Pascual (1967)	Dinomyidae	Eumegamyinae Potamarchinae Gyriabrinae Phoberomyinae Dinomyinae?
Mones (1981)	Dinomyidae	Potamarchinae Gyriabrinae Phoberomyinae Dinomyinae

**Tabla 1:** Clasificaciones de Dinomyidae según distintos autores.

## Caracterizaciones osteológicas de Dinomyidae

No existe hasta el momento una diagnosis morfológica de la familia Dinomyidae que contemple a todos los grupos incluidos en ella, aunque sí existen antecedentes en la bibliografía en donde se dan características anatómicas generales del grupo y de algunas de las subfamilias descritas (Miller & Gidley, 1918; Ellerman, 1940; Fields, 1957; Pascual, 1967; Mones, 1981; 1997).

Una de las caracterizaciones más exhaustivas de la familia Dinomyidae es la dada por Fields (1957: 358): “*Body form robust. Semicursorial to cursorial. Manus and pes with four functional digits; pes longer than manus, claws long, flattened; hind limb sometimes lengthened; anterior cervical vertebrae tend to fuse; thoracic and lumbar vertebrae closely articulated; back stiffened; first sacral vertebra greatly expanded; caudal series long; ribs broad, flattened; skull massive, long, low with depressed parietals; no development of sagittal crest but with temporal crests well developed; tendency for reduction of postorbital process; orbital region elongate; absence of accessory lachrymal opening on rostrum; shallow, interiorly squared rostral masseteric fossa; zygomatic region not abnormal, without bony cheekplates; shallow to prominent canal for transmission of nerves in infraorbital foramen; interiorly placed ventral zygomatic root; palate constricted interiorly; internal nares smooth; basicranial axis elongate; no tendency toward excessive enlargement of bullae; external auditory meatus with accessory ventral and continuous opening; short, massive mastoid and paraoccipital process; low, wide foramen magnum: mandible with angular process strongly distorted outwards; symphysis elongate, massive; coronoid process reduced or lost; incisors, upper and lower, proportionally large, with thick enamel band tending to*

*become broad and flat; upper incisor strongly arched: lower incisor extremely long, extends into condyloid process; cheek teeth subhypsodont to extremely hypsodont, semi-rooted to completely open-rooted; pattern as series of transverse lophs: lingual moiety of uppers, labial moiety of lowers with one to three inflections; labial moiety of uppers, lingual moiety of lowers with two to five inflection; sides of teeth with stria and striids, strii reaching to base of tooth where they are extremely hypsodont and completely open-rooted.”*

Esta definición de Dinomyidae fue hecha siguiendo otras definiciones previas (ver Miller & Gidley, 1918; Ellerman, 1940) y se basa principalmente en los estudios realizados sobre el género *Dinomys*, por lo que se debe tomar con mucha cautela ya que no considera la gran diversidad morfológica que se ha registrado en las formas extinguidas.

La primera caracterización de la familia Dinomyidae que toma en cuenta gran parte de su diversidad taxonómica y sistemática fue dada por Pascual (1967). Si bien en este trabajo no se define a la familia Dinomyidae sí se dan diagnosis para muchas de las subfamilias y géneros descritos. Las diagnosis dadas por Pascual para las subfamilias Potamarchinae y Gyriabrinae se basan exclusivamente en características dentales, mientras que la caracterización de los Eumegamyinae también considera otras características de la morfología craneana (recordemos que Pascual no reconoce a la subfamilia Tetrastylinae e incluye a taxones como *Tetrastylus* y *Telicomys* dentro de los Eumegamyinae).

Una diagnosis mejorada para la familia fue dada por Mones (1981) quién toma la diagnosis de Fields (1957) y agrega algunas características especialmente relacionadas con los dinómidos de mayor tamaño. Para las caracterizaciones subfamiliares Mones (1981) se basa principalmente en las definiciones dadas por Pascual (1967).

## Diagnosis de la subfamilia Eumegamyinae

**L**a subfamilia Eumegamyinae incluye a los roedores de mayor tamaño conocidos y es la subfamilia (si consideramos a los Tetrastylinae como un grupo dentro de Eumegamyinae) que cuenta con los taxones mejor preservados del registro fósil. Si bien este grupo fue creado por Kraglievich (1932), la primera diagnosis explícita de dicha subfamilia fue dada por Pascual (1967): *“Roedores especializados que incluyeron, conjuntamente con los Hydrochoeridae, las formas más gigantescas conocidas. Cráneo de una morfología general semejante a la de Lagostomus entre los Chinchillidae; superficie superior plana, con una gran expansión de los frontales, con el diámetro transversal mayor o igual al diámetro bimastróideo; a esa expansión lateral de los frontales corresponden internamente inmensas cámaras diploicas, que llegan atrás hasta la sutura fronto-parietal, a veces sobrepasándola; cavidad craneana restringida superiormente a la extensión de los parietales; crestas temporales reunidas formando una cresta sagital breve, algo atrás de la extensión de los parietales, limitando una fosa temporal profunda, pero de superficie restringida; occipucio muy semejante al de Lagostomus, de forma semicircular, casi plano y vertical, pero con los exoccipitales muy expandidos externamente, sin los mastoideos formando parte de él; al costado de los cóndilos occipitales se extienden, hasta casi los procesos paraoccipitales, eminencias transversales, limitadas superiormente por una foseta profunda, provista de una articulación accesoria (paracóndilos), único caso entre los mamíferos; bullas timpánicas relativamente infladas y de forma arriñonada; basioccipital y basiesfenoides anchos y de posición horizontal; foramen lacerum posterius ubicado en*

*una profunda fosa retrotimpánica; foramen lacerum medium y trompa de Eustaquio ubicados en una profunda y amplia fosa pretimpánica; paladar óseo generalmente poco excavado, amplio, extendido hasta la mitad de los M<sup>3</sup>, y en ciertos casos hasta detrás de ellos; dos crestas bucales nacen en las raíces inferiores de los arcos anterorbitarios, prolongándose casi hasta el borde lingual del alvéolo de los incisivos; forámenes palatinos prolongados cada uno en surcos convergentes que sobrepasan los premolares, desembocando en los agujeros incisivos; diastema entre incisivos y premolares generalmente una vez y media la longitud de la serie premolomolar; raíz inferior del arco anterorbitario por detrás de la cara anterior del P<sup>4</sup>. Mandíbula con la apófisis coronoidea ausente o difusamente representada por una eminencia baja y áspera, dispuesta a nivel del último molar; cóndilo muy alto; cresta masetérica prácticamente ausente; fosa masetérica poco excavada, con el borde inferior inflexionado; incisivo extendido posteriormente hasta la parte trasera del m<sup>3</sup>, formando un reborde interno, en un plano muy prominente respecto al de la rama ascendente. Incisivos robustos, de sección triangular, generalmente equiláteros; los superiores muy arqueados, son su fondo por arriba de la raíz inferior del arco anterorbitario; los inferiores hasta el nivel posterior del m<sup>3</sup>; molariformes elasmodontes, de sección uniforme y de crecimiento continuo, constituidos por prismas laminares transversales, arqueados, concéntricos, con la convexidad hacia delante en los superiores y hacia atrás en los inferiores; las uniones de los prismas son variables en número en los distintos géneros, pero siempre se unen los posteriores en los superiores y los anteriores en los inferiores, los primeros por la cara interna y los segundos por la cara externa; por lo general la cara anterior de cada prisma de los molariformes superiores es más espesa, y en los inferiores la posterior; los prismas*

*anteriores son más anchos en los molariformes superiores, y los posteriores en los inferiores.”*

En esta definición existen términos anatómicos como “paracóndilo”, “fosa pretimpánica” y “fosa retrotimpánica” que han generado confusión y han sido utilizados incorrectamente por muchos autores (ver Pascual, 1967; Mones, 1981). Incluso (y a pesar de que alguno de estos atributos morfológicos han sido señalados como de importancia sistemática desde finales del siglo XIX) los términos “paracóndilo”, “fosa pretimpánica” y “fosa retrotimpánica” no han sido siquiera mencionados por gran parte de los paleontólogos de habla inglesa que se han ocupado de los dinómidos (ver por ejemplo Fields, 1957). A continuación pasaremos a explicar algunas de estas características morfológicas con el fin de despejar las dudas que pudieran existir en relación con la morfología craneana de los Eumegamyinae

*¿Que es un paracóndilo?*

Un cóndilo es una superficie articular convexa mediante la cual se conectan dos huesos. En el cráneo de los mamíferos existen un par de cóndilos, denominados cóndilos occipitales, mediante los cuales el cráneo articula con la primera vértebra del cuello. En algunos mamíferos existen prolongaciones de los cóndilos occipitales pero que nunca forman una superficie convexa. Pese a esto, algunos autores han denominado incorrectamente a este tipo de superficies articulares paracóndilos (ver Gaudin & Wible, 2006). Por definición entonces, un paracóndilo tiene que ser una superficie articular convexa que permita la articulación del cráneo con otro hueso. Los dinómidos son los únicos mamíferos que presentan este tipo de articulaciones accesorias en el cráneo ya que al costado externo de cada uno de los cóndilos occipitales se encuentran unas prolongaciones que articulan con el atlas y presentan una superficie convexa (Fig. 7)

Estas estructuras articulares fueron citadas originariamente por Burmeister (1885) al describir la porción posterior del cráneo MACN 4007: “*Las protuberancias gruesas, que se unen con los cóndilos, faltan á la vizcacha y forman un carácter particular de Megamys (...)*”.

Recordemos que en el mencionado trabajo Burmeister utiliza incorrectamente el nombre



**Figura 7:** Mitad derecha de plano nual de: *Lagostomus* (a); *Dinomys* (b) y *Eumegamysops* (c). Co: cóndilo oxipital, pc: paracóndilo.

*Megamys* para referirse al cráneo de un dinómido (ver Kraglievich, 1926).

Si bien Burmeister es el primer autor en citar la presencia de paracóndilos occipitales en un mamífero, la particularidad de estas estructuras articulares accesorias quedará definitivamente explicitada en el trabajo de Carlos Ameghino sobre un cráneo del género *Tetrastylus* (ver Ameghino, 1916): “*Para concluir con las particularidades que presenta reunidas esta pieza realmente extraordinaria, mencionaré por último el desdoblamiento de los cóndilos articulares del occipital, que es un caso que pienso que difícilmente podrá ofrecerse á la observación en otro mamífero conocido.*”

Es en este trabajo en donde por primera vez se formulan hipótesis sobre la función de los paracóndilos, que, según el mencionado autor serían estructuras necesarias para sostener un cráneo desproporcionadamente grande en relación al resto del cuerpo.

La particularidad de los paracóndilos, como estructuras únicas entre los mamíferos, hace que los mismos hayan sido utilizados como una de las características más relevantes a la hora de efectuar las clasificaciones intrafamiliares de Dinomyidae.

Ya hemos visto que Kraglievich (1931) los utiliza incorrectamente para diferenciar a los Tetrastylinae del género *Dinomys*, mientras que Fields (1957) no los menciona y Pascual (1967) los utiliza como elemento diagnóstico de la subfamilia Eumegamyinae (que incluye según este autor a los Tetrastylinae). Posteriormente Mones (1981) los considera un elemento diagnóstico de la subfamilia Dinomyinae (compuesta por las tribus Dinomyini y Eumegamyini) y, por lo tanto, es el primer investigador en percatarse de la presencia de estas estructuras en el género *Dinomys*. Mones (1997) es también el primer investigador que describe a estas estructuras para *Dinomys* y demuestra que otros grupos de roedores de gran tamaño como los Hydrochoeridae, los Hepataxodontidae y los Neopiblemidae no tienen paracóndilos.

Hasta el presente todos los cráneos de dinómidos que preservan la región occipital tienen paracóndilos; los taxones en los que se puede corroborar la presencia de estas estructuras son: *Dinomys*, *Tetrastylus*, *Telicomys*, *Eumegamysops*, *Josephoartigasia* y el material MACN 4006 asignado a *Eumegamys* por Kraglievich (1926). Los paracóndilos también estarían presentes en el género *Drytomomys* (Potamarchinae) según el esquema del cráneo de este género figurado por Fields (1957). En relación a la presencia de paracóndilos poco desarrollados en *Dinomys* (ver Mones, 1997), nuestras investigaciones muestran que el desarrollo de dichas estructuras es variable dentro del género, existiendo ejemplares con paracóndilos muy poco desarrollados y otros en los que estas estructuras tienen un desarrollo similar al observado en el género *Tetrastylus*.

También hemos analizado dos cráneos de juveniles de *Dinomys* (BMNH-12.1.15.4; MACN 12962) que no tienen paracóndilos, por lo que suponemos que estas estructuras

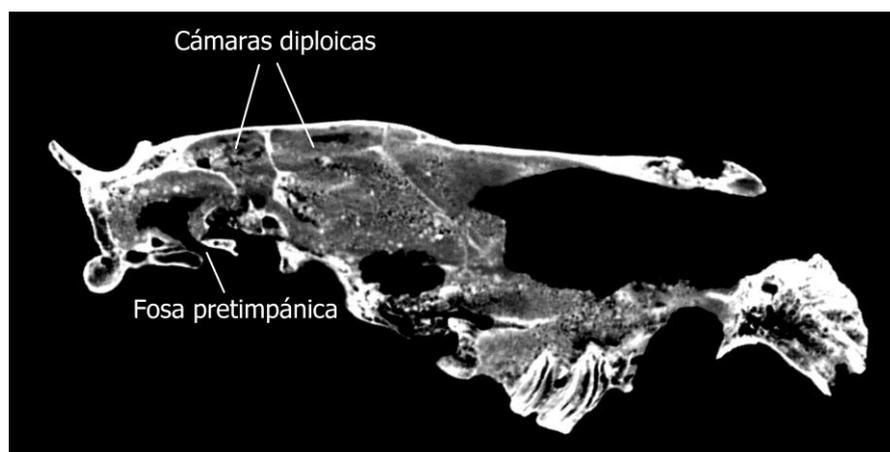
se encuentran presentes únicamente en ejemplares adultos o en estadios de desarrollo posteriores al que presentan los dos ejemplares juveniles mencionados.

La presencia de paracóndilos en todos los dinómidos para los cuales se ha preservado la caja craneana (dinómidos pertenecientes además a diferentes subfamilias) nos permite suponer que la presencia de paracóndilos es una característica diagnóstica de la familia Dinomyidae.

### *¿Qué es una fosa pretimpánica?*

En la región ventral-posterior del cráneo de los roedores caviomorfos, por detrás del paladar óseo y por delante de la ampolla auditiva existe una ventana delimitada por los huesos aliesfenoides, pterigoideos y palatinos. Es en esta ventana en donde convergen la trompa de Eustaquio y el *foramen lacerum medium* y en muchos roedores puede subdividirse en diferentes “vacuidades esfenopalatinas”. En algunos dinómidos se produce una prolongación posterior del aliesfenoides (y probablemente también del pterigoideo) que llega a ingresar por encima de la ampolla auditiva transformando a la ventana en cuestión en una profunda fosa en cuyo interior se encuentran la trompa de Eustaquio y el *foramen lacerum medium*; a esta fosa se la llama fosa pretimpánica (Fig. 8).

La primera mención a esta estructura fue hecha por Fernández de Álvarez (1958) al describir restos del género *Eumegamysops*. No existe mención de esta estructura en los



**Figura 8:** Corte tomográfico del cráneo de *Josephoartigasia monesi* (MNHN 921, holotipo)

trabajos de Fields (1957) y de Frailey (1986), mientras que Pascual (1967) la considera una característica diagnóstica de Eumegamyinae y Mones (1981) la registra indirectamente en el género *Dinomys* al incluirla como característica diagnóstica de la subfamilia Dinomyinae. Pese a esto último un estudio detallado de la anatomía craneana de *Dinomys* y de *Tetrastylus* (único Tetrastylinae cuyo cráneo permite analizar la existencia o no de una fosa pretimpánica) nos permite afirmar que ninguno de los dos taxones tienen fosa pretimpánica, por lo que dicha estructura sólo se encontraría presente en los dinómidos de mayor tamaño (Eumegamyinae *sensu* Kralievich, 1932 o Eumegamyini *sensu* Mones, 1981).

#### *¿Qué es una fosa retrotimpánica?*

Según Pascual (1967) los taxones incluidos en la subfamilia Eumegamyinae se caracterizan por presentar el *foramen lacerum posterior* (= *foramen jugular* = *foramen metoticum*) y el foramen condiloideo (= *foramen hypoglossus*) dentro de una profunda fosa denominada fosa retrotimpánica. Esta fosa se ubica inmediatamente por delante del cóndilo occipital y por detrás de la bulla auditiva. La primera referencia a la mencionada estructura pertenece a Fernández de Álvarez (1958) aunque esta autora no hace referencia a la utilidad sistemática de la misma. Al incluir a la fosa retrotimpánica como elemento diagnóstico de Eumegamyinae Pascual (1967) considera que *Tetrastylus* y *Telicomys* también la presentan y Mones (1981) la registra indirectamente en el género *Dinomys* al incluirla como característica diagnóstica de la subfamilia Dinomyinae. Nuestros estudios muestran que *Dinomys*, *Tetrastylus* y, posiblemente, *Telicomys* no presentan una verdadera fosa retrotimpánica, por lo que dicha característica debe considerarse como diagnóstica de Eumegamyinae siempre y cuando no se incluyan en esta subfamilia a los Tetrastylinae y al género *Dinomys*.

*¿Qué es una cámara diploica?*

El cráneo de los dinómidos presenta una gran cantidad de cavidades neumáticas (senos) en su interior; cavidades que en los grandes Eumegaminae presentan un desarrollo notable especialmente en la región fronto-parietal.

A estas cavidades Pascual (1967) las denomina “cámaras diploicas” considerando que el gran desarrollo de las mismas es una característica de la mencionada subfamilia.

Restos de cráneos fracturados de eumegaminos, como ser la porción posterior del cráneo MACN 4006 asignada por Kraglievich (1926) al género *Eumegamys*, permiten observar que en la región fronto-parietal se destacan especialmente dos cavidades (una izquierda y otra derecha) justo por delante de la cavidad cerebral. Dichas cavidades son tan desarrolladas que producen una ligera convexidad en el plano dorsal de los huesos frontales y parietales. Tomografías realizadas por nosotros al cráneo de *Josephoartigasia monesi* permiten corroborar la presencia de estas estructuras en dicho taxón pero no en *Dinomys* (Fig. 8); taxón este último que sí presenta una gran cantidad de senos pero menos desarrollados que en los observados en los grandes Eumegaminiinae. La forma y el desarrollo de las cámaras diploicas en géneros como *Tetrastylus* y *Telicomys* no se conoce ya que hasta el momento no se han realizados estudios de la anatomía craneana interna en estos géneros. La función de estas cavidades es hasta el momento desconocida.

Según nuestro parecer la sistemática intrafamiliar de Dinomyidae es un problema por el momento muy difícil de resolver; el hecho de no tener disponibles cráneos de dos de las subfamilias consideradas (Potamarchinae y Gyriabrinae) hacen que un estudio filogenético integral tenga que sostenerse sobre caracteres dentales, pero nuestros

propios estudios (ver Rinderknecht *et al.*, 2011) pondrán en duda la utilidad sistemática de los dientes a este nivel de resolución.

Por otra parte, en el tercer artículo de esta tesis se planteará la posibilidad de que los Gyriabrinae no sean un grupo natural. De todos modos, y aún dejando esta problemática de lado, nuestro análisis de la bibliografía nos permite detectar incongruencias en las caracterizaciones de dos grupos de Dinomyidae (o uno de acuerdo a cada autor): los Tetrastylinae y los Eumegamyinae. Un análisis morfológico detallado del cráneo de *Tetrastylus intermedius* (único Tetrastylinae cuyo cráneo puede ser analizado en detalle) nos permite asegurar que este taxón no presenta fosa pretimpánica ni fosa retrotimpánica como afirman Pascual (1967) y Mones (1981). Tampoco presenta otras características comunes a todos los Eumegamyinae de gran tamaño como ser la presencia de una cresta sagital o el foramen óptico con una ubicación muy posterior. Esto hace que la inclusión de los Tetrastylinae dentro de la subfamilia Eumegamyinae no tenga por el momento ningún sustento; más aun, tampoco vemos que existan diferencias como para separar subfamiliarmente a *Tetrastylus* de *Dinomys*. Recuérdese que Kraglievich (1931; 1934) considera que la única diferencia existente entre estos dos géneros es que el primero tiene paracóndilos y el segundo carece de ellos. Sin embargo *Dinomys* sí tiene paracóndilos y en muchos casos tan desarrollados como los reportados en *Tetrastylus*.

Esto significa que si seguimos los criterios utilizados por los diferentes autores para clasificar a los Dinomyidae tendríamos 3 grupos claramente definidos: los Potamarchinae, los Tetrastylinae (incluyendo a *Dinomys*) y los Eumegamyinae, quedando pendiente un estudio sobre la monofilia de los Gyriabrinae.

## **B**ibliografía fundamental comentada

---

LAURILLARD, C. L. (IN D'ORBIGNY, A) 1848. Voyage dans l'Amérique Meridional. Paleontología, 4éme. partie. Paris. **Laurillard describe una tibia y una rótula colectadas por D'orbigny en la "Ensenada de Ross" al sur de la Provincia de Río Negro (Argentina) y llega a la conclusión de que se trata de los huesos de un gigantesco roedor fósil al que denomina *Megamys patagoniensis*.**

PICTET, F. J. 1853. Traité élémentaire de Paléontologie des animaux fossiles considérés dans leurs rapports zoologiques et géologiques. 1: xvii + 1-371, láms. 1-18. Langlois et Leclerq, Paris. **En este trabajo se pone en duda la asignación taxonómica hecha por Laurillard de la tibia y la rótula y se recomienda poner dicha determinación como provisoria hasta no encontrar restos dentales.**

BRAVARD, A. 1858. Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná. Imprenta del Registro Oficial, Paraná, Argentina, 107 pp. **Este trabajo fue publicado en 1858 en el Diario oficial del Gobierno: "El Nacional Argentino" y Bravard le regaló algunos ejemplares impresos separadamente a sus amigos. Posteriormente el trabajo se vuelve inhallable pero Burmeister en 1885 da una "reimpresión verbal con algunas alteraciones" del trabajo original. En el mencionado trabajo se habla de los fósiles de *Megamys* colectados por D'Orbigny y se cita el hallazgo de un molar asignado a la especie europea *Theridomys americanus*. Este molar podría ser el primer registro de un dinómido fósil y pertenecer al género *Potamarchus*; sin embargo el material estaría perdido o su identificación en la colección Bravard (realizada tentativamente por Burmeister en 1885) sería dudosa por lo que hasta el momento no es posible confirmar esta asignación taxonómica.**

*“No se ha encontrado en su colección ningún hueso ó diente con ese nombre, y ningún objeto que exactamente cuadre con la descripción y las figuras de los dientes del género Theridomys” Burmeister (1885: 109)*

BURMEISTER, G. 1879. Description physique de la République Argentina d’après des observations personnelles et étrangères. 3 (animaux vertébrés, 1: Mammifères vivants et éteints): vi+1-555. P. E. Coni, Buenos Ayres. **En este trabajo Burmeister considera que la tibia y rótula descritas por Laurillard no son de un roedor sino que pertenecen a un Notoungulado del género Nesodon.**

GERVAIS, H. & F. AMEGHINO. 1880. Los mamíferos fósiles de la América del sud. Pps. xi + 1-225. F. Savy-Igon., París-Buenos Aires. **Los autores consideran que la tibia y rótula colectadas por Laurillard pertenecieron a un roedor emparentado con las vizcachas.**

AMEGHINO, F. 1883a. Sobre una colección de mamíferos fósiles del piso mesopotámico de la formación patagónica, recogidos en las barrancas del Paraná, por el profesor Pedro Scalabrini. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba 5: 101–116. **Ameghino valida nuevamente la teoría de Laurillard de la existencia de roedores gigantes: “Lo que hasta ahora se conocía de la fauna mamalógica de este horizonte (Piso Mesopotámico del Oligoceno inferior) se reduce a poca cosa: 2 mamíferos.....; un roedor gigantesco del Río Negro, poco menos enigmático, conocido con el nombre de Megamys”.** En este trabajo no se cita o se describe ningún fósil de dinómido, Ameghino simplemente se refiere a la tibia y la rótula descritas por Laurillard.

AMEGHINO, F. 1883b. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el Profesor Scalabrini en las barrancas del Paraná. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba 5: 257–306. **Ameghino por primera vez describe restos fósiles de dinómidos que serían los primeros conocidos para la ciencia (por lo menos hasta que se confirme si el *Theridomys americanus* de la colección Bravard es realmente *Potamarchus*); dichos materiales son descritos bajo la denominación de *Megamys patagoniensis***

(tipo de *Eumegamys scalabrinianus*). En este trabajo también se crea la especie *Megamys laurillardi*.

AMEGHINO, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles oligocenos recogidos por el profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincial de la Ciudad del Paraná. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba 8: 5–207. El autor describe nuevos restos de *Megamys patagoniensis* y crea la especie *Megamys depressidens*, *M. holmbergi*, *M? laevigatus* (que Ameghino pasa a *Tetrastylus laevigatus* en 1886), *M. racedi*. También afirma que *Megamys* pertenece a la familia de las vizcachas y describe un molar proveniente de la colección Bravard que sospecha puede ser el asignado a la especie *Theridomys americanus* por Bravard en su trabajo de 1858. Este molar es indudablemente de un dinómido perteneciente a la subfamilia Potamarchinae.

BURMEISTER, G. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por D. Augusto Bravard y mencionados en su obra precedente. Anales del Museo Público, Buenos Aires, 3: 95–174. Burmeister admite que estaba equivocado al pensar que la tibia y la rótula recogidas por D’Orbigny y descritas por Laurillard eran de un *Nesodon* aceptando entonces la existencia de roedores gigantes; el autor dice también que la afinidad de *Megamys* con *Lagostomus* propuesta por Ameghino es correcta. También aclara que cambió de opinión cuando, en el año 1884, Ameghino le regaló un calco de la mandíbula de *Megamys patagoniensis*. Burmeister también describe la porción posterior de un cráneo (MACN 4007) y dice que antes él lo citó como *Anoplotherium* (un ungulado) o un taxón afín. El cráneo MACN 4007 fue donado al Museo de Bs As. el 1867 por D. M. D. Savoyat y procede de Paraná. En este trabajo Burmeister crea el género *Potamarchus* y considera que sería afín al coypo actual; este último fósil no viene de la colección de Bravard pero en un apéndice Burmeister describe fósiles que son de Paraná y que están en el Museo de Bs. As. y que sería una lástima no publicar ya que vendrán de la misma “Formación Terciaria” de la que proceden los fósiles de Bravard.

AMEGHINO, F. 1886. Contribuciones al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba 9: 5–228. **Se da la diagnosis del género *Megamys* y se describen nuevos restos de varias especies ya descritas de *Megamys*. Ameghino afirma también que el cráneo MACN 4007 podría ser asignado a *M. laurillardi* y no a *M. patagoniensis* como afirmó Burmeister. En este trabajo también se crean las especies *M. praependens*, *M. burmeisteri*, *Epiblema* con la especie *E. horridula*, el género *Tetrastylus* con las especies *T. laevigatus*, *T. diffusus*. También se invalida al género *Potamarchus* y se sostiene que *P. murinus* es en realidad *Megamys holmbergii*.**

AMEGHINO, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Actas de la Academia Nacional de Ciencias 6: XXXII + 1–1027. Córdoba. **En este trabajo se realiza un recuento histórico y taxonómico de los fósiles de dinómidos conocidos hasta la fecha.**

ROVERETO, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires 25: 1–247. **Se describen por primera vez cráneos completos de dinómidos fósiles (géneros *Telicomys* y *Tetrastylus*).**

KRAGLIEVICH, L. 1926. Los grandes roedores terciarios de la Argentina y sus relaciones con ciertos géneros pleistocenos de las Antillas. Anales del Museo Nacional de Historia Natural 34:121-135. Buenos Aires.

**Este es el trabajo de referencia sobre dinómidos fósiles; Kraglievich tiene en preparación una extensa monografía sobre el grupo pero los trabajos de autores como Matthew, Anthony y Miller sobre roedores gigantes de las antillas lo motivan para publicar este adelanto. En este trabajo se demuestra que la tibia y rótula descritas por Laurillard no pertenecen a un roedor y sí probablemente a un macrauquénido, por lo que Kraglievich cambia la denominación genérica de todos los fósiles de roedores descritos bajo el nombre de *Megamys* (como por ejemplo *Megamys laurillardi*) por el de *Eumegamys*, creando la familia**

**Eumegamyidae. Se crea el género *Phoberomys* sobre la base de la especie *Euphilus burmeisteri* de Ameghino (1886). Crea la familia Neoepiblemidae con los géneros *Neoepiblema* y *Dabbenea* –género este último creado en este trabajo-. Crea la familia Potamarchidae con los géneros *Potamarchus* y *Simplimus*. No comparte propuestas anteriores de incluir a roedores de las Antillas dentro de la familia Eumegamyidae.**

KRAGLIEVICH, L. 1930. Descripción de un interesante roedor eumegámido descubierto en el Uruguay. *Gyriabrus teisseirei*, n. sp. Revista de la Sociedad de Amigos de la Arqueología 4: 219-224. **Kraglievich crea la subfamilia Gyriabrinae.**

KRAGLIEVICH, L. 1931. Cuatro notas paleontológicas (sobre *Octomyloodon aversus* Amegh., *Argyrolagus palemeri* Amegnh., *Tetrastylus montanus* Amegh., y *Muñizia paranensis* n. gen. n. sp.). *Physis*, 10 (36): 242-266. Buenos Aires. **Crea la subfamilia Tetrastylinae y por primera vez se considera a *Dinomys* como integrante de los Eumegamyidae.**

KRAGLIEVICH, L. 1932. Diagnósis de nuevos géneros y especies de roedores cávidos y eumegámidos fósiles de la Argentina. Rectificación genérica de algunas especies conocidas y adiciones al conocimiento de otras. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 114(4): 155-181; (5-6): 211-237. **El autor crea a la subfamilia Eumegamyinae.**

KRAGLIEVICH, L. 1934. La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapalmalal, deducidas de su comparación con las que les precedieron y sucedieron. Pps 17-133. *El Siglo ilustrado*, Montevideo. **En este trabajo póstumo por primera vez se afirma de manera explícita que los roedores gigantes de la familia Eumegamyidae tienen un representante viviente: *Dinomys branickii*. Pese a esta afirmación Kraglievich incluye a esta última especie en la familia Eumegamyidae sin percatarse que Dinomyidae tiene prioridad. También se crea la subfamilia Dinomyinae.**

KRAGLIEVICH, L. 1940. Los roedores de la Familia Extinguida Neopiblemidae. **Este trabajo es póstumo y se publicó tomando las notas y borradores que dejara inconclusos Kraglievich. Se detallan las características de los roedores incluidos dentro de esta familia.**

FIELDS, R. W. 1957. Hystricomorph rodents from the late Miocene of Colombia, South America. University of California Publications in Geological Sciences 32: 273-404. **En este trabajo se incluye de forma explícita a los Eumegamyidae dentro de la familia Dinomyidae y se considera a la familia Potamarchidae como un grupo dentro de los Dinomyidae. Pese a que comunmente se considera á este el trabajo en donde se afirma por primera vez que los grandes roedores fósiles “eumegamidos” tienen un representante viviente, este descubrimiento corresponde a Kraglievich (1931; 1934). También se realizan sinonimias en base a consideraciones sobre el desarrollo ontogenético.**

PASCUAL, R. 1967. Familia Dinomyidae. Pp. 123–127 in Paleontografía Bonaerense (A. V. Borrello, ed). Comisión de Investigación Científica, volumen 4 (vertebrata), La Plata. **Se dan diagnosis de las subfamilias Potamarchinae, Gyriabrinæ y Eumegamyinae.**

MONES, A. 1981. Sinopsis sistemática y preliminar de la familia Dinomyidae (Mammalia: Rodentia: Caviomorpha). Anais 2º Congreso Latinoamericano de Paleontología, 2: 605-619. Porto Alegre. **Se hace un recuento sobre las clasificaciones de la familia reconociendo 4 subfamilias (Potamarchinae, Gyriabrinæ, Phoberomyinae y Dinomyinae). Se dan diagnosis de todas las subfamilias y las tribus y se presenta una lista taxonómica enumerando 28 géneros y 58 especies.**

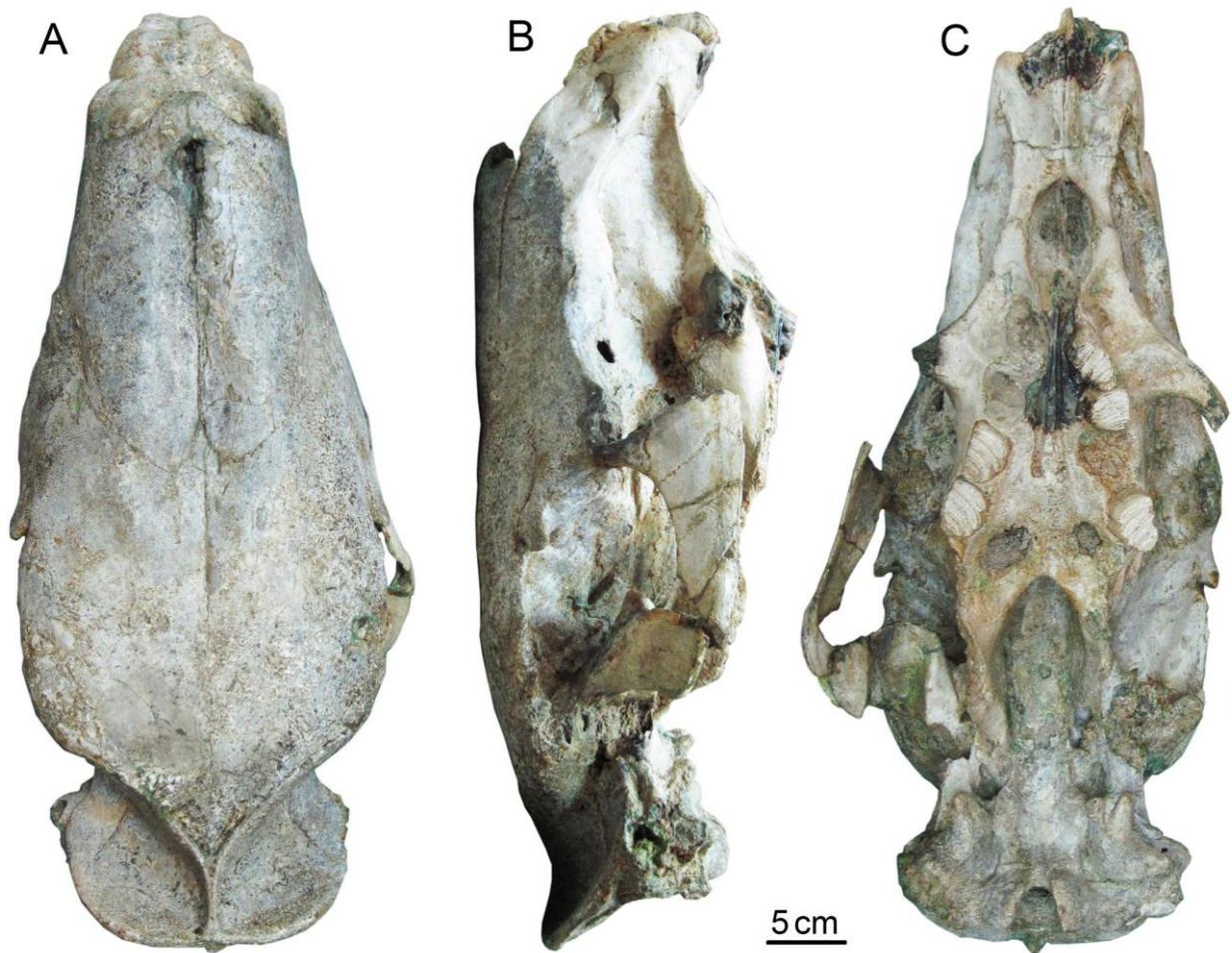
MONES, A. 1986. Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados Fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografía. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 82: 1-625. **Se realiza un**

**listado sistemático de todos los taxones fósiles de Dinomyidae conocidos hasta la fecha.**

BOCQUENTIN-VILLANUEVA, J. & P. BONDESIO. 1987. Novedosos restos de Neopiblemidae (Rodentia, Caviomorpha) del Mioceno de Venezuela. Inferencias paleoambientales. Boletín Informativo, Asociación Paleontológica Argentina, 16: 11. **Se demuestra que los restos conocidos de *Phoberomys* se corresponden con los molares superiores conocidos de *Dabbenea*; al establecerse esta identidad el género *Dabbenea* pasa a ser sinónimo de *Phoberomys* y los taxones incluidos en la subfamilia Phoberomyinae pasan a integrar la familia Neopiblemidae.**

MONES, A. 1997. Estudios sobre la familia Dinomyidae, II. Aportes para una osteología comparada de *Dinomys branickii* Peters, 1873 (Mammalia: Rodentia). Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo 29: 1-40. **Se describe por primera vez la osteología de *Dinomys*.**

RINDERKNECHT, A. & R. BLANCO. 2008. The largest fossil rodent. Proceedings of the Royal Society of London 275: 923–928. **Se describe por primera vez un cráneo completo de Eumegamyinae y se crea la especie *Josephoartigasia monesi*, el roedor de mayor tamaño conocido hasta la fecha.**



**Lámina 1:** Cráneo de *Josephoartigasia monesi* (MNHN: 921, holotipo) en vistas dorsal (A), lateral derecha (B) y Ventral (C).

# Bibliografía

---

Las citas anteceditas por un asterisco (\*) fueron citadas en el capítulo “Bibliografía fundamental comentada”

AMEGHINO, C. 1916. Algunas observaciones curiosas sobre una cabeza del género *Tetrastylus* de Catamarca. *Physis*, 2: 429–430. Buenos Aires.

\*AMEGHINO, F. 1883a. Sobre una colección de mamíferos fósiles del piso mesopotámico de la formación patagónica, recogidos en las barrancas del Paraná, por el profesor Pedro Scalabrini. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, 5: 101–116.

\*AMEGHINO, F. 1883b. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el Profesor Scalabrini en las barrancas del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, 5: 257–306.

\*AMEGHINO, F. 1886. Contribuciones al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, 9: 5–228.

\*AMEGHINO, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias*, 6: XXXII + 1–1027. Córdoba.

AMEGHINO, F. 1891a. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1: 129–167.

AMEGHINO, F. 1891b. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1: 240–259.

ANTOINE, P-O., MARIVAUX, L., CROFT, D. A., BILLET, G., GANEROD, M., JARAMILLO, C., MARTIN, T., ORLIAC, M. J., TEJADA, J., ALTAMIRANO, A. J., DURANTHON, F., FANGAT, G., ROUSSE, S. & R. SALAS. 2011. Middle Eocene rodents from peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, doi: 10.1098/rspb.2011.1732.

BLANGA-KANFI, S., H. MIRANDA, O. PENN, T. PUPKO, R. W. DEBRY & D. HUCHON. 2009. Rodent phylogeny revised: analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 1–12.

\*BOCQUENTIN VILLANUEVA, J. & P. BONDESIO. 1987. Novedosos restos de Neopiblemidae (Rodentia, Caviomorpha) del Mioceno de Venezuela. *Inferencias paleoambientales. Boletín Informativo, Asociación Paleontológica Argentina*, 16: 11.

BONDESIO, P. 1978. La presencia del género *Carlesia* (Rodentia, Dinomyidae, Eumegamyinae) en la formación Arroyo Chasicó (Plioceno Temprano), Provincia de Buenos Aires. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”*, 2: 198–206.

BOSSI, J., ORTIZ, A. & D. PEREA. 2009. Pliocene to middle Pleistocene in Uruguay: A model of climate evolution. *Quaternary International*, 210: 37-43.

\*BURMEISTER, G. 1879. *Description physique de la République Argentina d’après des observations personnelles et étrangères*. 3 (animaux vertébrés, 1: Mammifères vivants et éteints): vi+1-555. P. E. Coni, Buénos Ayres.

\*BURMEISTER, G. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por D. Augusto Bravard y mencionados en su obra precedente. *Anales del Museo Público, Buenos Aires*, 3: 95–174.

ELLERMAN, J. R. 1940. The families and genera of living rodents. British Museum (Natural History), V. 1, PXXXVI + 1–698.

FERNÁNDEZ DE ÁLVAREZ, E. 1958. Sobre nuevos restos de *Eumegamysops praependens* (Amegh.) Kragl. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 13: 87–104. Buenos Aires.

\*FIELDS, R. W. 1957. Hystricomorph rodents from the late Miocene of Colombia, South America. University of California Publications in Geological Sciences, 32: 273–404.

FRAILEY, C. D. 1986. Late Miocene and Holocene mammals, exclusive of the Notoungulata, of the Río Acre region, Western Amazonia. Contributions in Science, 374: 1–46.

FRANCIS, J. C. & A. MONES. 1965. Sobre el hallazgo de *Cardiatherium talicei* n.sp. (Rodentia, Hydrochoeridae) en la Playa Kiyú, Departamento de San José, República Oriental del Uruguay. Kraglieviana, 1: 3–44.

GERVAIS, H. & F. AMEGHINO. 1880. Los mamíferos fósiles de la América del sud. Pp. xi + 1-225. F. Savy-Igon., París-Buenos Aires.

GAUDIN, T. J. & J. R. WIBLE. 2006. The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. Pp. 153-198 in: Carrano, M. T (ed).

GOSO H. & J. C. BOSSI. 1966. Cenozoico. En Bossi, J.C. (ed.): Geología del Uruguay: 259-305. Universidad de la República, Montevideo.

HUCHON, D. & E. J. P. DOUZERY. 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.

\*KRAGLIEVICH, L. 1926. Los grandes roedores terciarios de la Argentina y sus relaciones con ciertos géneros pleistocenos de las Antillas. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural*, 34: 121–135. Buenos Aires.

\*KRAGLIEVICH, L. 1930. Descripción de un interesante roedor eumegámido descubierto en el Uruguay. *Gyriabrus teisseirei*, n. sp. *Revista de la Sociedad de Amigos de la Arqueología*, 4: 219–224.

\*KRAGLIEVICH, L. 1931. Cuatro notas paleontológicas sobre *Octomyodon aversus* Amegh., *Argyrolagus palmeri* Amegh., *Tetrastylus montanus* Amegh. y *Muñizia paranensis* n. gen., n. sp. *Physis*, 10:242–266.

\*KRAGLIEVICH, L. 1932. Diagnósis de nuevos géneros y especies de roedores cávidos y eumegámidos fósiles de la Argentina. Rectificación genérica de algunas especies conocidas y adiciones al conocimiento de otras. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 114(4): 155–181; (5-6): 211–237.

\*KRAGLIEVICH, L. 1934. La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapalmalal, deducidas de su comparación con las que les precedieron y sucedieron. Pps 17–133. *El Siglo ilustrado*, Montevideo.

KRAPOVICKAS, V. & N. L. NASIF. 2011. Large caviomorph rodent footprints of the Late Oligocene Vinchina Formation, Argentina. *Palaeontologia Electronica*, 14(2): 1–13.

\*LAURILLARD, A. (IN D'ORBIGNY, A) 1848. *Voyage dans l'Amérique Meridional*. Paleontología, 4<sup>ème</sup>. Partie. Paris.

MCDONALD, H.G. & D. PEREA. 2002. The large Scelidothere *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22:677-683.

MILLER, G. S. & J. W. GIDLEY. 1918. Synopsis of the supergeneric groups of rodents. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 8: 431–448.

MONES, A. 1967. Notas paleontológicas uruguayas, I. *Trigodon* Amegh., 1882 (Toxodonta, Notoungulata) en la fauna pliocena superior de las Barrancas de San Gregorio, Departamento de San José, Uruguay. *Comunicaciones Zoológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo*, 9: 1–4.

\*MONES, A. 1981. Sinopsis sistemática preliminar de la familia Dinomyidae (Mammalia: Rodentia: Caviomorpha). *Anais do 2º Congresso Latino-Americano de Paleontología*, pp. 605–619. Porto Alegre.

\*MONES, A. 1986. *Palaeovertebrata Sudamericana*. Catálogo Sistemático de los Vertebrados Fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 82: 1625.

MONES, A. 1989. Primer hallazgo de *Euphilus* Ameghino, 1889. (Mammalia: Rodentia: Neopiblemidae) en el neógeno del Estado de Acre, Brasil. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo*, 21: 1–15.

\*MONES, A. 1997. Estudios sobre la familia Dinomyidae, II. Aportes para una osteología comparada de *Dinomys branickii* Peters, 1873 (Mammalia: Rodentia). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo* 29: 1–40.

MONES, A. & J. OJASTI, 1986. *Hydrochoerus hydrochaeris*. *Mammalian Species*, 246: 1–7.

PASCUAL, R. 1967. Familia Dinomyidae. Pp. 123–127 in *Paleontografía Bonaerense* (A. V. Borrello, ed). Comisión de Investigación Científica, volumen 4 (vertebrata), La Plata.

PEREA, D & S. MARTÍNEZ. 2004. Estratigrafía del Mioceno-Pleistoceno en el litoral sur-oeste de Uruguay. Pp. 105–124 in: *Cuencas sedimentarias de Uruguay* (Veroslavsky, G., Ubilla, M. & S. Martínez eds.) Ediciones D.I.R.A.C.

PEREA, D., UBILLA, M. & S. MARTÍNEZ. 1989. Nuevos aportes a la Fauna, Geocronología y Paleoambientes del Neoterciario del sur del Uruguay, II. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 4: 79-87.

\*RINDERKNECHT, A. & R. E. BLANCO. 2008. The largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, 275: 923–928.

RINDERKNECHT, A., BOSTELMANN, E., PEREA, D. & G. LECUONA. 2010. A new genus and species of Mylodontidae (Mammalia: Xenarthra) from the late Miocene of southern Uruguay with comments on the systematics of the Mylodontinae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30: 899-910.

RINDERKNECHT, A., BOSTELMANN, E. & M. UBILLA. 2010. New records of fossil dinomyids (Rodentia, Caviomorpha) from the San José Department, Southwestern Uruguay. *Actas del I Congreso Uruguayo de Zoología*, pp. 120. Montevideo.

ROVERETO, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, 25: 1–247.

TOFALO, O. R., M. J. ORGEIRA, H. MORRÁS, C. VÁSQUEZ, L. SÁNCHEZ, E. PECOITS, N. AUBET, G. SÁNCHEZ, W. ZECH, AND L. MORETTI. 2009. Geological, pedological and paleomagnetic study of the late Cenozoic sedimentary sequence in southwestern Uruguay, South America. *Quaternary International*, 210: 6–17.

UBILLA, M. & A. RINDERKNECHT. 2003. A late Miocene Dolichotinae (Mammalia, Rodentia, Caviidae) from Uruguay, with comments about the relationships of some related fossil species. *Mastozoología Neotropical*, 10 (2): 293-302.

WHITE, T. G. & M. S. ALBERICO. 1992. *Dinomys branickii*. *Mammalian Species*, 410: 1–5.

## Primer artículo

RINDERKNECHT, A., BOSTELMANN, E. & M. UBILLA. 2011. New genus of giant Dinomyidae (Rodentia: Hystricognathi: Caviomorpha) from the late Miocene of Uruguay. *Journal of Mammalogy*, 92 (1): 169-178, figs1-8, 1 tabla.

En este trabajo se realiza una puesta a punto del estado del conocimiento sobre los dinómidos fósiles. Esta tarea incluye aspectos históricos, taxonómicos, sistemáticos y morfológicos además de una lista bibliográfica básica sobre el grupo.

El trabajo está escrito en inglés y en el mismo se resume mucha información hasta el momento publicada únicamente en castellano.

También se describe un nuevo género de Eumegamyinae (*Arazamys castiglioni*) proveniente de la Formación Camacho de Uruguay. Se realiza un estudio sobre la región auditiva en los diferentes taxones de la subfamilia. Este estudio demuestra que el esclarecimiento de la sistemática y taxonomía de los Eumegamyinae es una tarea de difícil abordaje ya que la gran mayoría de los taxones fósiles conocidos dentro de la subfamilia (y también de Dinomyidae) se han fundado sobre la base de dientes. Nuestros estudios muestran que taxones de Eumegamyinae que tienen dientes muy similares poseen regiones auditivas muy diferentes, tan diferentes que en muchos casos justifican una separación a nivel genérico. Esto hace que un abordaje filogenético sea muy difícil de realizar tomando en cuenta el estado actual del conocimiento del grupo.

## New genus of giant Dinomyidae (Rodentia: Hystricognathi: Caviomorpha) from the late Miocene of Uruguay

ANDRÉS RINDERKNECHT,\* ENRIQUE BOSTELMANN T., AND MARTÍN UBILLA

Museo Nacional de Historia Natural, CC 399, Montevideo, Uruguay (AR, EBT)

Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, CP 11400, Montevideo, Uruguay (MU)

\* Correspondent: rinderk@adinet.com.uy

In this contribution we describe the fossil remains of a new genus and species of a giant rodent, *Arazamys castiglioni* (Mammalia, Rodentia, Dinomyidae), from Arazatí beach in San José Department, southern Uruguay. The specimen was exhumed from pelitic sediments of the Camacho Formation, biostratigraphically assigned to the late Miocene Huayquerian South American Land Mammal Age. The remains include an incomplete skull (braincase, auditory region, and nearly full dentition) and the atlas. Based on comparative studies of the anatomy of the auditory region, we describe 2 morphologies for the subfamily Eumegamyinae, 1 characterized by a short meatus acusticus externus, a great development of the foramen stylomastoideum, and a conspicuous ectotympanic cavity, and a 2nd characterized by a long meatus acusticus externus and lack of the ectotympanic fossa. The potential taxonomic and systematic value of the auditory region in Dinomyidae is discussed.

Key words: auditory region, Camacho Formation, Huayquerian South American Land Mammal Age, new Eumegamyinae, pacarana

© 2011 American Society of Mammalogists

DOI: 10.1644/10-MAMM-A-099.1

Dinomyidae (Peters, 1873) Alston, 1876, is 1 of the 3 families of giant rodents known from South America (Bondesio 1978). Currently, the family includes only the pacarana (*Dinomys branickii* Peters, 1873), a peculiar but poorly studied long-headed cursorial Amazonian caviomorph considered among the largest living rodents, with a body mass that approximates 15 kg (Collins and Eisenberg 1972; Peters 1873; Pocock 1926; Sanborn 1931; White and Alberico 1992). Contrary to this impoverished present record, the past diversity of the group was notable, with a large number of fossil genera and species reaching body sizes even larger than that of the pacarana. The most extreme is the giant *Josephoartigasia monesi*, the largest rodent ever recorded with an estimated mean body mass close to a ton (Rinderknecht and Blanco 2008; but see Blanco 2008; Millien 2008). The fossil record of the Dinomyidae undoubtedly begins during the middle Miocene (Friasian South American Land Mammal Age), but a genus (*Branisamys*) from the late Oligocene Salla beds in Bolivia (Deseadan South American Land Mammal Age) has been placed tentatively in the family by some authors (see discussion in Vucetich et al. 1999). Fossil members of the Dinomyidae have been described from almost every South American country (Fig. 1), with the collections from Argentina, Colombia, Venezuela, and Uruguay being the most important.

Although the 1st described fossils of the family date back to the late 19th century (Ameghino 1883a, 1883b, 1885, 1886, 1889, 1891a, 1891b; Burmeister 1885), the phylogeny of Dinomyidae never has been addressed using a modern cladistic approach. The revision by the Argentine paleontologist Lucas Kraglievich (1926, 1932a, 1932b) remains as the present systematic arrangement for the entire family. Following Kraglievich's main framework, complemented and corrected by Fields (1957) and Pascual (1967), the family is subdivided into 4 or 5 subfamilies: Potamarchinae (including the oldest known representatives of the family, extending with doubts from the middle Miocene to the early Pliocene); Gyriabrininae (late Miocene to late Pliocene); Dinomyinae (including only the extant *D. branickii*); Eumegamyinae (late Miocene to the late Pliocene, including the largest representatives of the family); and Tetrastylinae (late Miocene to late Pliocene), considered by many authors as a subgroup of the Eumegamyinae or Dinomyinae (Fields 1957). Although this systematic scheme gives some stability to the >60 fossil species described (Kraglievich 1926, 1930; Mones 1986), knowledge of the anatomy of these animals is insufficient due to the lack of



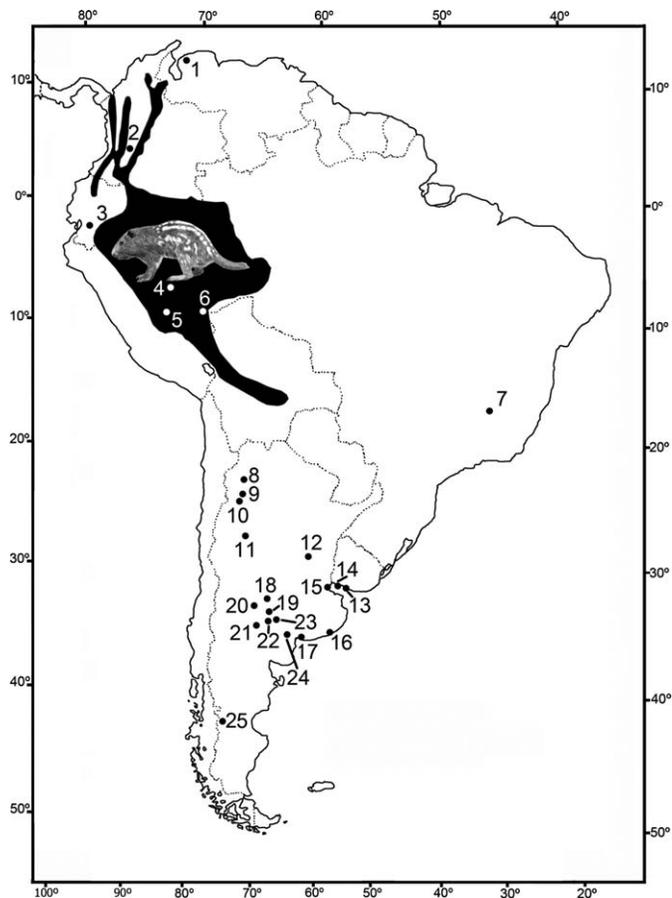


FIG. 1.—Map of South America showing the approximate current distribution of *Dinomys branickii* (black) and the locations (numbers) with fossil record of the Dinomyidae (compiled from several sources). 1, Urumaco, Estado Falcón (Venezuela); 2, La Venta (Colombia); 3, Nabón (Ecuador); 4, Alto Río Juruá (Brazil); 5, Fitzcarrald (Peru); 6, Río Acre (Peru/Brazil); 7, Pedro Leopoldo, Lagoa Santa (Brazil); 8, Valle Calchaquí, Salta (Argentina); 9, Río Santa María, Catamarca (Argentina); 10, Puerta de Corral Quemado, Catamarca (Argentina); 11, Sierra de Velasco, La Rioja (Argentina); 12, Cliffs of the Paraná River, Entre Ríos (Argentina); 13, Arazatí and Kiyú, San José (Uruguay); 14, Bahía de Colonia, Colonia (Uruguay); 15, Villa Ballester, Buenos Aires (Argentina); 16, Chapadmalal, Buenos Aires (Argentina); 17, Farola de Monte Hermoso, Buenos Aires (Argentina); 18, Caleufú, La Pampa (Argentina); 19, Toay, La Pampa (Argentina); 20, Telén, La Pampa (Argentina); 21, Cerro La Bota, La Pampa (Argentina); 22, Gamay, La Pampa (Argentina); 23, Salinas Grandes, La Pampa (Argentina); 24, Arroyo Chasicó, Buenos Aires (Argentina); 25, Laguna Blanca, Chubut (Argentina).

associated cranial and postcranial remains. Most specimens consist only of isolated teeth or small fragments of skulls or mandibles (Mones 1986), precluding any possibility of developing a comprehensive comparative analysis of the different lineages in Dinomyidae.

In Uruguay the fossil record of the family is poor and restricted to the southwest portion of the country (Fig. 1). Records began during the 1st half of the 20th century with the discovery and description of a partial palate without clear stratigraphic provenance, assigned to the new species *Gyriabrus teisseirei* by Kraglievich (1930). Later, Francis and Mones (1966) described

*Josephoartigasia magna* (Mones 2007) based on a reworked jaw fragment bearing part of the dental series and an isolated incisor of presumed late Pliocene age, tentatively ascribed to the San José Formation (currently Raigón Formation—Tofalo et al. 2009). Calcaterra (1972) proposed the presence of *Eumegamys* sp. based on a reworked incisor fragment recovered from the coast of El Real de San Carlos, Colonia Department. Mones and Castiglioni (1979) recognized the new species *Isostylomys intermedius* based on a single premolar collected in the late Miocene sediments of the Camacho Formation, San José Department. Finally, recent revisions of the materials deposited in the collection of the Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) have contributed to the knowledge of the anatomy of the group: Rinderknecht (pers. obs.) reported the 1st articulated postcranial remains known for a eumegamyine; Rinderknecht and Blanco (2008) described the well-preserved skull of *J. monesi*; and Bostelmann (pers. obs.) presented the 1st associated craniomandibular remains of the genus *Isostylomys*, addressing some aspects of dental development in eumegamyines.

In this report we describe the skull, dentition, and atlas of a new genus and species of late Miocene Dinomyidae from Uruguay, which comprise one of the best preserved fossils of this group of giant rodents. Also, we discuss briefly several aspects of the auditory region in Dinomyidae to provide new evidence about their potential taxonomic value in the characterization of previously described genera and species, until now almost totally based on dental characters.

## MATERIALS AND METHODS

The holotype specimen is located in the MNHN, Montevideo, Uruguay (MNHN 2521). Anatomical terminology used in this paper follows Van der Klaauw (1931), Hill (1935), Lessertisseur and Saban (1967), Pascual (1967), and Patterson and Wood (1982). We concur on the taxonomic placement of species allocated to the genus *Olenopsis* from La Venta, Colombia, and Paraná, Argentina, into *Drytomomys*, as has been proposed recently by Candela and Nasif (2006) in their review of the genus. The characteristics discussed for the basicranial region of the genus *Eumegamys* are based on the observed condition in the material MACN 4006 assigned to this genus by Kraglievich (1926). In the light of our findings we recommend that this assignment needs to be revised in future analysis. We followed guidelines approved by the American Society of Mammalogists (Gannon et al. 2007). All the specimens examined that were used in the comparisons and the institutional abbreviations are listed in Appendix I.

## RESULTS

### SYSTEMATICS

Order Rodentia Bowdich, 1821

Family Dinomyidae Alston, 1876

Subfamily Eumegamyinae Kraglievich, 1932

*Arazamys*, new genus

*Type and only species.*—*Arazamys castiglioni*, new genus and species.

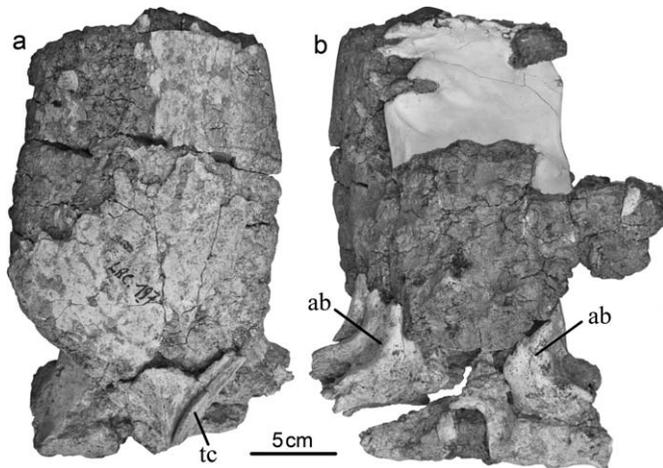


FIG. 2.—Holotype of *Arazamys castiglioni*, new genus and species (MNHN 2521); posterior part of the skull in a) dorsal and b) ventral views. Abbreviations: ab = auditory bullae, tc = right parasagittal crest.

**Distribution.**—Southern coast of San José Department, Uruguay. Late Miocene, Huayquerian South American Land Mammal Age.

**Etymology.**—*Araza* = after Arazatí beach, the type locality where the material was collected; *mys* = mouse.

**Morphological diagnosis.**—Large member of Eumegamysiinae, bigger than *Phoberomys* (Neopiblemidae) but somewhat smaller than the largest representatives of the Dinomyidae (genus *Isostylomys* and *Josephoartigasia*), characterized by having P4, M1, and M2 composed of 5 transverse lophs of which the first 2 (anterior ones) remain free and the 3 posterior ones are joined together on the lingual (internal) side. It differs from all species of *Isostylomys* by having P4 with the last 3 lophs joined. Also, it differs from *Eumegamys* and *Pentastylodon* by having M1 composed of 5 lophs (4 in *Eumegamys* and 6 in *Pentastylodon*) and from *Eumegamysops* by having M2 composed of 5 lophs. *Arazamys* is the only member of the Eumegamysiinae that bears a M3 composed of 5 lophs with the last 2 of them joined together (3 united in *Pentastylodon*).

Auditory region characterized by a short meatus acusticus externus (like *Eumegamysops* and *Eumegamys* and different from *J. monesi*), with a foramen stylomastoideum located below it and a well-developed ectotympanic cavity.

*Arazamys castiglioni*, new genus and species

Figs. 2–4, 6–8; Table 1

**Holotype.**—MNHN 2521, posterior region of the skull preserving the braincase, both occipital condyles, and the entire right auditory region. Complete dental series except for the left P4 and part of the right incisor. Well preserved Atlas.

**Hypodigm.**—The holotype is the only specimen known to date.

**Type locality and stratigraphy.**—Fossil remains were collected on the Arazatí beach coastal platform in the Department of San José, southwestern Uruguay (34°34'S,

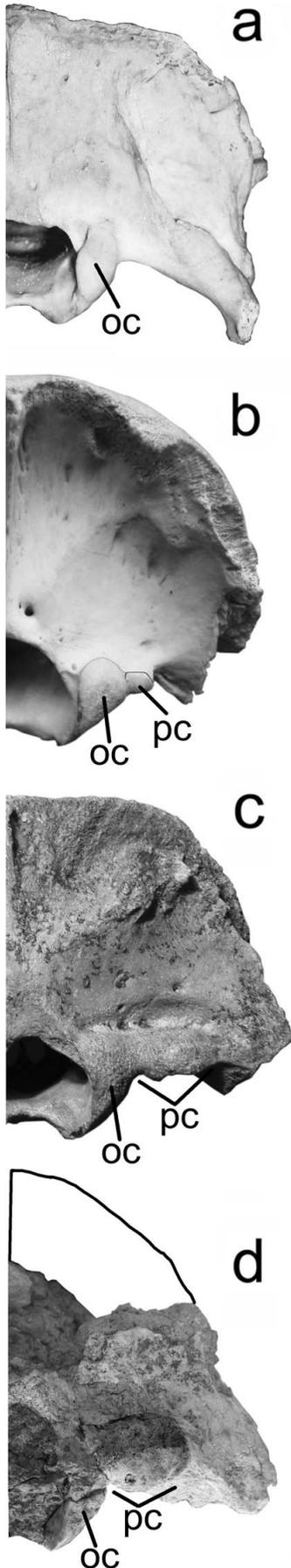
56°58'W; Fig. 1). Three lithostratigraphic units are usually recognized in the outcrops exposed on the coastal cliffs and the littoral platform of San José Department. From the base to the top of the section these are the Camacho (late Miocene), the Raigón (Pliocene to Pleistocene), and the Libertad (Pleistocene) formations (Bossi and Navarro 1991; Tófaló et al. 2009).

In Arazatí the sediments of the Camacho Formation represent the first 2–5 m of the base of the cliffs and the exposed littoral platform at sea level (Perea and Martínez 2004; Sprechmann et al. 2000). Field observations indicate that the sediments continue into the Río de La Plata, although the extent and thickness under the surface of the water are unknown (Sprechmann et al. 2000). For some authors this lithofacies represents an independent unit, the Kiyú Formation (Francis and Mones 1965), or the base of the Raigón Formation (Bossi and Navarro 1991). Sprechmann et al. (2000), while discussing the lithology of the Camacho Formation in the area, proposed the recognition of this local unit as the Kiyú lithofacies.

The sediments of the Camacho Formation are composed of conspicuous greenish gray friable and moderately compacted pelite that becomes greenish-brownish toward the top of the formation in its contact with the superposed Raigón Formation. This sedimentation episode probably represents a late Miocene transgressive event. The facies includes oyster patch reefs and incrustated ichnofossils such as *Ophiomorpha nodosa* and *Thalassinoides* sp. (Sprechmann et al. 1998, 2000), and vertebrates such as fishes, freshwater turtles, estuarine birds, and an abundant record of terrestrial mammals (Perea 2005). The holotype of *A. castiglioni* was recovered from the greenish sandy pelite a few meters above the shoreline of the Río de la Plata in the Kiyú lithofacies of the Camacho Formation (Sprechmann et al. 2000). This unit is chronobiostatigraphically assigned to the late Miocene Huayquerian South American Land Mammal Age (Perea and Martínez 2004), as is suggested by its fossil mammal assemblage that includes marsupial carnivores, xenarthrans, hystricognath rodents, notoungulates, litopterns, and cetaceans (Perea 2005; Perea et al. 1994). The presence of a terrestrial fauna embedded with estuarine and marine oysters, fish remains, turtles, and flamingoes is considered to be the result of transport into a paralic environment, possibly including coastal lagoons and floodplains in an estuarine or deltaic system (Perea 2005; Perea et al. 1996; Ubilla et al. 1990). Skeletal remains frequently appear with some degree of articulation between bones and with a low degree of weathering and deformation, allowing us to suppose limited transport and quick burial after deposition. The presence of disarticulated bones in addition to partially articulated skeletons also supports the hypothesis of a parautochthonous origin for these faunas.

**Etymology.**—In honor of Luis Castiglioni, Uruguayan amateur paleontologist who collected the type material and several other remarkable fossils during the last 3 decades.

## Description and Comparison



*Skull.*—Only the rear half of the skull has been preserved, which includes much of the frontal and parietal bones all solidly fused together. Two parasagittal crests are visible in dorsal view and as in all representatives of the family Dinomyidae are remarkable for their great development. Although the most posterior region of the skull has not been preserved, we assume that these 2 crests joined each other, forming a short sagittal crest (see Fig. 2a). In posterior view the well-developed occipital condyles can be seen. The foramen magnum is subcircular and lies perpendicular to the nuchal plane.

A pair of extra articular extensions called paracondyles or accessory condyles (Ameghino 1916; Burmeister 1885) are positioned in the nuchal plane at the external lateral side of each of the occipital condyles (Fig. 3). In posterior view they form 2 well-defined articular sheets of slightly convex subcircular outline, connected to the occipital condyles through a flat surface. These unique structures do not exist in any other group of mammals and are of great systematic importance because their presence is a diagnostic feature of the Dinomyidae (including *D. branickii*) and clearly separates them from other giant rodents such as the Hydrochoeridae, Neoeppiblemidae, and “Heptaxodontidae” (Ameghino 1916; Horovitz et al. 2006; Mones 1997; Negri and Ferigolo 1999; Rinderknecht and Blanco 2008). Compared with other Dinomyidae (*D. branickii*, *Josephoartigasia*, *Drytomomys*, *Telicomys*, *Tetrastylus*, *Eumegamysops praependens*, MACN 4006, and MACN 4007) from which these structures are also known, in *Arazamys* they are more rounded and with a larger surface. Above each of the paracondyles is a depression for the dorsal edge of the atlas. Although the function of the paracondyles is uncertain (Ameghino 1916; Mones 1997), the existence of these accessory articular facets, in conjunction with the development of a marked occipital fossa for the atlas, indicates that the articulation of the 1st vertebra with the skull was extremely solid.

The auditory bullae are small in proportion to the size of the skull (Fig. 2b), kidney-shaped and not inflated, as characteristically observed in Eumegamyinae (in contrast with the condition present in the remaining subfamilies that possess inflated auditory bullae). The meatus acusticus externus forms a short tube of circular cross section (Fig. 4c). As in some Eumegamyinae, an excavated pit or cavity is located anterior to the meatus acusticus externus. Despite an exhaustive search in the classical anatomical literature, we were unable to find a description or a suggested nomenclature for this particular

←

FIG. 3.—Right occipital region (nuchal plane, not to scale) of a) *Lagostomus maximus* (MNHN comp-207), b) *Dinomys branickii* (MNHN 3796), c) *Eumegamysops praependens* (MLP 41XII-13-237), and d) holotype of *Arazamys castiglioni*, new genus and species (MNHN 2521, reversed side). oc = occipital condyle, pc = paracondyle.

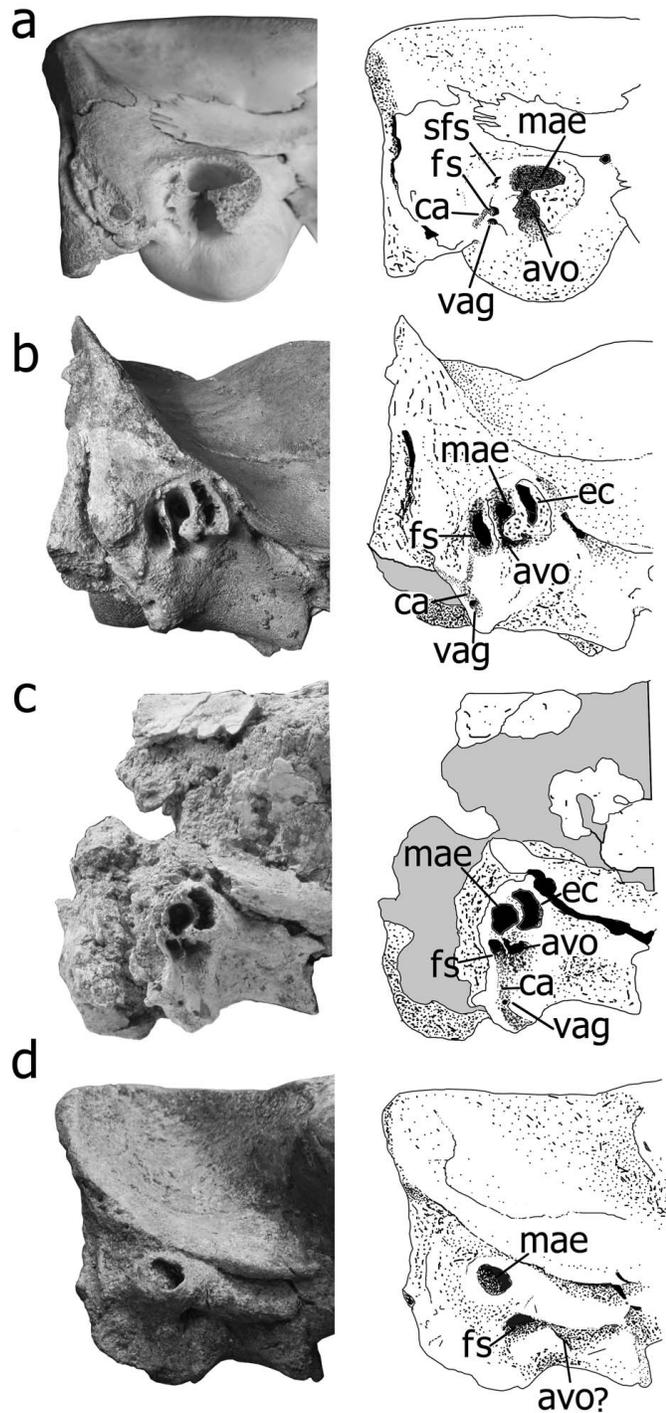


FIG. 4.—Right auditory region (not to scale) of a) *Dinomys branickii* (MNHN 3796, reversed side), b) *Eumegamysops praependens* (MLP 41XII-13-237), c) holotype of *Arazamys castiglioni*, new genus and species (MNHN 2521), and d) *Josephoartigasia monesi* (MNHN 921). avo = accessory ventral opening, ca = canal between foramen stylomastoideum and vagina processus hyoidei, ec = ectotympanic cavity, fs = foramen stylomastoideum, mae = meatus acusticus externus, sfs = secondary foramen stylomastoideum, vag = vagina processus hyoidei.

TABLE 1.—Dental measurements (in mm) of *Arazamys castiglioni*, new genus and species (MNHN 2521).

	Mesiodistal length	Buccolingual width
Right P4	22.9	20.5
Right M1	25.0	20.7
Right M2	24.8	19.2
Right M3	26.7	19.1
Left P4	—	—
Left M1	21.1	20.4
Left M2	25.1	19.0
Left M3	26.3	19.8
Right I	—	25.4
Left I	210.0	25.6

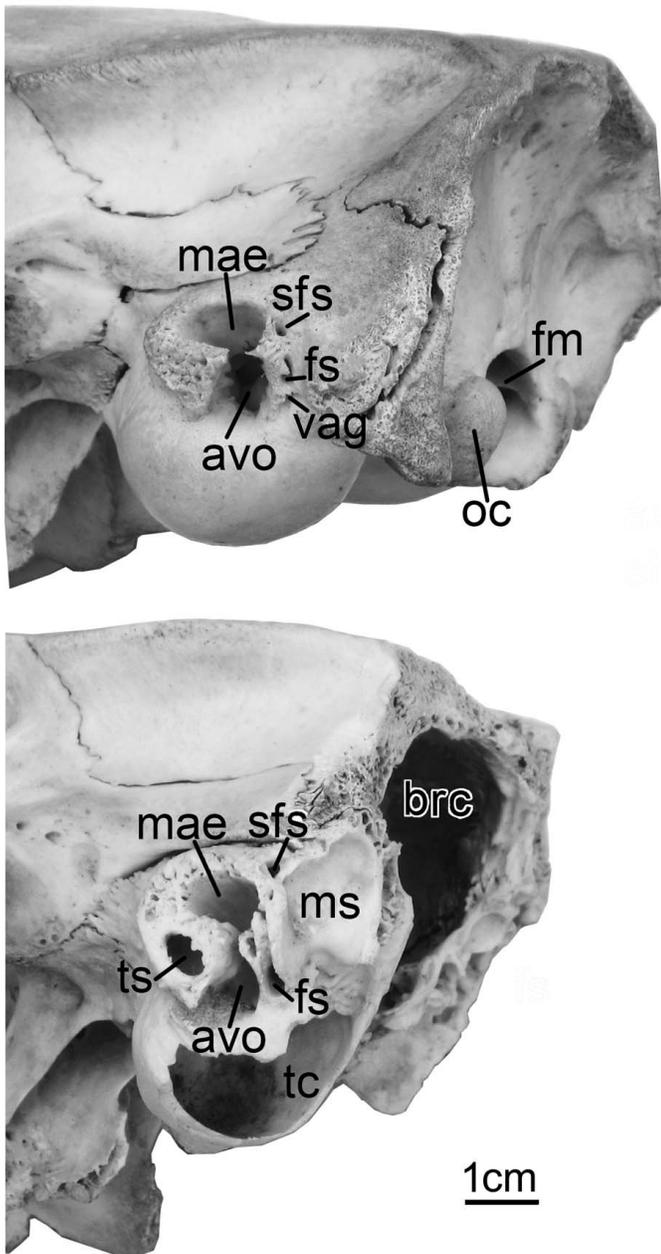
cavity or any similar structure. Faced with this dilemma we propose here to name it ectotympanic cavity, considering that a more inclusive review of the mammalian ear region might confirm the uniqueness of this anatomical structure. A detailed description of the cavity is offered in the next section. Below this ectotympanic cavity an accessory ventral opening is observed. The foramen stylomastoideum is located just below the meatus acusticus externus and is notable for its great development. Under the foramen stylomastoideum a canal that joins this foramen with a small circular groove is observed that we interpret as an attachment surface for articulation of the tympanohyal bone of the hyoid arch. The groove corresponds to the vagina processus hyoidei described by Van der Klaauw (1931) in several mammals (Fig. 4).

Due to the imperfect state of preservation of the mastoid bone, it is not possible to determine whether a secondary foramen stylomastoideum was present. Among the Dinomyidae some forms such as *Dinomys*, *Tetrastylus*, and possibly *Drytomomys* do present this secondary foramen (Figs. 4 and 5). As in all members of the subfamily Eumegamylinae, the foramen jugular (= foramen metoticum) of *Arazamys* is located in a retrotympenic fossa (Fernández de Alvarez 1958; Pascual 1967).

**Dentition.**—The dentition of *Arazamys* has been preserved almost completely except for the left P4 and part of the right incisor (Figs. 6 and 7). As frequently happens in the Dinomyidae, the grinding teeth in *Arazamys* are small relative to the estimated size of the skull and the great development of the incisors (Rinderknecht and Blanco 2008).

The robust incisors, from which only the anterior enamel band is retained, are pale orange in color, lack marked grooves, and present tiny striations that can be seen along the entire length of each tooth. The teeth are curved in lateral view, but the enamel band itself is flat.

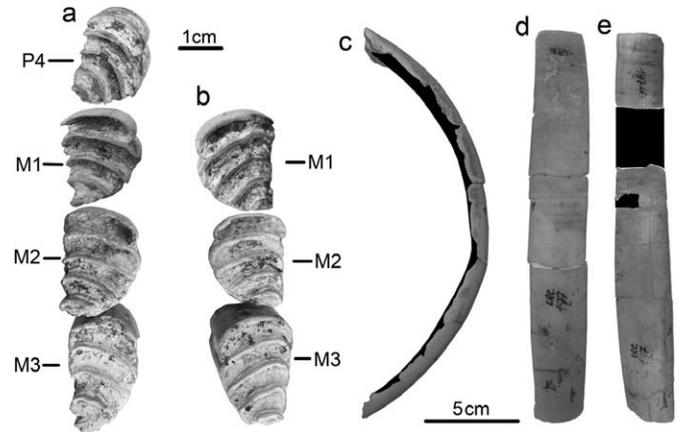
All the molars of the cheek-tooth series are similar in size (with P4 the shortest and M3 the longest of the series), hypselodont, and consist of 5 lophs or transverse sheets of dentine surrounded by a thin band of enamel—almost imperceptible in the back of each loph—and separated by a narrow layer of cement. Although the union pattern between the lophs varies with each tooth, when it occurs it is always at



**FIG. 5.**—Left auditory region of *Dinomys branickii* showing the external (top, MNHN 3796) and internal (bottom, MNHN 3795) morphology. avo = accessory ventral opening, brc = braincase, fs = foramen stylomastoideum, fm = foramen magnum, mae = meatus acusticus externus, ms = mastoid sinus, oc = occipital condyle, sfs = secondary foramen stylomastoideum, tc = tympanic cavity, ts = tympanic sinus, vag = vagina processus hyoidei.

the lingual side. The occlusal surface on each tooth is almost flat with the labial and lingual borders equally worn.

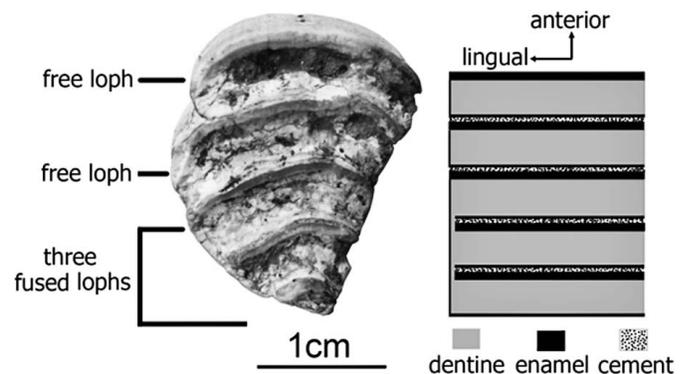
The P4 is triangular in occlusal view and composed of 5 transverse lophs with marked curvature. The 2 anterior lophs remain free, and the 3 posterior ones are joined together along the lingual side. As in other representatives of the Eumegamylinae, the 1st loph has a transverse width significantly narrower than the rest of the lophs in the tooth (Fig. 6). M1 and M2 possess a conformation similar to that of P4, with 2



**FIG. 6.**—Holotype of *Arazamys castiglioni*, new genus and species (MNHN 2521); a) right P4–M3 in occlusal view, b) left molar series in occlusal view, left incisor in c) lateral and d) anterior views, and e) right incisor in anterior view.

free anterior lophs and 3 posterior ones joined lingually. These teeth differ from P4 by presenting less curved lophs, and the 1st loph of each tooth is less reduced in transverse width. M3 is composed of 3 free anterior lophs and 2 smaller posterior lophs that also are united lingually.

*Atlas.*—The atlas is the only preserved postcranial bone and is characterized by its robustness and the presence of an extra pair of articular facets for the paracondyles (Fig. 8). The neural spine has not been preserved, but a detailed study of this region suggests that it was very small. In frontal view the neural canal presents a subelliptical shape that becomes an inverted bell in posterior view. On both sides the maximum transverse width is achieved in its dorsal portion. Given the fragile state of the bone, it has not been possible to remove the sediments that fill this cavity. The transverse processes are not preserved. The paracondylar articular facets are well developed and extend laterally. They are concave, subtriangular, anteriorly projected, and separated by a tenuous ridge from the occipital facets. The articular facets for the occipital condyles are concave and less elongated longitudinally than in their transverse axis. The articular facets for the axis are nearly flat. The transverse foramina are covered with matrix, precluding their description. The degree of fusion of the sutures of the



**FIG. 7.**—Occlusal view of the left M1 of *Arazamys castiglioni*, new genus and species (MNHN 2521).



FIG. 8.—Atlas of *Arazamys castiglioni*, new genus and species (MNHN 2521), in anterior (top) and posterior (bottom) views. Dashed lines show the articulation surfaces for paracondyles.

atlas indicates that the specimen was an adult at the time of death (Fig. 8).

## DISCUSSION

Historically the taxonomy and systematics of fossil Dinomyidae have relied solely on attributes of cranial morphology (Kraglievich 1926, 1930). Until now the main characteristics used to define the different groups (subfamilies) have been the number of lophos that compose each tooth, the confluences among the lophos on each tooth, the lingual morphology of each of the lophos, the degree of hypsodonty of the teeth, the presence or absence of a sagittal crest, the morphological patterns of the auditory bullae, and the presence of a pretympanic fossa and a retrotympanic fossa (Fields 1957; Kraglievich 1926, 1930; Pascual 1967). Of these traits, the vast majority of the descriptions of genera and species rely almost completely on the attributes of the dental series and in a few exceptional cases even on the morphological particularities observed in just one single tooth (i.e., *Doellomys parvus*, *Pentastylomys racedi*, and *Protomegamys coligatus*). The real value of the dental topology as a robust character set for taxonomic purposes remains to be demonstrated by a detailed study on the homologies and the

ontogenetic development of dental traits in the entire family.

Following the suprageneric-level traditional classifications (Pascual 1967), *Arazamys* should be included within the subfamily Eumegamyinae based on its enormous size, the shape and composition of the tooth lophos, its kidney-shaped and proportionately small bulla, and the presence of a sagittal crest. Unfortunately, the existence of a pretympanic fossa (present only in Eumegamyinae—Pascual 1967; Rinderknecht and Blanco 2008) cannot be demonstrated in our material because of the lack of preservation of the area where the fossa is located. It is important to clarify that given the fragmentary nature of the fossil record, many of the extradental features that have traditionally been used to diagnose subfamilies within Dinomyidae cannot be tested in all described genera and species. This is, for example, the case of the Potamarchinae and Gyriabrinae, from which a complete braincase has never been published. The only genera of the almost 20 described for the whole family in which nearly complete skulls are preserved are *Dinomys* (the living representative of Dinomyinae), *Telicomys*, *Tetrastylus* (Rovereto 1914), *Eumegamysops* (Fernández de Alvarez 1947, 1958), and *Josephoartigasia* (both of them joined in the Eumegamyinae). This fundamental restriction highlights the importance of the dental series as a necessary element for present taxonomic use when describing or referring new specimens. Following this reasoning, *Arazamys* is placed in the subfamily Eumegamyinae because all upper molars are composed of more than 4 lophos (unlike Tetrastylinae and Dinomyinae), which never join at the labial side (unlike Potamarchinae and Gyriabrinae). Within Eumegamyinae *Arazamys* is the only taxon that has an M3 with only 2 lophos united lingually (see Fig. 6). It is also important to note that P4, M1, and M2 have an identical conformation; each is formed by 5 lophos, with the 3 posteriormost ones joined lingually, a condition only previously recorded in the genus *Josephoartigasia* of the Pliocene of Uruguay. The latter and *Arazamys* differ in tooth morphology only in the existence of a small extra loph in M3 in the former.

Despite being one of the best preserved Dinomyidae, *Arazamys* (as any other dinomyid known so far) must be diagnosed 1st by dental morphology, because features such as the shape of the auditory bulla or the presence of a pretympanic fossa cannot be used reliably in the systematics of the Dinomyidae until complete skulls of the Potamarchinae and Gyriabrinae are described. Nevertheless, cranial morphology and specifically the auditory region do help in the characterization of forms at the generic and some suprageneric levels, for example, supporting distinctions between members of the Dinomyinae, Tetrastylinae, and Eumegamyinae, or separating genera within the Eumegamyinae themselves. As we note in the following paragraphs, this distinction could be of great interest in the search for additional phylogenetically informative characters within the Dinomyidae.

Although the auditory region of Eumegamyinae presents very peculiar characteristics, it is known from only just 3

genera (*Eumegamysops*, *Eumegamys*, and *Josephoartigasia*) and has never been studied in detail. One of the most remarkable features of this region is the existence in some Eumegamyinae (including *Arazamys*) of the ectotympanic cavity positioned anterior to the meatus acusticus externus (Fig. 4). Our studies show that this cavity is not a false or external auditory meatus or meatus acusticus externus spurium (Van der Klaauw 1931), because it is delimited uniquely by the ectotympanic bone without involvement of the postglenoid process. The location of this cavity (anterior to the meatus acusticus externus) also precludes the possibility that it represents a foramen supratympanicum or a sinus epitympanicum. In *Dinomys* hollow cavities without external communication (tympanic sinuses) are located in the ectotympanic bone anterior to the meatus acusticus externus (Fields 1957; Fig. 5). We believe that this cavity is actually part of these sinuses, which in many Eumegamyinae reach such a pronounced development that they join one another, communicating with the outside. A small foramen in the inner wall of the ectotympanic cavity of Eumegamyinae (whose function is unknown to us) also is present in the innermost region of the tympanic sinuses of *Dinomys* (see Fig. 5). This leaves little doubt about the homology of these 2 structures, at least for *Dinomys* and the Eumegamyinae. Putative origin of the ectotympanic fossa from the tympanic sinuses also enables us to propose that the interpretation of that structure as a part of the meatus acusticus externus is incorrect (Fernández de Alvarez 1958).

The auditory region of *Arazamys* follows the general pattern of the auditory region in Eumegamyinae, with a short meatus acusticus externus, a highly developed foramen stylomastoideum, and the presence of an ectotympanic cavity. Nevertheless, the arrangement of these structures differs from the condition observed in other members of the subfamily. In *Eumegamysops* the foramen stylomastoideum is located behind the meatus acusticus externus, whereas in *Arazamys* it lies just below the meatus. On the other hand, the accessory ventral opening in *Eumegamysops* is located below the meatus acusticus externus, whereas in *Arazamys* it is located below the ectotympanic cavity. Finally, the canal that connects the foramen stylomastoideum with the vagina processus hyoidei is nearly perpendicularly oriented in *Arazamys*, but in *Eumegamysops* this channel is directed toward the posterior region of the skull, becoming subdivided into 2 channels. The conformation of the auditory region in *Eumegamysops* is indistinguishable from that in the specimen MACN 4006 assigned to *Eumegamys* by Kraglievich (1926). Although the differences at the level of the auditory region between *Arazamys* and *Eumegamysops* are remarkable, both taxa show the general pattern described for the auditory region in Eumegamyinae. However, this general pattern is not present in the auditory region of *Josephoartigasia*, which clearly differs from *Arazamys*, *Eumegamys*, and *Eumegamysops*. In *Josephoartigasia* the ectotympanic cavity is absent, and the meatus acusticus externus is a long tube that projects into the posterior region of the skull (Fig. 4d). This tubular structure resembles

the one present in the family Chinchillidae and demonstrates that within the Eumegamyinae taxa that present similar dental morphologies (such as *Arazamys* and *Josephoartigasia*) can display significant differences in the auditory region.

In summary, our investigation indicates that the auditory region clearly exhibits a set of characters with potentially diagnostic value in the Dinomyidae, something that in the current state of knowledge is not possible to fully assess given the fragmentary nature of the specimens of almost all of the genera and species described (which as has been noted, are mostly based on dental or mandibular remains). In this sense, although the composition and pattern of the lophes in the dental series seem to be a reasonable enough basis on which to erect a new genus or species, the elucidation of the phylogenetic relationships along the Dinomyidae and certainly within Eumegamyinae is an unsolved problem whose answer depends on the discovery of reasonably complete cranial remains.

## RESUMEN

Se describen restos fósiles de un nuevo género de roedor gigante: *Arazamys castiglioni* (Mammalia, Rodentia, Dinomyidae), colectados en la costa de la Playa Arazatí (Departamento de San José, sur de Uruguay). Los materiales fueron exhumados de sedimentos pelíticos asignados a la Formación Camacho del Mioceno tardío, bioestratigráficamente correlacionados a la Edad Mamífero Huayqueriense. El material tipo consta de un atlas y el cráneo incompleto el cual preserva la caja craneana, la región auditiva y ambas series dentarias (exceptuando al P4 izquierdo y parte del incisivo derecho). La presencia de 5 lófos en el P4, M1, M2 y M3, en conjunto con el patrón de unión interlófos en cada uno de los dientes permite caracterizar a *Arazamys* como un nuevo género dentro de los Eumegamyinae. A partir de estudios comparativos de la anatomía de la región auditiva se describen 2 morfologías para Eumegamyinae; una caracterizada por presentar el meatus acusticus externus corto, un gran desarrollo del foramen stylomastoideum y una conspicua cavidad ectotimpánica y otra, caracterizada por presentar un meatus acusticus externus largo y carecer de fosa ectotimpánica. El potencial valor taxonómico y sistemático de la región auditiva en Dinomyidae es discutido a la luz de estos resultados.

## ACKNOWLEDGMENTS

We express our gratitude to P. Jenkins, M. Reguero, and A. Kramarz, who allowed access to the collections under their care. D. Croft and P. Higgins provided dedicated help and made insightful comments that clearly improved the manuscript. A. Candela, C. Vieytes, N. Nasif, and M. G. Vucetich provided us with technical literature, images, and information about their current investigations on caviomorph rodents. Two anonymous reviewers made useful corrections and shared their points of view on specific topics, helping us to refine some sections of the manuscript. To all of them we express our deepest gratitude. This work was supported by the Agencia Nacional de Investigación e Innovación and Pedeciba-Biología, Uruguay.

## LITERATURE CITED

- ALSTON, E. R. 1876. On the classification of the order Glires. Proceedings of the Zoological Society of London 1876:67–98.
- AMEGHINO, C. 1916. Algunas observaciones curiosas sobre una cabeza del género *Tetrastylus* de Catamarca. *Physis* 2:429–430.
- AMEGHINO, F. 1883a. Sobre una colección de mamíferos fósiles del piso mesopotámico de la formación patagónica, recogidos en las barrancas del Paraná, por el profesor Pedro Scalabrini. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 5:101–116.
- AMEGHINO, F. 1883b. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el Profesor Scalabrini en las barrancas del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 5:257–306.
- AMEGHINO, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles oligocenos recogidos por el profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincial de la Ciudad del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 8:5–207.
- AMEGHINO, F. 1886. Contribuciones al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 9:5–228.
- AMEGHINO, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias* 6:xxxii, 1–1027.
- AMEGHINO, F. 1891a. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural* 1:129–167.
- AMEGHINO, F. 1891b. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1:240–259.
- BLANCO, R. E. 2008. The uncertainties of the largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 275:1957–1958.
- BONDESIO, P. 1978. La presencia del género *Carlesia* (Rodentia, Dinomyidae, Eumegamyinae) en la formación Arroyo Chasicó (Plioceno Temprano), Provincia de Buenos Aires. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”* 2:198–206.
- BOSSI, J., AND R. NAVARRO. 1991. *Geología del Uruguay*. Departamento de Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- BOWDICH, T. E. 1821. An analysis of the natural classifications of Mammalia for the use of students and travellers. J. Smith, Paris, France.
- BURMEISTER, G. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por D. Augusto Bravard y mencionados en su obra precedente. *Anales del Museo Público, Buenos Aires* 3:95–174.
- CALCATERRA, A. 1972. Dos roedores fósiles nuevos para Uruguay y confirmación de otro. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo* 1:11–21.
- CANDELA, A., AND N. L. NASIF. 2006. Systematics and biogeographic significance of *Drytomomys typicus* (Scalabrini in Ameghino, 1889) nov. comb., a Miocene Dinomyidae (Rodentia, Hystricognathi) from Northeast of Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 3:165–181.
- COLLINS, L. R., AND J. F. EISENBERG. 1972. Notes on the behaviour and breeding of pacaranas (*Dinomys branickii*) in captivity. *International Zoo Yearbook* 12:108–114.
- FERNÁNDEZ DE ALVAREZ, E. 1947. Nota preliminar sobre nuevos roedores “Eumegamyidae.” *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 2:59–64.
- FERNÁNDEZ DE ALVAREZ, E. 1958. Sobre nuevos restos de *Eumegamysops praependens* (Amegh.) Kragl. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 13:87–104.
- FIELDS, R. W. 1957. Hystricomorph rodents from the late Miocene of Colombia, South America. *University of California Publications in Geological Sciences* 32:273–404.
- FRANCIS, J. C., AND A. MONES. 1965. Sobre el hallazgo de *Cardiatherium talicei* n. sp. (Rodentia, Hydrochoeridae) en la Playa Kiyú, Departamento de San José, República Oriental del Uruguay. *Kraglieviana* 1:3–44.
- FRANCIS, J. C., AND A. MONES. 1966. *Artigasias magna* n. g., n. sp. (Eumegamyinae), un roedor gigantesco de la época Pliocena superior de las barrancas de San Gregorio, Departamento de San José, República Oriental del Uruguay. *Kraglieviana* 1:89–100.
- GANNON, W. L., R. S. SIKES, AND THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS. 2007. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 88:809–823.
- HILL, J. E. 1935. The cranial foramina in rodents. *Journal of Mammalogy* 16:121–129.
- HOROVITZ, I., M. R. SÁNCHEZ-VILLAGRA, T. MARTIN, AND O. A. AGUILERA. 2006. The fossil record of *Phoberomys pattersoni* Mones 1980 (Mammalia, Rodentia) from Urumaco (late Miocene, Venezuela), with an analysis of its phylogenetic relationships. *Journal of Systematic Paleontology* 4:239–306.
- KRAGLIEVICH, L. 1926. Los grandes roedores terciarios de la Argentina y sus relaciones con ciertos géneros pleistocenos de las Antillas. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 34:121–135.
- KRAGLIEVICH, L. 1930. Descripción de un interesante roedor eumegámico descubierto en el Uruguay. *Gyriabrus teisseirei*, n. sp. *Revista de la Sociedad de Amigos de la Arqueología* 4:219–224.
- KRAGLIEVICH, L. 1932a. Diagnósis de nuevos géneros y especies de roedores cávidos y eumegámidos fósiles de la Argentina. Rectificación genérica de algunas especies conocidas y adiciones al conocimiento de otras (first part). *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 114:155–181.
- KRAGLIEVICH, L. 1932b. Diagnósis de nuevos géneros y especies de roedores cávidos y eumegámidos fósiles de la Argentina. Rectificación genérica de algunas especies conocidas y adiciones al conocimiento de otras (second part). *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 114:211–237.
- LESSERTISSEUR, J., AND R. SABAN. 1967. Squelette axial. Pp. 584–708 in *Traité de zoologie* (P. P. Grassé, ed.). Masson et Compagnie, Paris, France.
- MILLIEN, V. 2008. The largest among the smallest: the body mass of the giant rodent *Josephoartigasia monesi*. *Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 275:1953–1955.
- MONES, A. 1986. *Palaeovertebrata Sudamericana*. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 82:1–625.
- MONES, A. 1997. Estudios sobre la familia Dinomyidae, II. Aportes para una osteología comparada de *Dinomys branickii* Peters, 1873 (Mammalia: Rodentia). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo* 29:1–40.
- MONES, A. 2007. *Josephoartigasia*, nuevo nombre para *Artigasias Francis & Mones, 1966* (Rodentia, Dinomyidae), non *Artigasias Christie, 1934* (Nematoda, Thelastomatidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo* 36:213–214.
- MONES, A., AND L. R. CASTIGLIONI. 1979. Additions to the knowledge on fossil rodents of Uruguay (Mammalia: Rodentia). *Paläontologische Zeitschrift* 53:77–87.

- NEGRI, F. R., AND J. FERIGOLO. 1999. Anatomía craneana de *Neopiblema ambrosettianus* (Ameghino, 1889) (Rodentia, Caviomorpha, Neopiblemidae) do Mioceno superior–Plioceno, Estado do Acre, Brasil, e revisão das espécies de gênero. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 11:1–80.
- PASCUAL, R. 1967. Familia Dinomyidae. Pp. 123–127 in *Paleontografía Bonaerense* (A. V. Borrello, ed.). Vol. 4 (Vertebrata). Comisión de Investigación Científica, La Plata, Argentina.
- PATTERSON, B., AND A. E. WOOD. 1982. Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia and the relationships of the Caviomorpha. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 149:371–543.
- PEREA, D. 2005. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno superior de Uruguay. *Ameghiniana* 42:175–190.
- PEREA, D., AND S. MARTÍNEZ. 2004. Estratigrafía del Mioceno–Pleistoceno en ellitoral sur-oeste de Uruguay. Pp. 105–124 in *Cuencas sedimentarias de Uruguay, Cenozoico* (G. Veroslavsky, M. Ubilla, and S. Martínez, eds.). Ediciones DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.
- PEREA, D., M. UBILLA, S. MARTÍNEZ, G. PIÑEIRO, AND M. VERDE. 1994. Mamíferos neógenos del Uruguay: la edad mamífero Huayqueriense en el “Mesopotamiense.” *Acta Geológica Leopoldensia* 39:375–389.
- PEREA, D., M. UBILLA, AND G. PIÑEIRO. 1996. First fossil record (late Miocene) of *Phrynops* (*P. geoffroanus* complex: Chelidae) from Uruguay: biostratigraphical and paleoenvironmental context. *Copeia* 2:445–451.
- PETERS, W. C. H. 1873. Über *Dinomys*, eine merkwürdige neue Gattung von Nagethieren aus Peru. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin* 1873:551–552.
- POCOCK, R. I. 1926. The external characters of a young female *Dinomys branickii* exhibited in the Society’s Gardens. *Proceedings of the Zoological Society of London* 96:221–230.
- RINDERKNECHT, A., AND R. E. BLANCO. 2008. The largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 275:923–928.
- ROVERETO, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25:1–247.
- SANBORN, C. C. 1931. Notes on *Dinomys*. *Field Museum of Natural History, Zoology Series* 18:149–155.
- SPRECHMANN, P., A. L. FERRANDO, AND S. MARTÍNEZ. 2000. Estado actual de los conocimientos sobre la Formación Camacho (Mioceno medio–superior, Uruguay). Pp. 47–65 in *El Neógeno de Argentina* (F. G. Aceñolanza and R. Herbst, eds.). Instituto Superior de Correlación Geológica, Serie Correlación Geológica, Tucumán, Argentina.
- SPRECHMANN, P., M. VERDE, S. MARTÍNEZ, AND C. GAUCHER. 1998. Paleocología y ambientes de sedimentación de bioestromos y “patch reefs” de ostreidos, sus endolitos y epibiontes (Formación Camacho, Mioceno medio–superior; Uruguay). *Actas II Congreso Uruguayo de Geología* 1:205–209.
- TÓFALO, O. R., ET AL. 2009. Geological, pedological and paleomagnetic study of the late Cenozoic sedimentary sequence in southwestern Uruguay, South America. *Quaternary International* 210:6–17.
- UBILLA, M., D. PEREA, C. TAMBUSI, AND E. P. TONNI. 1990. Primer registro fósil de Phoenicoptheridae (Aves: Charadriiformes) para el Uruguay (Mio–Plioceno). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 62:61–68.
- VAN DER KLAUW, C. J. 1931. The auditory bulla in some fossil mammals with a general introduction to this region of the skull. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 12:1–352.
- VUCETICH, M. G., D. H. VERZI, AND J. L. HARTENBERGER. 1999. Review and analysis of the radiation of the South American Hystricognathi (Mammalia, Rodentia). *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Series IIA. Earth and Planetary Science* 329:763–769.
- WHITE, T. G., AND M. S. ALBERICO. 1992. *Dinomys branickii*. *Mammalian Species* 410:1–5.

Submitted 25 March 2010. Accepted 24 August 2010.

Associate Editor was William F. Perrin.

## APPENDIX I

*Specimens examined.*—Acronyms for institutions are as follows: BMNH, British Museum of Natural History, London, United Kingdom; MNHN, Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay; MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia,” Buenos Aires, Argentina.

*Josephoartigasia monesi.*—Complete skull (holotype) (MNHN 921).

*Isostylomys* cf. *I. magnus.*—Nearly complete skull and mandibles (MNHN 2187).

*Dinomys branickii.*—Nearly complete skeleton (MNHN 3795).

*Dinomys branickii.*—Skull (MNHN 3796).

*Dinomys branickii.*—Skull (BMNH-34.9.10.191).

*Dinomys branickii.*—Skull (BMNH-12.1.15.4).

*Eumegamysops praependens.*—Incomplete skull (MLP 41XII-13-237).

*Eumegamysops praependens.*—Braincase assigned to *E. praependens* (MACN 4007) by Fernández de Alvarez (1958). Because this material has no associated teeth, the taxonomic assignment is dubious.

*Eumegamys paranensis.*—Braincase assigned to *E. paranensis* by Kraglievich (1926) (MACN 4006). Because this material has no associated teeth, the taxonomic assignment is dubious.

*Telicomys giganteus.*—Nearly complete skull (holotype) (MACN 8011).

*Tetrastylus intermedius.*—Nearly complete skull and mandibles (holotype) (MACN 8323).

## Segundo artículo

BLANCO, R. E., RINDERKNECHT, A. & G. LECUONA. 2011. The bite force of the largest fossil rodent. *Lethaia*, pp. 1-7, figs 1-2, 3 tablas.

En este artículo se estudia un aspecto relacionado con la paleobiología de los Eumegamyinae: la fuerza de mordida. El notable estado de preservación del ejemplar tipo de *Josephoartigasia monesi* nos permitió realizar un estudio integral en base a diferentes metodologías utilizadas para estimar la fuerza de mordida en un mamífero fósil.

La primera de estas metodologías se basa en estimar la fuerza de mordida correlacionando este parámetro con la masa corporal; el segundo método considera las áreas de sección de los principales músculos involucrados en la mordida y los respectivos brazos de palanca (para realizar este análisis se efectuó una reconstrucción muscular del cráneo de *Josephoartigasi monesi*) y por último se consideró un método fenomenológico que predice que la sección de los incisivos de los roedores se encuentra en relación directa con la fuerza de mordida.

Los dos primeros métodos arrojaron resultados cercanos a las 1000 Newtons para la fuerza de mordida pero el último de ellos dio un resultado que ronda los 3000 Newtons. Este último dato resulta sorprendente no solamente por la diferencia que tiene con los obtenidos utilizando la masa corporal estimada y la acción de los músculos sino porque 3000 Newtons parece una fuerza excesiva. La explicación que se da en el artículo es que *Josephoartigasia monesi* posee los incisivos desproporcionalmente grandes para su tamaño y que seguramente los utilizaría para realizar alguna actividad no relacionada con una mordida estática. Otra explicación posible puede estar relacionada con la proodoncia de los incisivos superiores.



# The bite force of the largest fossil rodent (Hystricognathi, Caviomorpha, Dinomyidae)

R. ERNESTO BLANCO, ANDRÉS RINDERKNECHT AND GUSTAVO LECUONA

## LETHAIA



Blanco R.E., Rinderknecht, A. & Lecuona, G. 2011: The bite force of the largest fossil rodent (Hystricognathi, Caviomorpha, Dinomyidae). *Lethaia*, DOI: 10.1111/j.1502-3931.2011.00265.x

An exceptionally well-preserved skull of the largest fossil rodent *Josephoartigasia monesi* allows the first analysis of the bite mechanics of this group of South American giant rodents. In this study, we reconstructed the main anatomical features of the skull of this Pliocene rodent, relating them to the bite force at incisors. Bite force was estimated using three different techniques. Two methods suggest that bite forces at incisors of around 1000 N were possible for these mammals. However, the incisors seem to be stronger than expected for this bite force implying that the bite forces may have been greater than 3000 N. We consider three hypotheses: allometric effects, teeth digging or defence against predators, to explain our results. □ *Bite force, Dinomyidae, incisors, largest rodent, Pliocene.*

R. Ernesto Blanco [ernesto@fisica.edu.uy], Facultad de Ciencias, Instituto de Física, Iguá 4225, Montevideo 11400, Uruguay; Andrés Rinderknecht [apaleorinder@yahoo.com] and Gustavo Lecuona [sa\_fossil@yahoo.com], Museo Nacional de Historia Natural, CC. 399, 11000, Montevideo, Uruguay; manuscript received on 14/10/2010; manuscript accepted on 04/02/2011.

Dinomyids make up a family of caviomorph rodents that includes the largest rodents ever known (Bondasio 1978 and literature therein). The first undisputed fossil from this family dates back to the middle Miocene (Friasian–Laventan South American Land Mammal Ages), although there are some species from the late Oligocene of Bolivia that may have affinities with this group. Today, the family includes only the ‘pacarana’ (*Dinomys branickii*), a peculiar and poorly studied ‘long headed’ cursorial Amazonian caviomorph (Pocock 1926; Sanborn 1931; Collins & Eisenberg 1972; White & Alberico 1992). The most extreme Dinomyidae is the giant *Josephoartigasia monesi* recovered from Pliocene sediments in Uruguay (Rinderknecht & Blanco 2008).

Although the accuracy of body mass estimations has been debated (Blanco 2008; Millien 2008; Rinderknecht & Blanco 2008) there is agreement that it is the largest fossil rodent so far discovered. Although more than 60 fossil species have been described (Kraglievich 1926, 1930; Mones 1986) our knowledge of anatomy and palaeobiology of these animals is far from satisfactory due to the lack of associated cranial and post-cranial remains. In fact, most specimens are found as isolated teeth and/or small fragments of the skull or mandibles (Mones 1986). The complete skull of *Josephoartigasia monesi* provides a foundation to study the bite mechanics of this species. The bite force is an important aspect of mammal ecology and shed light into the palaeobiology and ecological role of

some species (Christiansen & Wroe 2007; Meers 2002; Therrien 2005a,b; Vizcaíno & De Iuliis 2003; Wroe *et al.* 2005).

In rodents, the well-developed incisors and large bite forces generally have been related to very strenuous functions, such as durophagy, digging burrows and wood processing, among others. Theoretical biomechanical methods have been developed to estimate the maximum bite force of mammals (Thomason 1991; Greaves 1995; Wroe *et al.* 2005; Christiansen 2007) but these methods underestimate maximum bite force. It has been suggested that at the level of cheek teeth the error may exceed a factor of two but at the incisors the error would be a factor between 1.3 and 1.5 (Thomason 1991). More recently, a comparison was made between the estimated bite forces by lever models and *in vivo* measurements in domestic dogs (Ellis *et al.* 2008). The biomechanical lever models generally underestimated bite forces at the canine and at the second molar giving mean values between 39% and 61% of the observed mean. However, it is not always the case that 2-D models underestimate in comparison with 3-D models, as in the case of *Smilodon fatalis* (McHenry *et al.* 2007). Not much empirical data on rodent bite forces are available and many problems preclude obtaining maximum performances in wild animals (see for example Meers 2002). However, the maximum bite force of aware rats was measured as 13 N that yields a bite force per body weight value of 4.33 (Nies & Ro 2004). The allometry of

maximal force was studied by Alexander (1985), who demonstrated that maximal force scales with body mass to the  $-1/3$  power. Thus, extrapolating the bite force measured in rats to that of a rodent of around 1000 kg yields a bite force/body weight value of around 0.29. Freeman & Lemen (2008) concludes that body mass and section modulus of the incisors are very good predictors of maximum bite force in living cricetid rodents. This provides a second method for estimating bite force that also can be applied to *J. monesi*.

In this study, we reconstructed the jaw and main jaw adductor muscles of *J. monesi*. From the reconstruction, we estimated the bite force following methods of Thomason (1991). Expected values of bite force were also calculated from body mass and incisors strength estimates. We also discuss the palaeobiological implications of our results.

## Materials and methods

A plastic cast was made from the skull of *J. monesi* housed in the Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo (MNHN 921, holotype) (Figs 1, 2). To reconstruct the mandibles (not preserved in the holotype), we based our model on a slightly smaller fossil specimen *Isostylomys* (MNHN 2187), which is closely related to *Josephoartigasia*, and the mandible features of the living *Dinomys branickii* (MNHN 3796). To reconstruct the muscles, we dissected the jaw muscles of *Hydrochoerus hydrochaeris* (the largest living rodent), *Myocastor coypus* and *Cavia pamparum* (see Fig. 1). As the myology and biology of *Dinomys* are poorly known, we chose other living hystricognath rodents covering a

broad size range. The main jaw adductor muscles are *musculus masseter* and *m. temporalis*. The effects of pterygoid muscles were considered negligible in comparison with the main adductor muscles.

The reconstruction of *m. temporalis* was relatively easy because the boundaries of the origin area in the skull of Dinomyidae are clearly visible (see Mones 1997). Although in most rodents the *m. temporalis* origin is not clearly bounded, in the Dinomyidae the origin area of this muscle in the deep temporal fossa is very clear (Kraglievich 1926, 1932; Fernández de Álvarez 1958; Rinderknecht & Blanco 2008). This muscle inserts in the coronoid process of the mandible, a structure absent in several dinomyids (Pascual 1967; Mones 1997). Fortunately in the preserved mandibles of many fossil taxa there is a rough region indicating the placement of muscle insertion (see Kraglievich 1926).

The *m. masseter* is divided in several branches (Windle & Parson 1899; Schulman 1906; Edgeworth 1935; Turnbull 1970; Naples 1987; Druzinsky 2010a,b). The main branches considered here are *m. masseter superficialis*, *m. masseter lateralis* and *m. masseter medialis* (=deep masseter or 'ZM', see Druzinsky 2010a). The cross-section of the *m. masseter medialis* can be accurately determined because in caviomorph rodents this branch passes through the infraorbital foramen (Tullberg 1899–1900; Cooper & Schiller 1975; Woods & Hermanson 1985). The cranial origin of *m. masseter medialis* is located in the maxilla-premaxilla masseteric fossa and the mandibular insertion is in a small depression named the masseteric mandible fossa. This fossa lies below p4–m1 in *Dinomys* but in the giant Dinomyidae (subfamily Eumegamyinae) is located between m1 and m2.

The reconstruction of the other two branches of the *m. masseter* is more uncertain because the insertions and origins are not as well-defined (see Saban 1968). The *m. masseter lateralis* inserts in the angular process of the mandible and in the skull the origin is marked by a jugal fossa. In our specimens, the insertions and origins can be roughly determined but the different branches cannot be distinguished. The *m. masseter superficialis* also inserts in the angular process of mandible (superficial to *lateralis*) forming the *pars reflexa* (Saban 1968; Cooper & Schiller 1975). The anterior limit of the origin of this muscle is located in the zygomatic apophysis of maxilla between P4 and M1. As the muscles fibres in both branches are aligned similarly, we represented *m. masseter lateralis* and *m. masseter superficialis* as a single cross-section. The origins of these muscles are along the zygomatic arch, thus it is difficult to determine the muscle force direction. These errors were considered in our sensitivity analysis.

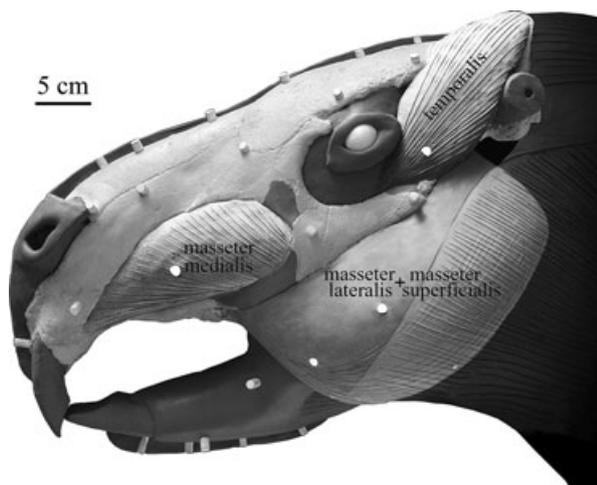


Fig. 1. Anatomical reconstruction of skull, jaw and main jaw adductor muscles of *Josephoartigasia monesi*. Dark areas were not present in the fossil.

The dissections of *Myocastor coypus* show that the relative muscle mass of the *m. masseter superficialis* and *m. masseter lateralis* (considered together) varies significantly among individuals. Our sensitivity analysis, described below, takes into account this effect.

Muscle cross-sectional areas were measured from sliced samples of the reconstructed muscles. Lever arms were measured from the skull with reconstructed mandible with a digital vernier caliper (Figs 1, 2). All data appear in Table 1. The maximum bite force was estimated from a quasistatic model of biting assuming that all the main muscles act together during maximum isometric force production:

$$F = (AM \cdot s_m + ADM \cdot s_{dm} + AT \cdot s_t) \times \frac{300\text{kPa}}{s_F}$$

where *AM* (*m. masseter superficialis* and *m. masseter lateralis* together), *ADM* (*m. masseter medialis* also known as deep masseter) and *AT* (*m. temporalis*) are the cross-section areas of main adductor muscles;  $s_m$ ,  $s_{dm}$  and  $s_t$  are the lever arms of the forces M, DM and T of the three muscle groups (Fig. 2),  $s_F$  is the lever arm of the bite force; 300 kPa is a typical value of the maximum stress developed by skeletal muscles (Fig. 2).

We employed a sensitivity analysis to estimate the changes in bite force when the values for each reconstructed parameter varied by 20%. We calculated bite force in these rodents from two predictors: body mass and incisor strength, using equations obtained from data collected from extant rodents (Freeman & Lemen 2008):

$$\log_{10}(\text{bite force}) = 0.430 \times \log_{10}(\text{body mass}) + 0.416$$

$$\log_{10}(\text{bite force}) = 0.566 \times \log_{10}(Z) + 1.432$$

where bite force is in newtons, body mass is in grams and *Z* is the section modulus of incisors at alveolar level with all dimensions measured in mm.

As estimates of the body mass of *J. monesi* vary widely (Blanco 2008), we used two ranges of body mass: 350–1534 kg obtained by Millien (2008) and

468–2686 kg obtained by Rinderknecht & Blanco (2008).

## Results

The mean bite force obtained from the reconstructed model was 959 N with the variation in bite force obtained from the sensitivity analysis of 799–1199 N (Table 2). Bite force values varied widely in the sensitivity analysis with changes in bite force lever arm but, fortunately, this measurement was fairly certain. The *masseter superficialis* + *lateralis* cross-section and lever arm were also important parameters for this analysis. Fortunately, bite force was not very sensitive to variations in these parameters (a 20% variation in these parameters was associated with a 13% variation in bite force). Other parameters were not important in the sensitivity analysis; the effect of varying these parameters for the *temporalis* muscle was almost negligible (a 20% variation was associated with a less than 2% variation in bite force).

The expected bite force calculated from estimated values of body mass ranged from 630 to 1515 N, with a value of 991 N for a body mass of 1000 kg (see Table 3). The expected bite force calculated from the section modulus of the incisors was 3214 N, a value much larger than all the other estimations.

## Discussion

The bite force estimate from the biomechanical model and the anatomical reconstruction (799–1199 N) is consistent with the expected value for a rodent with a body mass in the range estimated for *J. monesi* (630–1515 kg). However, the incisors seem to be much stronger than the expected for such bite forces (the estimate of bite force calculated from incisor strength was 3214 N). These results represent a much greater extrapolation beyond the data used to produce the predictive equation of Freeman & Lemen (2008). Therefore, a first explanation is that the equation itself does not reliably predict bite force in such a large rodent. However, the same argument can be applied to the equation of Thomason (1991) insofar as Thomason's correction factors and the work of Ellis *et al.* (2008) are based on much smaller taxa than *J. monesi*. The discrepancies in bite force estimates could also be due *J. monesi* having a larger safety factor in comparison with that of other rodents. Safety factors can be larger in situations, where the loads in the structure are more unpredictable or if the cost of a failure is too large (Alexander 1981). The former implies that rodents' incisors were used for tasks with less

Table 1. Data used in the biomechanical model.

	Measured value
<i>Masseter superficialis</i> + <i>lateralis</i> cross section	50 cm <sup>2</sup>
<i>Masseter superficialis</i> + <i>lateralis</i> lever arm	133.5 mm
<i>Masseter medialis</i> cross section	25 cm <sup>2</sup>
<i>Masseter medialis</i> lever arm	133.9 mm
<i>Temporalis</i> cross section	20.5 cm <sup>2</sup>
<i>Temporalis</i> lever arm	38.59 mm
Biting force lever arm	338.2 mm

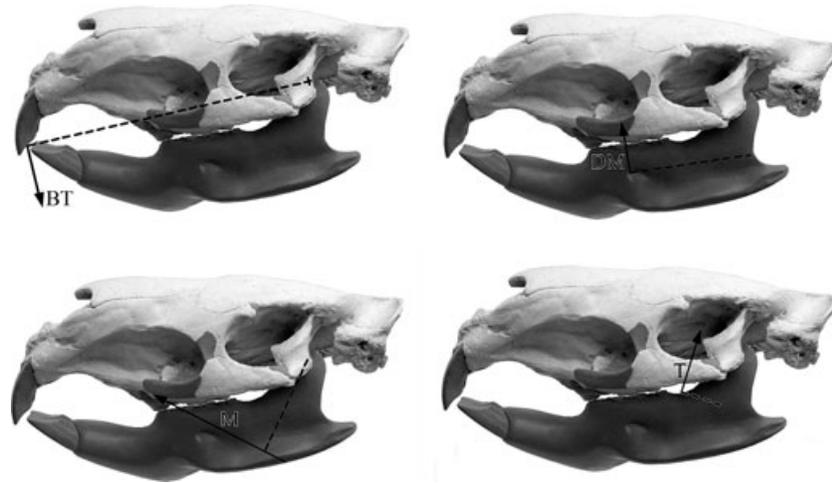


Fig. 2. Anatomical reconstruction of skull of *Josephaartigasia monesi* showing estimated bite force directions and lever arms (dotted lines). Abbreviation: BT, bite force; DM, *masseter medialis*; M, *masseter lateralis* + *masseter superficialis*; T, *temporalis*.

Table 2. Results of the mechanical model and sensitivity analysis.

Studied case	Maximum bite force (N)
Reconstructed anatomy case	959
+20% <i>masseter superficialis</i> + <i>lateralis</i> area (or +20% <i>masseter superficialis</i> + <i>lateralis</i> lever arm)	1080
-20% <i>masseter superficialis</i> + <i>lateralis</i> area (or -20% <i>masseter superficialis</i> + <i>lateralis</i> lever arm)	840
+20% <i>masseter medialis</i> area (or +20% <i>masseter</i> <i>medialis</i> lever arm)	1019
-20% <i>masseter medialis</i> area (or -20% <i>masseter</i> <i>medialis</i> lever arm)	899
+20% <i>temporalis</i> area (or +20% <i>temporalis</i> lever arm)	974
-20% <i>temporalis</i> area (or -20% <i>temporalis</i> lever arm)	943
+20% biting force lever arm	799
-20% biting force lever arm	1199

Table 3. Results of the predictive indicators of bite force, body mass and section modulus of incisors.

Predictor	Bite force (N)
Body mass (350 kg)	630
Body mass (468 kg)	714
Body mass (1000 kg)	991
Body mass (1534 kg)	1191
Body mass (2686 kg)	1515
Section modulus of incisors	3214

predictable forces, such as biting heterogeneous materials with variable compositions. Another possibility is that biting is done not only by jaw closing but also with skull movements and this second factor produces

more variable forces. A large cost of failure could be explained by a stronger dependency on the incisors to maintain a high fitness as for example by depending on the incisors for obtaining food or some other valuable resource. However, as the rodent's incisors grow continuously, it seems unlikely that the cost of failure could be extraordinary large.

The large incisors strength could instead be a consequence of some structural difference between *J. monesi* and the living rodents from which the predictive equation was constructed (Freeman & Lemen 2008). This would imply that *J. monesi* encountered larger stresses in incisors for the same amount of bite force. In a series of works on living fossorial rodents, incisor procumbency has been shown to be strongly related to two factors: body mass and tooth-digging behaviour (Lessa & Patton 1989; Lessa & Stein 1993). A study on scaling has shown that if there is strong positive allometry on rostral length, as is the general tendency in mammals, incisor procumbency must be increased with body size (Lessa & Patton 1989). Millien (2008) has recently proposed that in *J. monesi*, positive allometry on rostral length is even stronger than the general tendency for other mammals. The procumbency of the incisors of *J. monesi* can be only estimated because the incisors are broken at the alveolar level. However, it is clear from the rostral geometry and the curvature of the incisors roots that *J. monesi* incisors are extremely procumbent. Lessa & Patton (1989) considered the allometry of procumbency and predicted the extreme procumbency that is observed in giant rodents. As greater procumbency implies a larger angle between the incisor and the bite force, the moment of force is also larger. That produces larger bending stresses than for same bite force in a smaller rodent. We expect that extreme procumbency

produces an overestimation of bite force from incisor strength indicators. Procumbency is also associated with fossorial habitats (Lessa & Patton 1989, 1989; Lessa & Stein 1993). Although we must consider several possibilities, we think that procumbency is the most likely explanation of the discrepancies in bite force between the incisor strength and other two methods of estimation.

We estimated the cross-sectional areas of muscles assuming that they are all muscles had parallel fibres, rather than pinnate structure. This possibility could explain some of the discrepancies between different methods. But this effect cannot explain all of the difference because our sensitivity analysis did not produce such a large change in bite force when cross-sectional area was increased by 20% (see Table 2).

The absolute bite force of *J. monesi* seems to be close to the predicted value obtained from body size. This estimate of bite force is very large. For example, it is much larger than the bite force of almost all carnivores with bite force estimated by similar methods to the biomechanical model applied here (Wroe *et al.* 2005; Christiansen 2007). For large bodied herbivores bite aperture seems to be a more relevant value for fitness than bite force (Shiple *et al.* 1999). The *masseter medialis* seems to be a peculiar adaptation related to increasing incisal bite force in caviomorph rodents. Druzinsky (2010b) compared the bite force of two groups of rodents: *Aplodontia rufa* that has primitive adductor muscles morphology and sciuriform rodents that have an anterior lateral masseter morphology that suggests that this muscle is the functional analogue of *masseter medialis* in caviomorphs. Sciuriform rodents have a larger incisal bite force than *Aplodontia rufa* and the anterior lateral masseter of sciuriforms is responsible for 40% of the bite force whilst the same muscle in *Aplodontia rufa* provides only 1–4% of the bite force. These features suggest that the cross-sectional areas and lever arms of muscles such as the anterior lateral masseter of sciuriforms and the medial masseter of caviomorphs are adaptations for producing large incisal forces. Our sensitivity analysis shows that varying the cross-sectional area or lever arm length of the *masseter medialis* produces variations in bite force slightly smaller than the variations produced by changing these parameters for the complex of the *masseter superficialis* and *lateralis*, whereas changing these parameters for the *temporalis* muscle produced little change in bite force (see Table 2). These kinds of adaptations to increase incisal bite force are a peculiarity of rodents that seems to be important in *J. monesi*.

*Josephoartigasia monesi* skull has a very long diastema; large diastemas are associated with long rostral lengths. The toothless diastema enables rodents to

gnaw without ingesting unwanted material, as the lips can be drawn into the space behind the incisors, to close off the rear part of the mouth. A squirrel can gnaw through the shell of a nut but ingest nothing until it reaches the kernel, a beaver can fell a tree without filling its mouth with wood shavings, and a tooth-digging rodent can create a burrow without filling its mouth with sediments. The diastema also enables grazing mammals to eat long lengths of grass. When a rabbit, for instance, eats long grass it bites it off near the ground allowing the long ends to protrude from the side of the mouth through the diastema. These ends are drawn into the mouth by the tongue as chewing proceeds. (Alexander 1990 and references therein). However, the relatively small size of the tooth row of *J. monesi* in comparison with other skull measurements was considered previously (Blanco 2008) to suggest that this animal was not a good grazer and that it probably fed primarily on soft plants. Therefore, it is possible that *J. monesi* used its diastema to process non-alimentary items like tooth-digging rodents and nut eating squirrels do.

We think that the large absolute bite force of *J. monesi* yields additional palaeobiological clues. Freeman & Lemen (2008) discussed possible reasons for animals to have very large bite forces, and the only possibilities that seem consistent with their statistical results are fossoriality and durophagy. Both of these habits could have been used by *J. monesi* as the long diastema also suggests. Fossoriality may be disputed because this animal was so large. Nevertheless, there is fossil evidence in South America of burrows that were probably made by megamammals with body masses greater than 1 tonne (Zárate *et al.* 1998; Bargo *et al.* 2000; Vizcaíno *et al.* 2001). However, some of these burrows are from the Pleistocene, an age without fossil records of giant dinomids (but see Paula Couto 1951). *J. monesi* could have used digging not only for fossoriality, but also for feeding roots. The incisors may also have been a defensive weapon against terror birds (Phorusrhacidae) and carnivorous marsupials (Borhyaenidae). The incisors were probably the main defensive weapon against predators, if we consider that rodents are generally not well-suited for fast running and do not have natural weapons as the horns or antlers of other herbivores. Many living rodents use their small size to avoid predators by hiding from them, but large rodents such as *J. monesi* probably needed some other defensive strategy and a powerful incisor bite force, such as the one estimated here, is a very likely possibility. Despite the large lever arm of the bite force of *J. monesi* due to the long rostrum, the bite force is similar to the large canine bite force of some carnivores that depend on powerful bites to kill large

mammals. For example, Wroe *et al.* (2005) estimated the canine bite force for very powerful predators, such as *Panthera pardus* and *Ursus arctos* to be 467 and 751 N respectively. Both values are smaller than our estimate of 959 N for *J. monesi*. The only animals with comparable bite forces in the study by Wroe *et al.* (2005) were the extinct *Smilodon fatalis* (976 N), that probably preyed in very large mammals, and *Panthera onca* (1014 N), that is able to pierce the skulls of medium size mammals (Turner & Antón 1996 and references therein). However, we must be cautious with these comparisons.

If we accept an intermediate body mass estimate of ca. 1000 kg then *J. monesi* does not have a high bite force for its size; thus, although the estimated bite force of the giant rodent is close to that predicted for *S. fatalis*, the sabre-toothed cat was approximately one-third its body size. It also seems likely that *S. fatalis* produced a weak bite force for its size relative to other cats (McHenry *et al.* 2007). *P. onca* can penetrate the skull of medium sized prey with a similar bite force, but its teeth are in very different shape than those of rodent incisors. But in any case, it is clear that the estimated incisor bite force of *J. monesi* was enough to produce heavy damage if used as a defensive weapon, even against large terror birds or marsupial carnivores. If the incisors were used against charging predators, the safety factor of the incisors may have been large due to extremely unpredictable loads, and the large bite force would be useful to increase the damage. The long rostrum would have kept the eyes and other delicate parts of the head and neck far from the predator's weapons as the defensive bite was applied.

Procumbency due to large body size, tooth-digging behaviour and defence against predators are three hypotheses consistent with the strange association of large absolute bite force, excessive strength of the incisors and a long diastema in *J. monesi*.

*Acknowledgements.* – We are grateful to Jessamyn Markley and Enrique Lessa. This work was supported by the Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) and PEDECIBA.

## References

- Alexander, R. McN. 1981: Factors of safety in the structure of animals. *Science Progress* 67, 109–130.
- Alexander, R. McN. 1985: The maximum forces exerted by animals. *Journal of Experimental Biology* 115, 231–238.
- Alexander, R. McN. 1990: *Animals*, 520 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F., Archuby, F.M. & Blanco, R.E. 2000: Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian Mylodontid ground sloths. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20, 601–610.
- Blanco, R.E. 2008: The uncertainties of the largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society of London* 275, 1957–1958.
- Bondesio, P. 1978: La presencia del género *Carlesia* (Rodentia, Dinomyidae, Eumegamyninae) en la formación Arroyo Chasicó (Plioceno Temprano), Provincia de Buenos Aires. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata 'Lorenzo Scaglia' 2*, 198–206.
- Christiansen, P. 2007: Evolutionary implications of bite mechanics and feeding ecology in bears. *Journal of Zoology* 272, 423–443.
- Christiansen, P. & Wroe, S. 2007: Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. *Ecology* 88, 347–358.
- Collins, L.R. & Eisenberg, J.F. 1972: Notes on the behaviour and breeding of pacaranas (*Dinomys branickii*) in captivity. *International Zoo Yearbook* 12, 108–114.
- Cooper, G. & Schiller, A.L. 1975: *Anatomy of the Guinea Pig*, 417 pp. Harvard University Press, Cambridge.
- Druzinsky, R.E. 2010a: Functional Anatomy of incisal biting in *Aplodontia rufa* and sciuriform rodents-Part1: masticatory muscles, skull shape and digging. *Cells Tissues Organs* 191, 510–522.
- Druzinsky, R.E. 2010b: Functional Anatomy of incisal biting in *Aplodontia rufa* and sciuriform rodents-Part 2: Sciuriformity is efficacious for production of force at the incisors. *Cells Tissues Organs* 192, 50–63.
- Edgeworth, W. 1935: *The Cranial Muscles of the Vertebrates*, 493 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ellis, J.L., Thomason, J.J., Kebreab, E. & France, J. 2008: Calibration of estimated biting forces in domestic canids: comparison of post-mortem and *in vivo* measurements. *Journal of Anatomy* 212, 769–780.
- Fernández de Alvarez, E. 1958: Sobre nuevos restos de Eumegamysops praependens (Amegh.) Kragl. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 13, 87–104.
- Freeman, P.W. & Lemen, C.A. 2008: A simple morphological predictor of bite force in rodents. *Journal of Zoology* 275, 418–422.
- Greaves, W.S. 1995: Functional predictions from theoretical models of the skull and jaws in reptiles and mammals. In Thomason, J. (ed.): *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*, 1–277. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kraglievich, L. 1926: Los grandes roedores terciarios de la Argentina y sus relaciones con ciertos géneros pleistocenos de las Antillas. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 34, 121–135.
- Kraglievich, L. 1930: Descripción de un interesante roedor eumegámido descubierto en el Uruguay. *Gyriabrus teisseirei*, n. sp. *Revista de la Sociedad de Amigos de la Arqueología* 4, 21–224.
- Kraglievich, L. 1932: Diagnósis de nuevos géneros y especies de roedores cávidos y eumegámidos fósiles de la Argentina. Rectificación genérica de algunas especies conocidas y adiciones al conocimiento de otras. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 114, 155–181 211–237.
- Lessa, E.P. & Patton, J.L. 1989: Structural constraints, recurrent shapes, and allometry in pocket gophers (genus *Thomomys*). *Biological Journal of the Linnean Society* 36, 349–363.
- Lessa, E.P. & Stein, B.R. 1993: Morphological constraints in the digging apparatus of pocket gophers (Mammalia: Geomyidae). *Journal of the Linnean Society* 47, 439–453.
- McHenry, C.R., Wroe, S., Clausen, P.D., Moreno, K. & Cunningham, E. 2007: Supermodeled sabercat, predatory behavior in *Smilodon fatalis* revealed by high-resolution 3D computer simulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 16010–16015.
- Meers, M.B. 2002: Maximum bite force and prey size of *Tyrannosaurus rex* and their relationships to the inference of feeding behaviour. *Historical Biology* 16, 1–12.
- Millien, V. 2008: The largest among the smallest: the body mass of the giant rodent *Josephoartigasia monesi*. *Proceedings of the Royal Society of London* 275, 1953–1955.
- Mones, A. 1986: Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados Fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 82, 1–625.

- Mones, A. 1997: Estudios sobre la familia Dinomyidae, II. Aportes para una osteología comparada de *Dinomys branickii* Peters, 1873 (Mammalia: Rodentia). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo* 29, 1–40.
- Naples, V. 1987: Reconstruction of cranial morphology and analysis of function in the Pleistocene ground sloth *Nothrotheriops shastense* (Mammalia, Megatheriidae). *Contributions in Science* 389, 1–21.
- Nies, M. & Ro, J.Y. 2004: Bite force measurement in awake rats. *Brain Research Protocols* 12, 180–185.
- Pascual, R. 1967: Familia Dinomyidae. In Borrello A.V. (ed.): *Paleontografía Bonaerense*, 123–127. Comisión de Investigación Científica, volumen 4 (Vertebrata), La Plata.
- Paula Couto, C. de. 1951: Uma espécie do género *Tetrastylus* Ameghino, 1886, em Lagoa Santa. *Boletim do Museu Nacional (nova série, Geologia)* 15, 1–16.
- Pocock, R.I. 1926: The external characters of a young female *Dinomys branickii* exhibited in the Society's Gardens. *Proceedings of the Zoological Society of London* 96, 221–230.
- Rinderknecht, A. & Blanco, R.E. 2008: The largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society of London* 275, 923–928.
- Saban, R. 1968: Musculature de la tête. In Grassé P.P. (ed.): *Traité de Zoologie*, 1–870. Masson & Cie, Paris.
- Sanborn, C.C. 1931: Notes on *Dinomys*. *Field Museum of Natural History, Zoological Series* 18, 149–155.
- Schulman, G. 1906: Ubre die ventrale Facialmuskulatur einiger Säugetiere, besonders der Monotremen. *Festschrift für Palmen* 18, 4–67.
- Shipley, L.A., Illius, A.W., Danell, K., Hobbs, N.T. & Spalinger, D.E. 1999: Predicting bite size selection of mammalian herbivores: a test of a general model of diet optimization. *Oikos* 84, 55–68.
- Therrien, F. 2005a: Mandibular force profiles of extant carnivorans and implication for the feeding behaviour of extinct predators. *Journal of Zoology* 267, 249–270.
- Therrien, F. 2005b: Feeding behaviour and bite force of sabre-toothed predators. *Zoological Journal of the Linnean Society* 145, 393–426.
- Thomason, J.J. 1991: Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. *Canadian Journal of Zoology* 69, 2326–2333.
- Tullberg, T. 1899–1900: Ueber das System der Nagethiere: Eine Phylogenetische Studie. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* 18, 1–514.
- Turnbull, W.D. 1970: Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana (Geology)* 18, 149–356.
- Turner, A. & Antón, M. 1996: *The Big Cats and Their Fossil Relatives*, 234 pp. Columbia University Press, New York.
- Vizcaíno, S.F. & De Iuliis, G. 2003: Evidence for advanced carnivory in fossil armadillos (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Paleobiology* 29, 123–138.
- Vizcaíno, F.S., Zárate, M., Bargo, M.S. & Dondas, A. 2001: Pleistocene burrows en the Mar del Plata area (Argentina) and their probable builders. *Acta Paleontológica Polonica* 46, 289–301.
- White, T.G. & Alberico, M.S. 1992: *Dinomys branickii*. *Mammalian Species* 410, 1–5.
- Windle, B.C.A. & Parson, F.G. 1899: On the myology of the Edentata. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1, 314–339 2, 990–1917.
- Woods, C.A. & Hermanson, W. 1985: Myology of Hystricognath rodents: an analysis of form, function, and phylogeny. *NATO ASI Series, (A: Life Sciences)* 92, 515–548.
- Wroe, S., McHenry, C. & Thomason, J.J. 2005: Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 272, 619–625.
- Zárate, M.A., Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F., Dondas, A. & Scaglia, O. 1998: Estructuras biogénicas en el Cenozoico tardío de Mar del Plata (Argentina) atribuibles a grandes mamíferos. *AAS Revista* 5, 95–103.

## Tercer artículo

(Inédito)

Anatomía craneana y desarrollo ontogenético en el roedor gigante *Isostylomys* Krsglievich, 1926  
(Hystricognathi; Dinomyidae).

Se describen restos fósiles de roedores adultos y juveniles pertenecientes a la familia Dinomyidae y provenientes de la misma localidad y formación geológica (Arazatí, Formación Camacho). Los restos del ejemplar adulto constan de un cráneo y una mandíbula y constituyen la primera asociación cráneo-mandibular reportada para la subfamilia Eumegamyinae. Los restos del ejemplar juvenil son los primeros asignados como tales para la mencionada subfamilia y constan de dos ramas mandibulares de un mismo individuo asociadas con el calcáneo derecho. Tanto los materiales cráneo-mandibulares como los restos del ejemplar juvenil son asignados a la especie *Isostylomys laurillardi* (Ameghino, 1883) y demostrarían que la configuración dental de un Eumegamyinae permanece invariable durante gran parte del desarrollo ontogenético. En base a esta conclusión se revisan hipótesis anteriores sobre los cambios ontogenéticos ocurridos en Eumegamyinae y se discuten las consecuencias para la taxonomía y sistemática de la familia Dinomyidae.

## INTRODUCCIÓN

Pese a que los Dinomyidae (Mammalia, Rodentia) son un grupo de roedores muy diverso, la gran mayoría de esta diversidad se encuentra extinguida y representada por restos de naturaleza sumamente fragmentaria (Mones, 1986). Los restos fósiles sobre los cuales se han sustentado los diferentes taxones dentro de la familia son en su mayoría dientes y las características más utilizadas son el número y patrón de unión de los lóculos que componen dichos dientes. Si tenemos en cuenta que en algunos ejemplares de Dinomyidae se han podido corroborar diferencias en el patrón de unión de los lóculos a lo largo de los dientes es natural que se hayan planteado hipótesis sobre el tipo de crecimiento ontogenético que tendrían muchos de estos taxones y las consecuencias de dichas variaciones en la taxonomía del grupo (Kraglievich, 1926; Fields, 1957).

Muchos autores piensan que algunos grupos de Dinomyidae extinguidos (como los Eumegamyinae y Gyriabrininae) deberían de haber experimentado modificaciones en su morfología dental a lo largo del desarrollo ontogenético y que debido a esto la diversidad de los mismos estaría sobreestimada, ya que en el pasado no siempre se tuvieron en cuenta los aspectos relacionados con dichos fenómenos.

Sin embargo, hasta el presente ningún fósil de Dinomyidae ha sido asignado con certeza a individuos juveniles por lo que cualquier hipótesis sobre el tipo de crecimiento dental en los grupos extinguidos es difícilmente testeable.

En el presente trabajo reportamos restos fósiles de roedores adultos y juveniles pertenecientes a la familia Dinomyidae y analizamos anteriores hipótesis sobre los cambios ontogenéticos ocurridos en Eumegamyinae.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Como modelo de comparación actualista para analizar el desarrollo ontogenético se utilizaron ejemplares en diferentes estadíos de crecimiento del género *Dinomys* (el único Dinomyidae viviente) y de *Hydrochoerus hydrochaeris* (el roedor viviente de mayor tamaño).

Los criterios para establecer los rangos de edades de los ejemplares de *Hydrochoerus hydrochaeris* fueron tomados de Ojasti (1971).

Los dientes superiores son identificados con letras mayúsculas (P4, M1-M3) mientras que los inferiores se numeran con letras minúsculas (p4, m1-m3).

Los dos ejemplares fósiles reportados en este trabajo forman parte de la Colección Paleontológica del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, Uruguay (MNHN) y fueron colectados por Luis R. Castiglioni; todos los especímenes examinados y usados para realizar las comparaciones así como los respectivos repositorios y acrónimos de las instituciones se encuentran en el Apéndice 1.

## **LOCALIDAD Y ESTRATIGRAFÍA**

Los fósiles aquí descritos provienen del Departamento de San José, Uruguay (34° 34' S, 56° 58' W) y fueron colectados en sedimentos pelíticos asignados a la Formación Camacho (Mioceno tardío) de clara afinidad con la Edad Mamífero Hayqueriense.

## **SYSTEMATICA**

Orden Rodentia Bowdich, 1821

Familia Dinomyidae (Peters, 1873) Alston, 1876

Subfamilia Eumegamyinae Kraglievich, 1932

Género *Isostylomys* Kraglievich, 1926

*Isostylomys laurillardi* (Ameghino, 1883)

Figuras 1-3, Láminas 1-2.

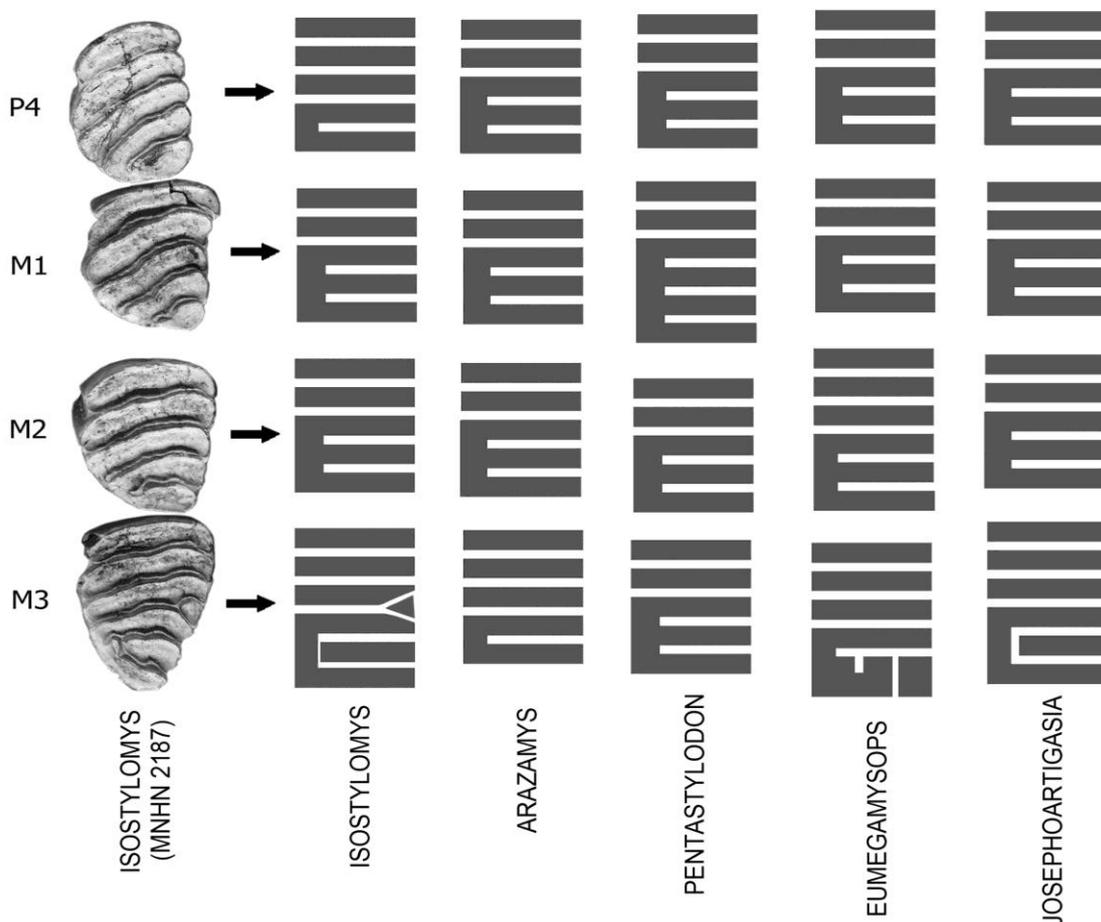
## DESCRIPCIÓN

**MNHN 2187 (Cráneo):** El cráneo está casi completo faltándole solo la mitad posterior de la caja craneana y se encuentra algo aplastado por la presión de soterramiento (Lámina 1B). Su tamaño es gigantesco, superior al de cualquier otro roedor conocido con la excepción de *Josephoartigasia monesi*, el cual es sólo ligeramente mayor que MNHN 2187 aunque bastante más robusto. Como ocurre en los demás taxones de Eumegamyinae los nasales son anchos y los frontales lateralmente expandidos; las apófisis lagrimales son muy robustas y las crestas parasagitales muy marcadas y convergentes posteriormente. Aparentemente existiría una aleta para la protección del nervio masetero en el proceso cigomático del maxilar (como en el resto de los Eumegamyinae para los cuales esta región es conocida), aunque el estado de preservación del material no permite afirmar con certeza la existencia de dicha estructura. El arco zigomático es muy grácil en comparación con el que poseen otros roedores caviomorfos y la barra anterorbitaria presenta una ubicación muy posterior, comenzando a nivel del M3. Las características del arco cigomático (tanto su gracilidad como la posición retrasada de la barra anterorbitaria) son compartidas con el género *Josephoartigasia* (único Eumegamyinae cuyo arco cigomático era hasta ahora conocido).

La posición del foramen óptico es notable, ya que la misma es muy posterior en el cráneo de manera que dicho foramen se localiza por detrás de la cavidad glenoidea (y no por delante como en el resto de los roedores). Esto hace que dicho foramen no sea

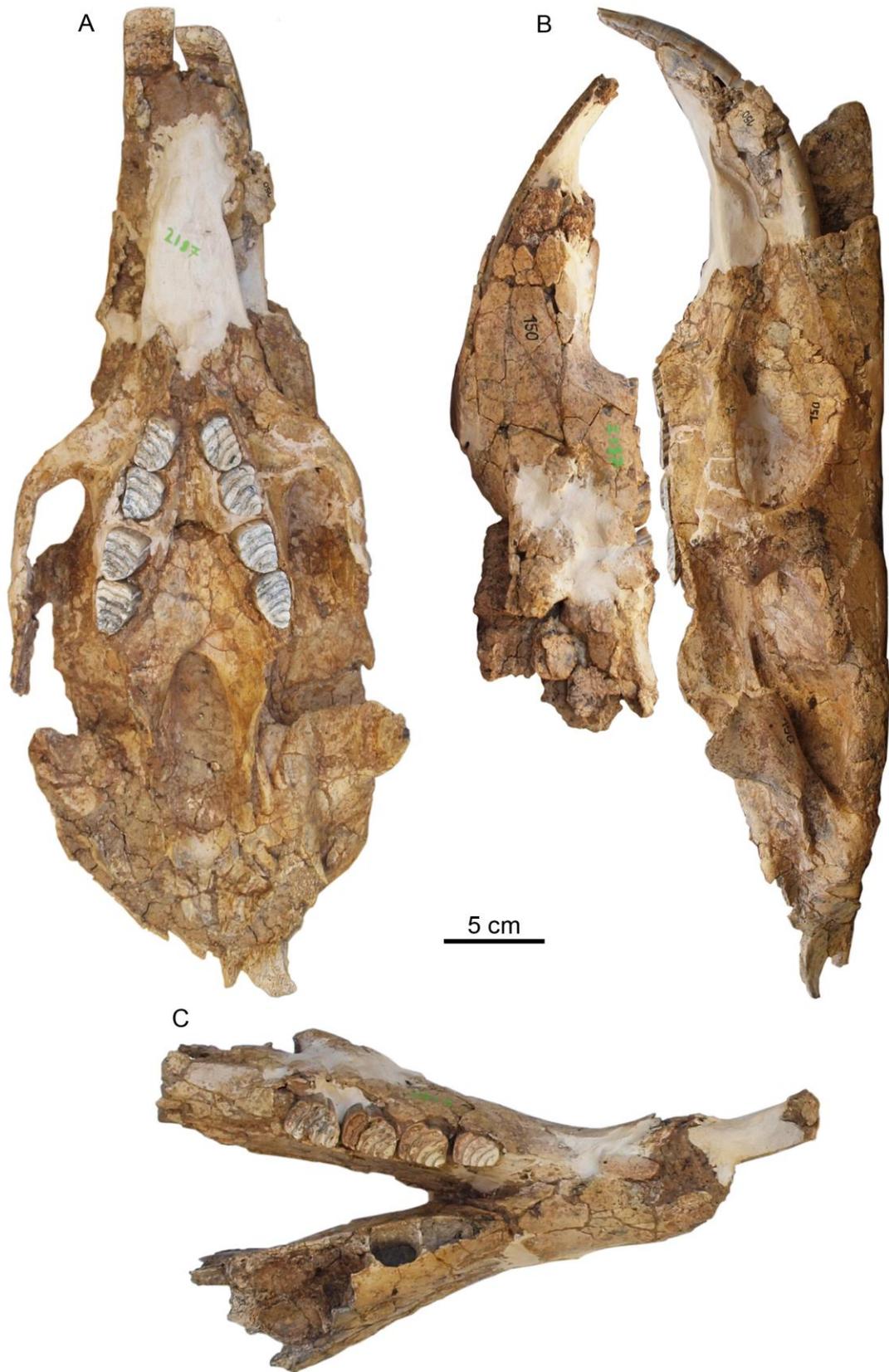
visible lateralmente. Esta ubicación del foramen óptico también se observa en los dos Eumegamyinae para los cuales esta región es conocida (*Josephoartigasia monesi* y *Eumegamys paranensis*) y por lo tanto debe ser considerada una característica diagnóstica de la subfamilia.

Todos los dientes superiores se componen de prismas o lofos de dentina rodeados por una delgada capa de esmalte (más gruesa en la cara anterior que en la posterior) y separados entre sí por una delgada capa de cemento (Figura 1). Los lofos anteriores son generalmente más expandidos lateralmente que los posteriores. El P4 está compuesto por cinco lofos de los cuales los tres primeros son libres y los dos posteriores se encuentran unidos por su cara lingual (carácter diagnóstico del género *Isostylomys*). Los M2 y M3 están compuestos por cinco lofos de los cuales los dos primeros son libres y los tres posteriores se unen por la cara lingual.



**Figura 1:** Serie pré-molo-molar superior izquierda de *Isostylomys laurillardii* (MNHN 2187) y esquemas mostrando el patrón de unión de lofos en dientes superiores de diferentes taxones de Eumegamyinae.

El M3 izquierdo está compuesto por seis lofos de los cuales los tres más posteriores se encuentran unidos lingualmente. El M3 derecho presenta el anteúltimo lofo compuesto por tres columnitas cilíndricas de esmalte más o menos unidas entre sí. Estas columnitas de esmalte han sido consideradas como elementos patológicos o como restos de lofos que se han ido reduciendo a lo largo del desarrollo ontogenético (y/o evolutivo) de las distintas especies (Kraglievich, 1940). Sobre el borde labial del tercer y cuarto lofo de ambos M3 se ubica otra columnita cilíndrica de esmalte. Los incisivos están muy desarrollados y la cara esmaltada de los mismos presenta unas pequeñas crestas longitudinales casi imperceptibles.



**Lámina 1:** *Isostylomys laurillardii* (MNHN 2187): cráneo en vista ventral (A); cráneo y mandíbula en vista lateral izquierda (B); mandíbulas en vista oclusal (C).

**MNHN 2187 (mandíbulas):** Se preservan las dos ramas mandibulares sin la región ascendente. La región sinfisaria es notablemente robusta y termina a nivel del comienzo de los m1. Las dos ramas mandibulares se encuentran solidamente fusionadas. Inmediatamente por debajo del m1 y m2, sobre la pared externa de cada rama mandibular se ubica la fosa masetérica para la inserción del tendón del *musculus masseter medialis*. Se preserva la región prémolo molar izquierda completa la cual esta formada por dientes que presentan la misma estructura que los dientes superiores pero invertida en relación a la disposición y morfología de los lofos. Es así como en los dientes superiores los lofos anteriores son más desarrollados lateralmente que los posteriores; sin embargo en los dientes inferiores ocurre exactamente lo opuesto. También se aprecia que la región esmaltada que cubre cada uno de los lofos es más ancha en la cara anterior de cada lofo superior mientras que en los dientes inferiores la cara esmaltada más gruesa es la posterior. Por otro lado en los dientes superiores los lofos que se unen son los posteriores y por la cara lingual, mientras que en los dientes inferiores los lofos que se unen son los más anteriores y dicha unión se hace efectiva por la cara labial. Esto último –sumado a que el patrón de unión de lofos también se invierte simétricamente entre los dientes superiores e inferiores- hace que cada diente inferior sea exactamente igual que el mismo diente superior pero del lado opuesto. Es así como el p4 izquierdo podría colocarse en el alvéolo del P4 derecho sin que exista ninguna diferencia. Esto ocurriría en todos los dientes de los Eumegamyinae salvo en el último molar, ya que el M3 generalmente tiene un lofo más que el m3 y además el primero puede presentar columnitas accesorias del esmalte en su región más posterior mientras que en el diente inferior esto no ocurre, por lo menos en ejemplares adultos. Por lo dicho anteriormente puede deducirse que los m1 y m2 del material aquí descrito

se componen de cinco lofos de los cuales los tres anteriores están unidos por el lado labial mientras que los dos posteriores se encuentran libres.

El m3 se compone de cinco lofos de los cuales los tres primeros se unen por el lado labial mientras que los dos restantes son libres.

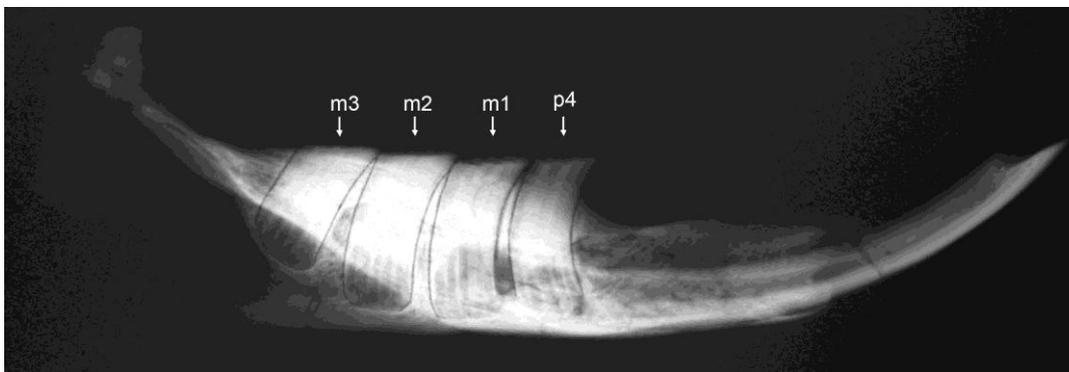
Estas diferencias entre los dientes superiores e inferiores y la idea de que en base a la dentición inferior se puede predecir la estructura de los dientes superiores y viceversa fue corroborada en los géneros *Tetrastylus* y *Dinomys*, pero también se hizo extensiva a los Eumegamyinae pese a que no existía hasta el momento ninguna asociación cráneo-mandibular para esta última subfamilia; el material MNHN 2187 aquí descrito permitiría confirmar dicha propuesta.

Ambos incisivos inferiores se han preservado y son muy similares a los superiores, siendo esperable que estos últimos presenten un menor radio de curvatura aunque debido a la deformación del material no nos es posible medir esta diferencia.

**MNHN 2687 (mandíbulas):** Ambas ramas mandibulares están casi completas y con un excelente estado de preservación; son notables por su pequeño tamaño (un 50 % del tamaño de las mandíbulas del ejemplar MNHN 2187), y por presentar la superficie del hueso poco osificada de manera que toda la superficie de ambas ramas mandibulares es muy porosa. Esta última característica se presenta en huesos de ejemplares juveniles de roedores y mamíferos en general. La morfología de ambas ramas mandibulares sigue el patrón general de los Eumegamyinae, con una cresta horizontal poco desarrollada, una fosa masetérica ubicada por debajo del m1 y m2, un cóndilo mandibular bajo y una reducción casi total de la apófisis coronoidea, la cual es apenas perceptible como una pequeña rugosidad colocada sobre el borde labial posterior de la mandíbula, a la altura del m3. Exceptuando el tamaño, cada uno de los dientes de la serie prémolo-molar es

idéntico a los descritos para el género *Isostylomys* (incluyendo el material MNHN 2187). Esta similitud no solo incluye al patrón de unión entre los lofos sino que también es extensiva a todas las proporciones de los dientes; esto significa que pese a ser un ejemplar juvenil MNHN 2687 tiene los dientes con paredes paralelas y no convergentes como sería esperable de encontrar en un ejemplar juvenil (Figura 2). Esta aparente contradicción queda resuelta al constatar que ejemplares juveniles de *Hydrochoerus* adquieren muy tempranamente en el desarrollo ontogenético dientes de paredes paralelas. Debido a esto es que ejemplares de *Hydrochoerus* que presentan tamaños muy inferiores a los adultos ya tienen dientes mandibulares que son indistinguibles (salvo por el tamaño) de los de un adulto. Los incisivos presentan las mismas características generales que los del ejemplar MNHN 2187.

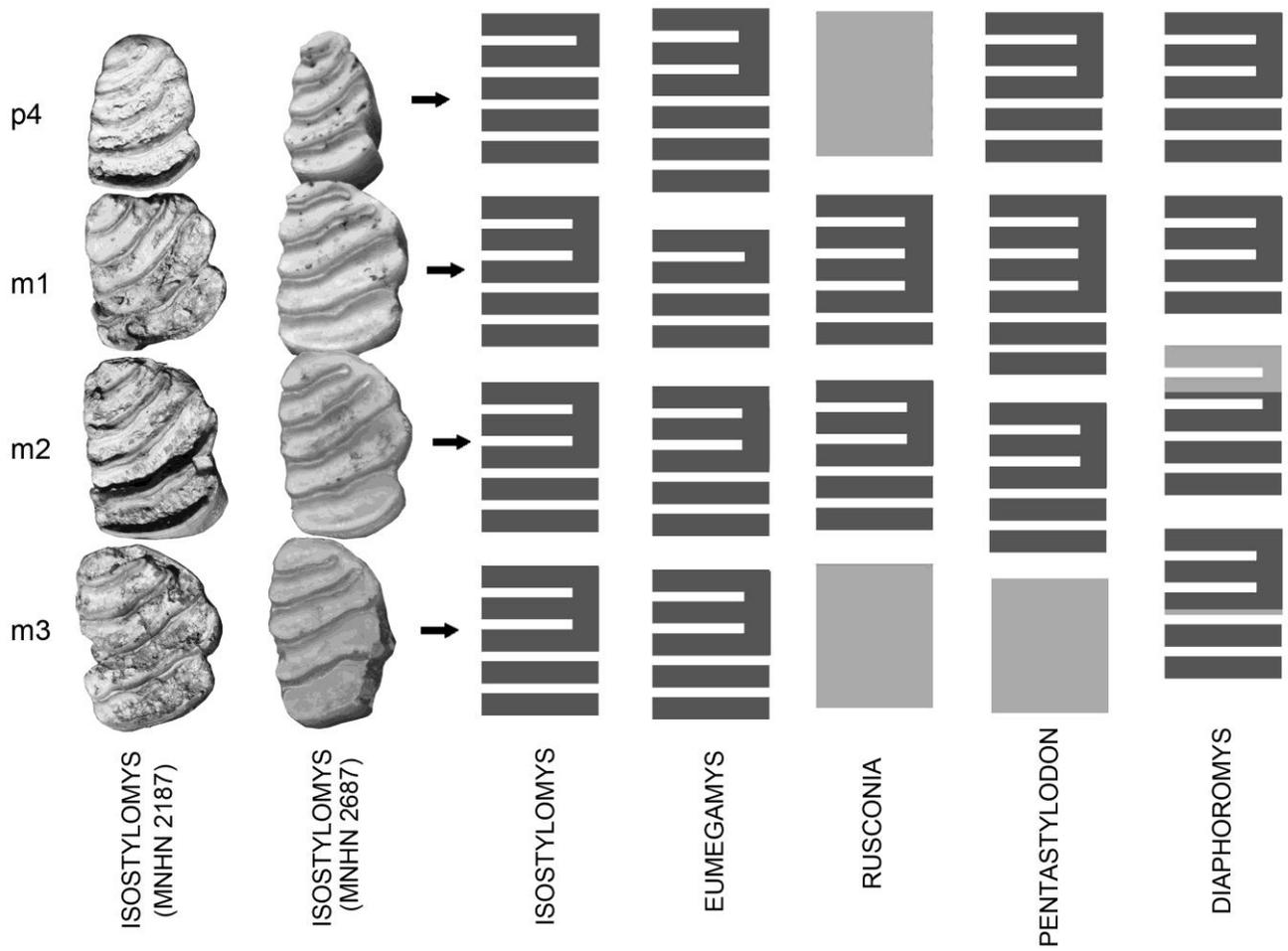
Las dos ramas mandibulares no se encuentran fusionadas entre si. Una radiografía tomada al material permite asegurar que todos los dientes son definitivos (Figura 2).



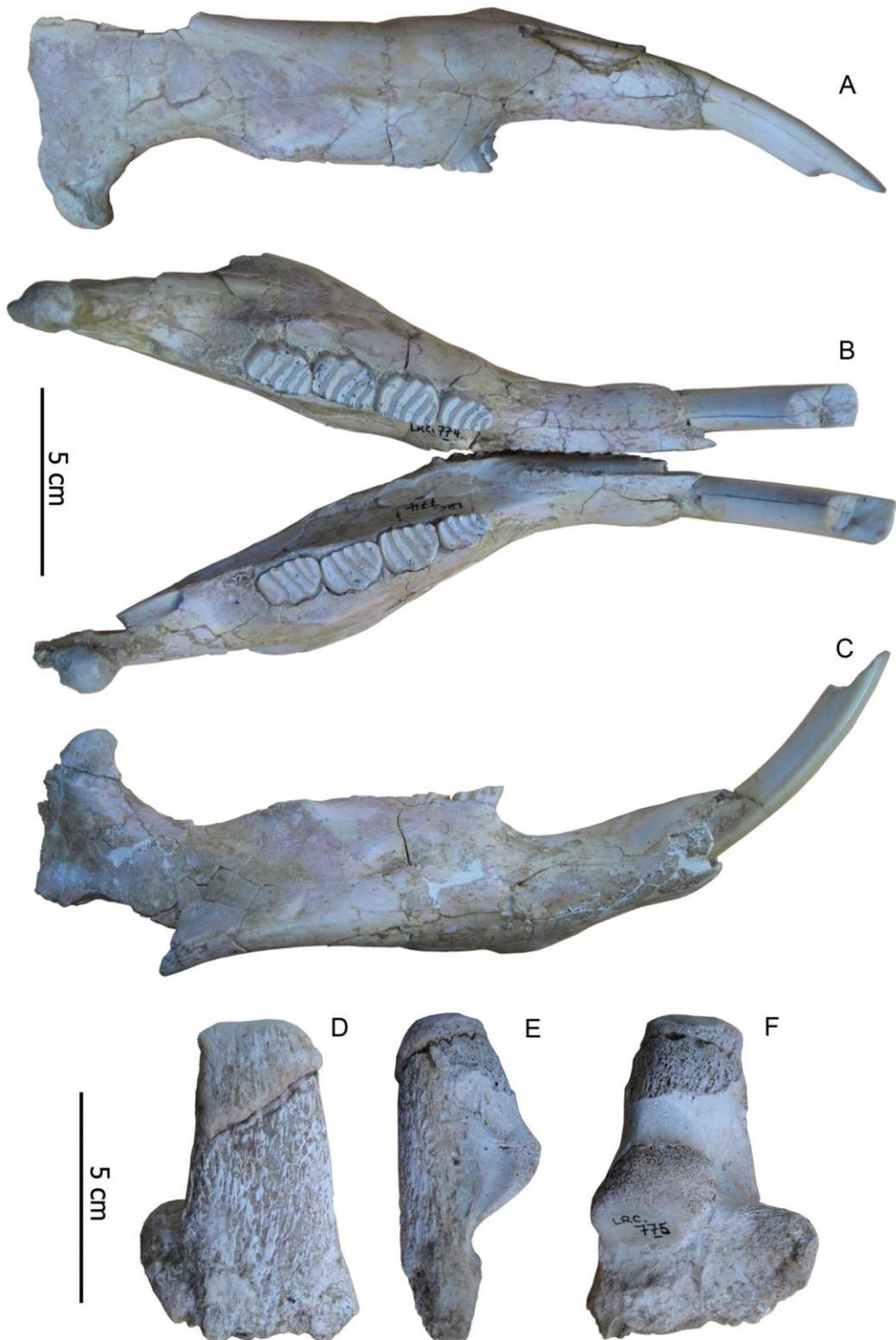
**Figura 2:** Radiografía de rama mandibular derecha de *Isostylomys laurillardii* (MNHN 2687).

**MNHN 2687 (calcáneo):** En asociación con ambas ramas mandibulares se colectó el calcáneo derecho, el cual pese a estar casi completo (solo le falta la carilla articular para el cuboides) es difícil de describir ya que el poco grado de osificación del mismo (característica típica de un ejemplar juvenil) hace que dicho hueso no tenga las carillas articulares y demás accidentes anatómicos definidos. Este hueso es robusto y masivo y muy similar en su estructura general al calcáneo de *Dinomys*. La característica más

notable de este material es que no presenta el *tuber calcis* fusionado al resto del calcáneo, lo cual es esperable en un ejemplar juvenil.



**Figura 3:** Series prémolo-molar inferiores derechas de *Isostylomys laurillardi* (MNHN 2187 y MNHN 2687) y esquemas mostrando el patrón de unión de lofos en dientes inferiores de diferentes taxones de Eumegamyinae.



**Lámina 2:** *Isostylomys laurillardii* (MNHN 2687); rama mandibular izquierda en vista lateral externa (A); mandíbulas en vista oclusal (B); rama mandibular derecha en vista lateral externa (C) y calcáneo derecho en vistas plantar (D); lateral externa (E) y dorsal (F).

## DISCUSIÓN

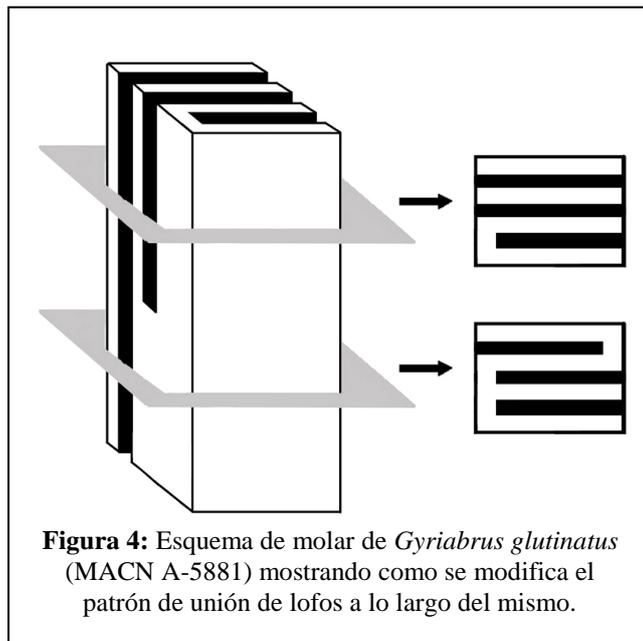
### **SOBRE LA ONTOGENIA Y EL CRECIMIENTO DENTAL EN EUMEGAMYINAE**

La posibilidad de que los dinómidos experimenten cambios en la morfología dental durante el desarrollo ontogenético es un tópico que ha sido discutido desde hace casi un siglo. El primer paleontólogo en ocuparse pormenorizadamente de este tema fue Lucas Kraglievich, quien en su trabajo fundacional del año 1926 ya alerta sobre la posibilidad de que los individuos juveniles de la familia “Eumegamyidae” (=Dinomyidae) presenten dientes con más prismas que los ejemplares adultos (Kraglievich, 1926). Esta afirmación fue primeramente sustentada en el hallazgo de molares de ejemplares juveniles del género *Phoberomys* (hoy ubicado dentro de la familia Neopiblemidae) que presentaban “pliegues transitorios” de esmalte, pliegues que se apreciaban en la superficie oclusal de los dientes pero que desaparecían en la región de la base. La desaparición progresiva de estos pliegues puede hacer que dos lofos cambien su patrón de unión a lo largo del diente o incluso que se fusionen completamente generando uno solo. Debido a esto último la superficie oclusal de un diente podría tener más lofos que la base del mismo y por lo tanto sería esperable que los juveniles de una especie tuvieran dientes con más lofos que los adultos.

Posteriormente Kraglievich (1930) registra variaciones ontogenéticas en los pliegues de los dientes de los Gyriabrinae, pero considera que estas variaciones (que condicionan fundamentalmente la relación de unión entre lofos y no el número de los mismos) se producen aún en ejemplares adultos, por lo que los integrantes de esta subfamilia presentarían modificaciones en la estructura de sus dientes durante gran parte de la vida.

Pese a estas observaciones Kraglievich reconoce que los Eumegamyinae adquieren la conformación definitiva de los dientes desde muy temprano en el desarrollo ontogenético. El siguiente paleontólogo en hacer consideraciones respecto a la variación ontogenética de los dientes de los dinómidos fue Robert W. Fields, quien en su trabajo sobre roedores del Mioceno de Colombia (Fields, 1957) realizó una importante serie de

observaciones sobre algunos fósiles de Potamarchinae y Eumegamyinae. Para Fields la hipótesis de Kraglievich de que los ejemplares juveniles presentan más lofos que los adultos es correcta, pero con la salvedad de que no todos los dientes de un ejemplar adulto



**Figura 4:** Esquema de molar de *Gyriabrus glutinatus* (MACN A-5881) mostrando como se modifica el patrón de unión de lofos a lo largo del mismo.

tienen el mismo grado de desgaste. Esto se debería a que los dinómidos nacerían con un diente de leche (el cuarto premolar) y el molar 3 aún sin erupcionar. Debido a esto último el desgaste de los m1 y m2 comienza antes que el desgaste del m3 y el p4 y por lo tanto sería esperable encontrar ejemplares juveniles que presentaran la confirmación definitiva en el m1 y m2 pero que aún presentaran el tercer molar y el cuarto premolar con lofos accesorios. Este mismo fenómeno también ocurriría en los dientes superiores. Para sustentar esta teoría Fields se basa en la mandíbula tipo de *Eumegamys paranensis* (MLP 15-245) la cual presenta el p4 compuesto por seis lofos (y no cinco como en la mayoría de los Eumegamyinae); esto último, sumado seguramente al hecho de que la mandíbula tipo de este taxón es de pequeño tamaño, llevó a pensar a Fields que dicho fósil se correspondería con un taxón cuya conformación dental definitiva (en relación al

número de lofos) no estaba aún establecida. Basándose en estas observaciones Fields propone sinonimizar a la gran mayoría de los taxones descritos dentro de la subfamilia Eumegamylinae; entre estas sinonimias se encuentra la del género *Isostylomys*, considerado por Fields como sinónimo de *Eumegamys*.

Sin embargo, la propuesta de Fields presenta incongruencias insalvables relacionadas con el tiempo de erupción de los dientes y las diferencias en el grado de desgaste.

Ya hemos dicho que según Fields el p4 de *Eumegamys paranensis* presenta seis lofos (y no cinco como en la mayoría de los Eumegamylinae conocidos) porque se trataría de un ejemplar juvenil que recién ha erupcionado este diente y por lo tanto no ha experimentado la pérdida de lofos que se produciría durante la ontogenia; sin embargo el m1 de la mandíbula en cuestión presenta cuatro lofos y no cinco como sí ocurre en todos los demás eumegamios. De hecho el género *Isostylomys* presenta siempre cinco lofos en el p4 pero también cinco lofos en el m1; entonces según la hipótesis de Fields si la mandíbula tipo de *Eumegamys paranensis* es de un ejemplar juvenil que aún no ha completado su desarrollo dental, dicha mandíbula no podría presentar un diente con menos lofos que los ejemplares adultos asignados al género *Isostylomys*. En resumen: si seguimos el criterio de Fields la mandíbula de *Eumegamys paranensis* presentaría un p4 con un lofo accesorio (característica de un ejemplar juvenil) pero un m1 con un lofo menos (característica que debería tener un ejemplar en un estadio de desarrollo más avanzado que cualquier otro eumegamio conocido).

Para concluir es importante destacar que existen mandíbulas de *Isostylomys* descritas hace más de un siglo que son incluso menores que la mandíbula tipo de *Eumegamys paranensis* y siempre presentan el mismo patrón de lofos conocido para el género (p4 y m1 compuestos por 5 lofos). Nosotros creemos que todas estas contradicciones permiten descartar definitivamente las propuestas de sinonimias hechas por Fields.

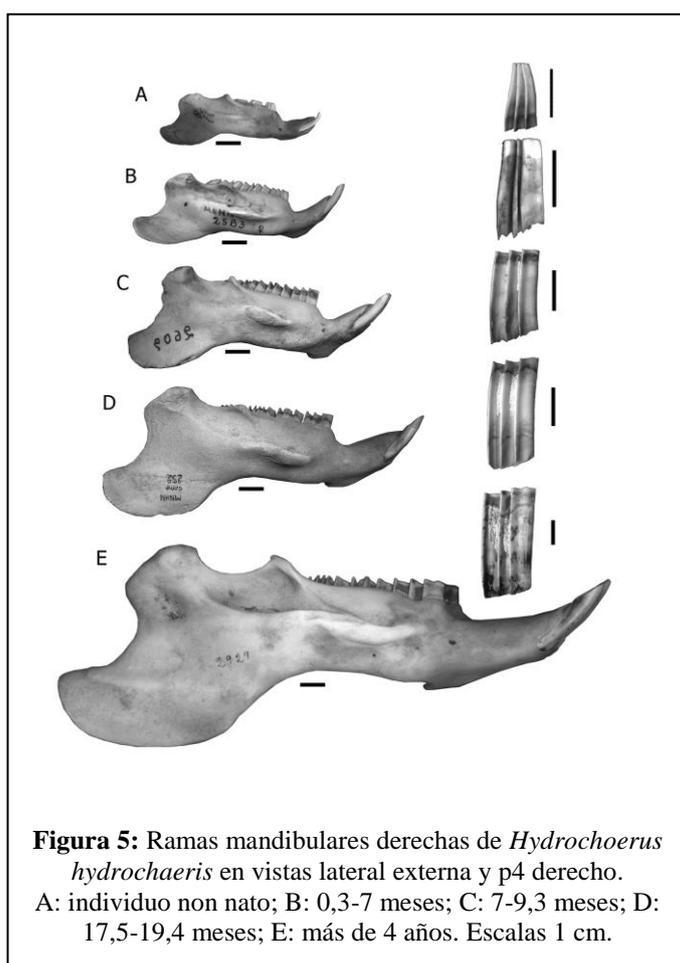
Ahora bien, el hecho de que las propuestas dadas por Fields sean incongruentes no quiere decir que no puedan existir taxones de Eumegamyinae que sean juveniles de otros taxones identificados como adultos. Nosotros simplemente acabamos de demostrar que, aun aceptando la hipótesis de que los juveniles de un taxón tienen más prismas que los adultos, *Eumegamys* no puede ser el juvenil de *Isostylomys*.

Sin embargo nuestros hallazgos también plantean una contradicción en relación a la hipótesis de que los juveniles de los Eumegamyinae tienen más lofos que los adultos. Si esto último fuera correcto, ¿cómo es posible entonces que el ejemplar juvenil de *Isostylomys* aquí descrito presente una conformación dental indistinguible de la que posee el adulto?

Recuérdese que nosotros planteamos que los ejemplares MNHN 2187 y MNHN 2687 son dos representantes de la misma especie en diferentes estadios de desarrollo, los cuales presentan notorias diferencias de tamaño pero una configuración dental idéntica. Esto estaría implicando entonces que los Eumegamyinae adquieren la configuración dental definitiva muy temprano en el desarrollo ontogenético o por lo menos cuando aún existe una gran diferencia de tamaño entre juveniles y adultos. Esta afirmación es importante en relación a las anteriores propuestas de sinonimias basadas en la existencia de un cambio gradual del número de lofos durante el crecimiento ya que hasta la fecha ningún ejemplar identificado como Eumegamyinae es tan pequeño como el fósil MNHN 2687, por lo que es altamente probable que dichos ejemplares se correspondan con dinómidos en un estadio de desarrollo posterior al juvenil aquí estudiado (recordemos además que el ejemplar MNHN 2187 presenta un tamaño sólo ligeramente menor al que posee *Josephoartigasia monesi*, el más gigantesco roedor hasta ahora conocido).

También es importante destacar el hecho de que es altamente probable que ni Kraglievich ni Fields hayan visto alguna vez un molar de un eumegamino con pliegues transitorios de esmalte o que presente diferente número de lofos en la superficie oclusal que en la base; estas variaciones sí fueron registradas en otros dinómidos (como los Gyriabrinæ) y fueron consideradas como comunes a todos los integrantes de la familia. De todos modos es importante aclarar que los fósiles aquí descritos de *Isostylomys* no demuestran que la hipótesis de Kraglievich sea incorrecta, ya que es perfectamente posible que ejemplares de este género, o de cualquier otro eumegamino en estadíos de desarrollo más tempranos presenten lofos y/o pliegues accesorios. Sin embargo, nuestros hallazgos permiten suponer que hasta el momento nunca se han descrito ejemplares asignados a la subfamilia Eumegamyinae más juveniles que el material MNHN 2687 y, por lo tanto, todos los fósiles hasta ahora incluidos en esta subfamilia son ejemplares que ya tendrían la conformación definitiva de los dientes al momento de la muerte. De hecho, esta última afirmación no está en discordancia con lo que el propio Kraglievich pensaba; recordemos que Kraglievich siempre consideró el número de lofos como un criterio válido para erigir taxones de Eumegamyinae ya que, según él, los integrantes de esta subfamilia adquirirían la configuración dental definitiva muy temprano en el desarrollo ontogenético (Kraglievich, 1930). Lo que Kraglievich no supuso es que dicha configuración definitiva podría haberse alcanzado existiendo tanta diferencia de tamaño entre ejemplares juveniles y adultos de un mismo taxón. Es por esto que el paleontólogo argentino acepta la existencia de por lo menos dos especies dentro del género *Isostylomys*, una de pequeño tamaño y otra de gran tamaño (a este respecto ver discusión sobre la validez de las diferentes especies de *Isostylomys*). Por otro lado, es probable que las afirmaciones de Fields sobre los diferentes tiempos de erupción de los dientes en Dinomyidae y la pérdida de lofos ocurrida en ejemplares

juveniles haya sido sustentada en el hecho de que los ejemplares juveniles de *Dinomys* adquieren la conformación definitiva de los dientes cuando tienen un tamaño no muy inferior al que poseen los ejemplares adultos. De hecho, cuando la mandíbula de *Dinomys* juvenil es un 65%-70% del tamaño de las que poseen los ejemplares adultos aún no se detecta la aparición de m3 y el recambio del dp4 por el p4 definitivo. Si tomamos en cuenta que la diferencia de tamaño entre el ejemplar MNHN 2687 y el ejemplar MNHN 2187 es de un 50 % y se trata de mandíbulas indistinguibles, entonces



podemos suponer que el género *Dinomys* no es un buen análogo de comparación para las formas fósiles de gran tamaño.

Nosotros pensamos que el carpincho (el roedor viviente de mayor tamaño) sí representa un buen análogo de comparación ya que este taxón tiene lo que algunos autores han denominado “ontogenia precoz” (ver Ray, 1964).

En el roedor viviente de mayor

tamaño el cambio del dp4 por el p4 se produce en neonatos, y cuando la mandíbula de ejemplares juveniles de esta especie es un 60% del tamaño de la que poseen los adultos la dentición y configuración general ya es prácticamente invariable (Figura 5).

La edad máxima reportada para un carpincho ronda los 12 años y si bien la configuración craneana (y el resto del esqueleto) de estos roedores presenta variaciones ontogenéticas hasta aproximadamente los 5 años (Ojasti, 1971), la mandíbula alcanza su morfología definitiva (con la excepción del tamaño y el grado de osificación) entre los 17 y los 19 meses.

De ser correcta nuestra afirmación de que el ejemplar MNHN 2687 se corresponde con un ejemplar juvenil de la misma especie que MNHN 2187, estaríamos demostrando que la ontogenia de los Eumegamyinae (por lo menos a nivel mandibular) es mucho más similar a la de los carpinchos que a la de *Dinomys*. Posiblemente el tamaño corporal sea el factor preponderante que explicaría estas similitudes.

Por otro lado, somos conscientes que nuestras hipótesis se sustentan en un solo ejemplar fósil por lo que el hallazgo de más materiales de ejemplares juveniles se hace necesario para testear con mayor seguridad nuestras conclusiones.

Otro punto controvertido es el hecho de que podemos estar frente a un grupo de roedores que presentan grandes diferencias intraespecíficas de tamaño debido por ejemplo a la existencia de un marcado dimorfismo sexual. Es así como el ejemplar MNHN 2187 podría representar a un macho adulto y el MNHN 2687 ser de una hembra juvenil. Diferencias importantes de tamaño entre ejemplares adultos de roedores fósiles de gran tamaño ya a sido sugerida (Biknevicius *et al.*, 2003; Horovitz *et al.*, 2006).

De todos modos las diferencias de tamaño entre los dos ejemplares de *Isostylomys* aquí estudiados superan ampliamente las variaciones de tamaño intraespecíficas o sexuales reportadas en cualquier otra especie de roedor.

También es importante aclarar que el hecho de que un individuo pueda adquirir la conformación dental definitiva muy tempranamente en el desarrollo ontogenético no

significa que no puedan existir variaciones intraespecíficas en relación a la conformación de los dientes dentro de los Eumegamyinae.

#### **SOBRE LA VALIDEZ DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *ISOSTYLOMYS*.**

El primer resto conocido del género *Isostylomys* consiste en una porción anterior de rama mandibular izquierda proveniente de Argentina y descrita por Ameghino (1883) bajo la denominación de *Megamys laurillardi* (MACN-A-5823). Posteriormente Kraglievich (1926) concluye que la denominación “*Megamys*” para referirse a restos de roedores es incorrecta ya que los materiales tipo de este género (descrito originalmente por Charles Léopold Laurillard) pertenecen realmente a un mamífero ungulado. Es así como Kraglievich (1926) cambia la denominación genérica utilizada hasta entonces por la de *Eumegamys* (con las especies *Eumegamys paranensis* y *Eumegamys scalabrinianus*), e *Isostylomys* (con la especie *Isostylomys laurillardi*).

Posteriormente se crean las especies *Isotylomys ameghinoi* Kraglievich, 1932; *Isostylomys laevis* Rusconi, 1945; *Isostylomys intermedius* Mones y Castiglioni, 1979 e *Isostylomys magnus* Mones y Castiglioni, 1979. Todas estas especies se diferencian entre sí únicamente por el tamaño. Mones y Castiglioni (1979) no consideran que existan diferencias de tamaño sustanciales entre *Isostylomys laevis*, *Isostylomys ameghinoi* e *Isostylomys laurillardi*, por lo que invalidan a las dos primeras considerándolas sinónimas de *Isostylomys laurillardi*. Si seguimos el criterio de estos últimos autores, el género *Isostylomys* quedaría conformado por las especies *Isostylomys laurillardi* (la especie de menor tamaño), *Isostylomys intermedius* e *Isostylomys magnus* (la especie de mayor tamaño). En relación a la validez de estas tres especies nuestros hallazgos demuestran que el tamaño (única característica utilizada para diferenciar a las tres especies aceptadas de *Isostylomys*) no es un argumento

suficientemente diagnóstico ya que cabe la posibilidad que los materiales de *Isostylomys laurillardi* e *Isostylomys intermedius* sean ejemplares juveniles. Esta consideración no había sido tomada en cuenta por anteriores investigadores ya que hasta la fecha se consideraba que los ejemplares juveniles de eumegaminos deberían tener diferencias en el número de prismas con relación a los adultos; sin embargo al demostrar nuestras investigaciones que desde muy temprano en el desarrollo ontogenético los integrantes de esta subfamilia ya adquieren la morfología dental definitiva, los materiales de *Isostylomys laurillardi*, aún teniendo una gran diferencia de tamaño con los de, por ejemplo, *Isostylomys magnus* podrían ser representantes de la misma especie. Lamentablemente el muy mal estado de preservación del material tipo de *Isostylomys laurillardi* (MACN-A-5823) no nos permite saber si estamos en presencia de un ejemplar adulto o uno juvenil, sin embargo el topotipo de esta especie (MLP-15-247 rama mandibular derecha) posee un grado de osificación que nos permiten afirmar que se trata de un ejemplar juvenil en el mismo estadio de desarrollo del material MNHN 2687.

Es por todas estas evidencias que proponemos sinonimizar a las tres especies aceptadas dentro del género *Isostylomys* (*Isostylomys laurillardi*, *Isostylomys intermedius* e *Isostylomys magnus*) las cuales quedarían comprendidas en *Isostylomys laurillardi*.

#### **SOBRE LA VALIDEZ DE LA SUBFAMILIA GYRIABRINAE**

La subfamilia Gyriabrinæ posee un biocron que se extiende desde el Mioceno tardío hasta el Plioceno tardío e incluye unas nueve especies agrupadas dentro de los géneros *Gyriabrus* y *Pseudosigmomys*. Se trata de dinómidos de mediano porte registrados en Argentina, Uruguay y posiblemente Colombia y Brasil (ver Paula-Couto, 1983; Mones,

1986: 208). Esta subfamilia fue creada por Kraglievich (1930) para incluir en ella a todos los dinómidos que, aún siendo adultos, presentaran dientes con algunos pliegues transitorios de esmalte. Estos pliegues son notorios en la superficie oclusal de los dientes pero desaparecen cerca de la base de los mismos y por lo tanto modifican la relación de unión entre los lóbulos a lo largo del diente. En algunos casos estos pliegues también pueden aparecer en la base de los dientes y desaparecer en la superficie oclusal. La mayor diversidad morfológica en los patrones dentales de Dinomyidae se encuentra dentro de Gyriabrinæ y, hasta el presente, todos los fósiles incluidos en dicha subfamilia son fragmentos de paladares y mandíbulas, por lo que este grupo de dinómidos es el más pobremente conocido.

La ocurrencia de pliegues transitorios de esmalte hace que los dientes de los Gyriabrinæ presenten un patrón de unión entre los lóbulos que se va modificando a lo largo del diente y, por lo tanto, con la edad del animal. Esta característica sería esperable de encontrar en ejemplares juveniles que aún no han adquirido la conformación definitiva de los dientes; sin embargo los Gyriabrinæ mantendrían esta variación morfológica dentaria durante toda la vida.

A la luz de nuestras investigaciones cabe preguntarse cuál fue el criterio utilizado para determinar que los Gyriabrinæ son adultos y no juveniles de otros taxones. La justificación que da Kraglievich (1930: 222) es que los dientes de todos los Gyriabrinæ tienen la base igual de ancha que la corona y por lo tanto carecen de la “forma de cono” esperable de encontrar en dientes hypselodontes de ejemplares juveniles.

Sin embargo, nuestras investigaciones muestran que la mandíbula de *Isostylomys* juvenil aquí descrita (MNHN 2687) es indudablemente de un ejemplar juvenil y sin embargo los dientes no tienen forma de cono. Lo mismo ocurre con los dientes del carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*), el cual solo presenta forma de cono en sus

dientes en las primeras etapas del desarrollo ontogenético. Es así como carpinchos juveniles (cuyos tamaños son notablemente menores que los de ejemplares adultos) tienen dientes cuyos bordes son completamente paralelos, pese a que en dichos ejemplares aún se pueden constatar diferencias ontogenéticas en el patrón morfológico de la superficie oclusal de los dientes. Este último fenómeno no había sido reportado hasta el momento ya que los estudios de variaciones ontogenéticas dentales en carpinchos se habían centrado únicamente en el patrón morfológico de la superficie oclusal (ver Vucetich *et al.*, 2005). Por lo tanto la idea de Kraglievich de que los dientes de los Gyriabrinæ son adultos carece de sustento a la luz de nuestras investigaciones. Cabe preguntarse entonces si la subfamilia en cuestión puede sustentarse ya que la única característica dada como diagnóstica de la misma es, precisamente, la de poseer modificaciones ontogenéticas que se prolongarían durante gran parte de la vida de los individuos.

De tratarse de ejemplares juveniles, los Gyriabrinæ no serían representantes juveniles de un grupo monofilético ya que algunos taxones de esta subfamilia como ser *Gyriabrus teisseirei* son notablemente similares a los Tetrastylinae (por lo tanto *G. teisseirei* debería ser el juvenil de un Tetrastylinae de gran tamaño como ser *Telicomys*) y otros como *Gyriabrus holmbergi* (MACN-A5879) son muy similares (exceptuando el tamaño) a los Eumegamyinae. Lo que parece haber ocurrido en la historia del estudio de los dinómidos fósiles es que la falsa premisa de que los ejemplares juveniles no podían tener dientes de bordes paralelos a ocasionado que muchos ejemplares fósiles juveniles de distintas subfamilias terminaran siendo incluidos en un grupo artificial: los Gyriabrinæ. Las respectivas sinonimias que ocasionaría nuestra propuesta son un tema que por el momento no puede resolverse debido al escaso y fragmentario material fósil conocido. De todos modos todas estas hipótesis siempre se encuentran limitadas por la

falta de restos fósiles completos; recuérdese que los dinómidos son un grupo de roedores muy diverso y ampliamente distribuido por toda Sudamérica y sin embargo, este grupo es conocido fundamentalmente por fósiles de naturaleza muy fragmentaria. Por lo tanto los restos conocidos de Gyriabrinæ no nos permiten asegurar categóricamente que los mismos sean ejemplares juveniles de taxones ya conocidos pero nuestras investigaciones sí permiten poner en duda la validez de esta subfamilia y quedar a la espera de que nuevos hallazgos puedan corroborar o refutar nuestras hipótesis.

## CONCLUSIONES

Se describen restos cráneo-mandibulares de un ejemplar adulto del género *Isostylomys* que muestran que el patrón de unión de losos de los dientes superiores permite deducir el patrón de los inferiores y viceversa. Dicha comparación entre dientes superiores e inferiores no se aplica para los terceros molares ya que el M3 puede presentar un prisma más que el m3 y columnitas accesorias de esmalte.

Esta correlación entre los patrones dentarios superiores e inferiores se había registrado en otros grupos de dinómidos pero nunca en un Eumegamyinæ ya que los restos aquí descritos son los primeros en donde se reporta una asociación cráneo-mandibular para dicha subfamilia.

Los restos mandibulares MNHN 2687 que también se reportan en este trabajo se identifican como pertenecientes a un ejemplar juvenil del género *Isostylomys* en base al grado de osificación ósea de dichos restos y el hallazgo de un calcáneo del mismo individuo, el cual tiene el *tuber calcis* sin osificar.

Si bien estos últimos restos representan a un ejemplar notablemente menor que el ejemplar adulto, la morfología de estos dos ejemplares es prácticamente idéntica lo cual demostraría que los Eumegamyinae adquieren la conformación definitiva de los dientes muy temprano en el desarrollo ontogenético.

Tanto el pequeño tamaño de la mandíbula del ejemplar juvenil, como el gran tamaño del ejemplar adulto aquí descrito (tamaño sólo ligeramente menor que el de *Josephoartigasia monesi*, el más grande roedor conocido) hacen suponer que todos los ejemplares hasta ahora descritos como Eumegamyinae se corresponden con individuos que ya habían alcanzado la conformación definitiva de los dientes.

Estas afirmaciones permiten descartar anteriores propuestas de sinonimias dentro de Eumegamyinae basadas en una supuesta variación ontogenética la cual condicionaría el número de lófos que componen los dientes.

En base a nuestros hallazgos se propone sinonimizar a las tres especies conocidas de *Isostylomys* (las cuales solo se diferencian por el tamaño) en una sola: *Isostylomys laurillardi*.

El hecho de que un Eumegamyinae adquiriera la conformación definitiva de los dientes muy tempranamente en el desarrollo ontogenético, sumado al hecho de que en el carpincho (el roedor viviente de mayor tamaño) ocurre lo mismo, nos plantea la duda sobre la validez de la subfamilia Gyriabrinæ, cuyos integrantes podrían ser representantes juveniles de las subfamilias Tetrastylinae y Eumegamyinae.

## Apéndice 1

Especímenes examinados.— Los acrónimos de las instituciones científicas son los siguientes: BMNH, British Museum of Natural History, London, England; MNHN, Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay; MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; MACN, Colección de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MACN-A Colección de Paleontología Florentino Ameghino del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

*Josephoartigasia monesi*— Cráneo completo (holotipo) (MNHN 921).

*Arazamys castiglioni*— Cráneo incompleto (holotipo) (MNHN 2521).

*Eumegamysops praependens*— Cráneo incompleto (MLP 41XII-13-237).

*Eumegamys paranensis*— Caja craneana asignada a *E. Paranensis* por Kraglievich (1926) (MACN 4006). Esta asignación debe ser revisada ya que el material en cuestión no tiene dientes asociados.

*Eumegamysops praependens*— Caja craneana asignada a *E. Praependens* (MACN 4007) por Fernández de Álvarez (1958). Esta asignación debe ser revisada ya que el material en cuestión no tiene dientes asociados.

*Isostylomys laurillardi*— Porción anterior de mandíbula (holotipo) (MACN-A 5823); mandíbula derecha incompleta (topotipo) (MLP 15-247); mandíbula derecha incompleta (topotipo) (MACN-3963).

*Isostylomys intermedius*— p4 izquierdo (holotipo) (MNHN 614).

*Isostylomys ameghinoi*— Rama mandibular izquierda (holotipo) (MACN-A 8935);

paladar (MACN-A-5879).

*Isostylomys magnus*— p4 izquierdo (calcotipo) (MACN-A 1508).

*Telicomys giganteus*— Cráneo casi completo (holotipo) (MACN-A 8011).

*Tetrastylus intermedius*— Cráneo casi completo y ramas mandibulares (holotipo)  
(MACN -A 8323).

*Gyriabrus holmbergi*— Paladar (MACN-A5879).

*Dinomys branickii*.— Esqueleto casi completo (MNHN 3795).

*Dinomys branickii*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 3796).

*Dinomys branickii*— Cráneo y ramas mandibulares (BMNH-34.9.10.191).

*Dinomys branickii*— Cráneo y ramas mandibulares (BMNH-12.1.15.4).

*Dinomys branickii*— Cráneo y ramas mandibulares (MACN 12961).

*Dinomys branickii*— Cráneo y ramas mandibulares (MACN 12962).

*Gyriabrus holmbergi*— Paladar (holotype) (MACN-A 5879).

*Gyriabrus teisseirei*— Paladar (MNHN 1342).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 250).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 252).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 322).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 1224).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 1230).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 2551).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 2558).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 2577).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 2579).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 2583).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 2583).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 2606).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 2609).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 2667).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 2850).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 2929).

*Hydrochoerus hydrochaeris*— Cráneo y ramas mandibulares (MNHN 3265).

TABLAS

	Largo Mesiodistal	Ancho bucolingual
p4(i)	21.8	15.4
m1(i)	23,9	20.3
m2(i)	26.3	20.5
m3(i)	27.0	22.4
P4(i)	25.5	17.8
M1(i)	24.1	21.8
M2(i)	24.0	19.4
M3(i)	27.6	18.8
P4(d)	25.1	17.7
M1(d)	24.2	21.3
M2(d)	24.7	20.0
M3(d)	26.5	19.1
i(i)	-----	22.5
i(d)	25.3	22.6
I(i)	-----	25.1
I(d)	-----	25.0

**Tabla 1:** Medidas (en milímetros) dentales de *Isostylomys laurillardi* (MNHN 2187)  
La letra “i” simboliza los dientes izquierdos y la “d” los derechos; las letras mayúsculas se utilizan para dientes superiores y las minúsculas para inferiores.

	Largo Mesiodistal	Ancho bucolingual
p4(i)	12.9	8.5
m1(i)	15.7	11.7
m2(i)	16.6	12.2
m3(i)	16.3	11,1
p4(d)	12.7	8.5
m1(d)	16.0	12.2
m2(d)	17.1	11.7
m3(d)	16.0	10.5
i(i)	10.3	11.4
i(d)	10.5	12.0

**Tabla 2:** Medidas dentales (en milímetros) de *Isostylomys laurillardi* (MNHN 2687).

## BIBLIOGRAFÍA

- AMEGHINO, F. 1883. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el Profesor Scalabrini en las barrancas del Paraná. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba 5: 257–306.
- BIKNEVICIUS, A. R., MCFARLANE, & R. D. E. MACPHEE. 2003. Body size in *Amblyrhiza inundata* (Heptaxodontidae, Caviomorpha), an extinct megafaunal rodent from the Anguilla Bank, West Indies: estimates and implications. American Museum Novitates 3079: 1–25.
- FIELDS, R. W. 1957. Hystricomorph rodents from the late Miocene of Colombia, South America. University of California Publications in Geological Sciences 32: 273–404.
- HOROVITZ, I., M. R. SÁNCHEZ-VILLAGRA, T. MARTIN, & O. A. AGUILERA. 2006. The fossil record of *Phoberomys pattersoni* Mones 1980 (Mammalia, Rodentia) from Urumaco (Late Miocene, Venezuela), with an analysis of its phylogenetic relationships. Journal of Systematic Paleontology 4: 239–306.
- KRAGLIEVICH, L. 1926. Los grandes roedores terciarios de la Argentina y sus relaciones con ciertos géneros pleistocenos de las Antillas. Anales del Museo Nacional de Historia Natural 34: 121–135. Buenos Aires.

- KRAGLIEVICH, L. 1930. Descripción de un interesante roedor eumegárido descubierto en el Uruguay. *Gyriabrus teisseirei*, n. sp. Revista de la Sociedad de Amigos de la Arqueología 4: 219–224.
- MONES, A. 1986. Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados Fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografía. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 82: 1–625.
- MONES, A. & L. R. CASTIGLIONI. 1979. Additions to the knowledge on fossil rodents of Uruguay (Mammalia: Rodentia). Paläontologische Zeitschrift 53: 77–87.
- OJASTI, J. 1971. El Chigüire. Revista Defensa de la naturaleza. 3: 1-10. Venezuela.
- PAULA-COUTO, C. 1983. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil. VII. Miscellanea. Iheringia, Série Geologia 8: 101–120.
- RAY, C. E. 1964. The taxonomic status of Heptaxodon and dental ontogeny in Elasmodontomys and Amblyrhiza (Rodentia: Caviomorpha). Bulletin of The Museum of Comparative Zoology 131: 107–127.
- VUCETICH, M. G., C. M. DESCHAMPS, A. I. OLIVARES, & M. T. DOZO. 2005. Capyvaras, size, shape and time: A model kit. Acta Paleontologica Polonica 50: 259–272.

## Conclusiones finales y perspectivas

**N**uestros estudios permitieron analizar en detalle la morfología de la región auditiva de taxones incluidos en la subfamilia Eumegamyinae, algo inédito hasta el momento pese a las peculiaridades que esta región tiene en el mencionado grupo.

De este estudio se deduce que en muchas especies existe una estructura no descrita para ningún otro mamífero a la cual nosotros denominamos “fosa ectotimpánica”. Todos los taxones de Eumegamyinae para los cuales la región auditiva es conocida tienen fosa ectotimpánica con la excepción de *Josephoartigasia monesi*. Este último taxón también presenta otras diferencias muy marcadas en la región auditiva en relación a la que poseen los demás integrantes de la subfamilia. Estas diferencias nos plantean una dificultad a la hora de realizar caracterizaciones taxonómicas y sistemáticas ya que las diferencias existentes entre las regiones auditivas de *Josephoartigasia monesi* y otros taxones de Eumegamyinae no se correlacionan con la morfología dental; esto es decir: taxones con dientes muy similares pueden presentar regiones auditivas muy diferentes.

Por lo tanto, lejos de esclarecer el complejo panorama sistemático y taxonómico de los dinómidos este descubrimiento complica aún más la tarea de realizar un abordaje en profundidad de dichas temáticas; más aún si tenemos en cuenta que muchos de los taxones fósiles conocidos se han fundado únicamente sobre la base de caracteres dentales.

El descubrimiento de dos ramas mandibulares de un ejemplar juvenil de la especie *Isostylomys laurillardi*, cuya configuración dental es idéntica de la que posee el adulto permite suponer que todas las especies hasta ahora descritas para el mencionado género se corresponden con diferentes estadios de desarrollo de una sola entidad específica.

Este último descubrimiento también nos permite descartar anteriores propuestas de sinonimias, las cuales estaban sustentadas en la idea de que existe una modificación en el número de lofos de los dientes a medida que un Eumegamyinae se desarrolla.

También se pone en duda la validez de la subfamilia Gyriabrinae, la cual podría estar representando un grupo artificial en donde tradicionalmente se habrían incluido a ejemplares juveniles de diferentes subfamilias.

El análisis de la fuerza de mordida de la especie *Josephoartigasia monesi* sugiere que dicho taxón presenta incisivos desproporcionadamente grandes y una fuerza de mordida en el entorno de los 1000 newtons.

Somos conscientes que al no haber estudios filogenéticos con metodologías cladistas para la familia Dinomyidae, la principal perspectiva de trabajo que deja planteada esta tesis es la de poder avanzar en este aspecto. También es cierto que nuestros propios estudios (especialmente los referidos a la región auditiva) muestran que un abordaje de estas características resulta por el momento muy difícil de realizar. De todos modos creemos que, con nuevos hallazgos y con la localización de materiales actualmente extraviados, se podrían resolver algunos puntos que aclararían notablemente el panorama sistemático de estos roedores. Estos puntos son:

- A) Corroborar si los Gyriabrinae son un grupo artificial.
- B) Verificar las relaciones de parentesco entre los Tetrastylinae y los Eumegamyinae.
- C) Analizar la posibilidad de que el género *Dinomys* quede incluido dentro de los Tetrastylinae.

Desde el punto de vista paleobiológico se considera fundamental hacer un estudio de la fuerza de mordida en el género *Telicomys*, el cual parece tener notables adaptaciones para incrementar la fuerza de mordida. Este último género también posee unos incisivos

desproporcionadamente grandes en relación al tamaño del cráneo y con una disposición opistodonta (a diferencia de *Josephoartigasia* en donde los incisivos son proodontes). Estos dos factores combinados nos hacen suponer que dicho taxón utilizaba los incisivos para una actividad diferente a la relacionada con la mordida como ser defenderse de depredadores o cavar.

La buena preservación de los materiales conocidos de *Telicomys* permiten que se realice un estudio de similares características al realizado en esta tesis sobre el cráneo de *Josephoartigasia monesi*.

Por otra parte el excelente estado de preservación de algunos de los restos aquí estudiados permitirá realizar estudios de la dieta mediante el análisis isotópico dental. También tenemos en preparación el análisis de la tomografía realizada sobre el cráneo de *Josephoartigasia monesi* el cual nos permitirá realizar un estudio de la paleoneurología de dicho taxón y un análisis de la resistencia mecánica del cráneo utilizando la técnica computacional de elementos finitos.

Esperamos que estos estudios puedan contribuir a mejorar sustancialmente el conocimiento de esta familia de mamíferos sudamericanos.

## Agradecimientos

---

Deseo expresar mi agradecimiento a las siguientes personas que de una manera u otra han contribuido sustancialmente en la realización de esta tesis.

A mi tutor, Martín Ubilla, por su guía en todas las etapas de mi carrera, por confiar en mi y haber sido el mejor referente académico que alguien como yo pudiera tener.

A R. Ernesto Blanco por ser un gran profesor, a veces un colega, a veces un padre y siempre un amigo.

A Enrique Bostelmann quien participó en toda la elaboración de esta tesis, aportando bibliografía, ideas y viajes para consultar colecciones en el extranjero. Su compromiso y entusiasmo con el estudio de los dinómidos fósiles hacen de Enrique un verdadero “co-cotutor”.

A Luis Castiglioni por 20 años de amistad y por ser la persona que colectó todos los materiales fósiles inéditos aquí estudiados.

Graciela Piñeiro participó de largas y fructíferas discusiones sobre algunos aspectos sistemáticos y taxonómicos de los Dinomyidae; discusiones amenizadas con su gran cariño y excelentes dotes culinarias.

Álvaro Mones brindó una gran cantidad de bibliografía y de apoyo técnico y humano.

El personal del Departamento de Radiología del Hospital de Clínicas puso a nuestra disposición todo el equipo necesario para realizar la tomografía del ejemplar tipo de *Josephoartigasia monesi*.

Marcelo Reguero y Alejandro Kramarz permitieron las consultas a las colecciones paleontológicas del Museo de La Plata y el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” respectivamente.

Los correctores Daniel Perea, Enrique Lessa y Peter Sprechmann aportaron valiosos comentarios y sugerencias que mejoraron sustancialmente la calidad de un primer borrador.

Agradezco también a todos mis amigos y colegas del “Piso 13” y del museo Nacional de Historia Natural. A la nueva generación de paleontólogos: Checho, Felipe, Fernanda, Guillermo, Paleopablo, Andreíta, Matías, Sebastián, Mariana, Juan Pablo, Jean Phillippe y Dominique.

Agradezco también a mis amigos: Javier Lima, Washington Jones, Ney Araujo, Gonzalo Fierro, Gustavo Lecuona, Patricia Cardozo, Leandro, Elis, David, Elena, Pili, Mariana, Sarita, Jesús, Rafael, Andrés, Ki-Kí, Fabricio, Jorge, Gerardo, Nicol, Lorena, Rafa Tosi, Natalia alta, Natalia grande y Natalia baja.

Por último quiero agradecer muy especialmente a Rodolfo y Adriana por mostrarme que *todas las cosas del universo son, inevitablemente, padres o hijos*; a mis hermanos Felipe y Cecilia, a mi sobrino Damián, a su padre Roberto, a mis primos, tíos y tías de Uruguay, Argentina y México.

Esta tesis contó con el apoyo económico de la Agencia Nacional de Investigación e Innovación de Uruguay (ANII) y PEDECIBA-Biología.