

# EL NEÓGENO DE LA MESOPOTAMIA ARGENTINA



Diego Brandoni  
Jorge I. Noriega  
e d i t o r e s

---



Asociación Paleontológica Argentina  
Publicación Especial 14



# El Neógeno de la Mesopotamia argentina

Diego Brandoni y Jorge I. Noriega, Editores (2013)

Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14

---

## **Asociación Paleontológica Argentina**

Comisión Directiva (2012-2013)

**Presidente:** Dr. Emilio Vaccari

**Vicepresidente:** Dr. Francisco J. Prevosti

**Secretario:** Dr. Javier N. Gelfo

**Prosecretaria:** Dra. Carolina Acosta Hospitaleche

**Tesorero:** Dr. Leandro Martínez

**Protesorero:** Dra. Verónica Krapovickas

### **Vocales titulares:**

Dra. Andrea Arcucci

Dra. Raquel Guerstein

Dra. Ana Carignano

### **Vocales suplentes:**

Dra. María Teresa Dozo

Dra. Lucía Balarino

Dr. Oscar Gallego

Órgano de Fiscalización

### **Titulares:**

Lic. Mariano Bond

Dra. Julia Brenda Desojo

Dr. Darío Lazo

### **Suplente:**

Dra. Cecilia Deschamps

ISSN 0328-347X

---

A.P.A. Asociación Paleontológica Argentina  
Maipú 645 1° piso (C1006ACG)  
Ciudad autónoma de Buenos Aires, República Argentina.  
Teléfono y fax: 54-(0)11-4326-7463  
E-mail: [secretaria@apaleontologica.org.ar](mailto:secretaria@apaleontologica.org.ar)  
<http://www.apaleontologica.org.ar>

---

COPYRIGHT STATEMENT. Where necessary, permission is granted by the copyright owner for libraries and others registered with the Copyright Clearance Center (CCC) to photocopy an article herein for US\$ 0.50 per page. Payments should be sent directly to the CCC P.O. 222 Rosewood Drive, Danvers, Massachusetts 01923 USA. Copying done for other than personal or internal references use without permission of Asociación Paleontológica Argentina is prohibited. Requests for special permission should be addressed to Maipú 645, 1er piso, 1006 Buenos Aires, Argentina. 0328-347X/07\$00.00+.50

# ÍNDICE



|  |     |
|--|-----|
| LEANDRO M. PÉREZ<br>Nuevo aporte al conocimiento de la edad de la Formación Paraná,<br>Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina.....   | 7   |
| ERNESTO BRUNETTO, JORGE I. NORIEGA y DIEGO BRANDONI<br>Sedimentología, estratigrafía y edad de la Formación Ituzaingó en<br>la provincia de Entre Ríos, Argentina.....   | 13  |
| MARIANA BREA, ALEJANDRO F. ZUCOL y MARÍA JIMENA FRANCO<br>Paleoflora de la Formación Paraná (Mioceno Tardío), Cuenca<br>Chaco-Paranaense, Argentina .....  | 28  |
| MARÍA JIMENA FRANCO, MARIANA BREA, OSCAR ORFEO y ALEJANDRO F. ZUCOL<br>La paleoflora de la Formación Ituzaingó, Argentina .....  | 41  |
| LEANDRO M. PÉREZ, MIGUEL GRIFFIN y MIGUEL MANCENÍDO<br>Los macroinvertebrados de la Formación Paraná: historia y diversidad<br>de la fauna bentónica del Mioceno marino de Entre Ríos, Argentina.....  | 56  |
| ALBERTO L. CIONE, DANIEL A. CABRERA, MARÍA DE LAS MERCEDES AZPELICUETA,<br>JORGE R. CASCIOTTA y MARÍA JULIA BARLA<br>Peces del Mioceno marino y continental en Entre Ríos, Oriente central de Argentina.....   | 71  |
| PAULA BONA, DOUGLAS RIFF y ZULMA GASPARINI<br>Los Alligatoridae del Mioceno Tardío de Argentina: el registro más austral<br>de cocodrilos neógenos en América del Sur .....  | 84  |
| JUAN M. DIEDERLE y JORGE I. NORIEGA<br>Las aves del Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina.....  | 97  |
| FRANCISCO J. GOIN, JORGE I. NORIEGA y MARTÍN DE LOS REYES<br>Los Metatheria (Mammalia) del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de la Provincia de<br>Entre Ríos, Argentina, y una reconsideración de <i>Philander entrerianus</i> (Ameghino, 1899).....  | 109 |
| GUSTAVO J. SCILLATO-YANÉ, FLÁVIO GÓIS, ALFREDO E. ZURITA, ALFREDO A. CARLINI,<br>LAUREANO R. GONZÁLEZ RUIZ, CECILIA M. KRMPOTIC, CRISTIAN OLIVA y<br>MARTÍN ZAMORANO<br>Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del “Conglomerado osífero” (Mioceno Tardío)<br>de la Formación Ituzaingó de Entre Ríos, Argentina..... | 118 |
| DIEGO BRANDONI<br>Los Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno Tardío de Entre Ríos, Argentina.....  | 135 |
| GABRIELA I. SCHMIDT y ESPERANZA CERDEÑO<br>Los ungulados nativos (Litopterna y Notoungulata: Mammalia) del “Mesopotamiense”<br>(Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina .....   | 145 |

|   |     |
|---|-----|
| NORMA L. NASIF, ADRIANA M. CANDELA, LUCIANO RASIA,<br>M. CAROLINA MADOZZO JAÉN y RICARDO BONINI<br>Actualización del conocimiento de los roedores del Mioceno Tardío de la Mesopotamia<br>argentina: aspectos sistemáticos, evolutivos y paleobiogeográficos..... | 153 |
| LEOPOLDO H. SOIBELZON y MARIANO BOND<br>Revisión de los carnívoros (Carnivora, Mammalia) acuáticos y continentales del Mioceno<br>de la Mesopotamia argentina .....   | 170 |
| DIEGO BRANDONI<br>Los mamíferos continentales del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos,<br>Argentina. Diversidad, edad y paleobiogeografía.....  | 179 |
| DANIEL PEREA, ANDRÉS RINDERKNECHT, MARTÍN UBILLA,<br>ENRIQUE BOSTELMANN y SERGIO MARTÍNEZ<br>Mamíferos y estratigrafía del Neógeno de Uruguay .....   | 192 |
| ANA MARIA RIBEIRO, RICHARD HAROLD MADDEN, FRANCISCO RICARDO NEGRI,<br>LEONARDO KERBER, ANNIE SCHMALTZ HSIOU y KAREN ADAMI RODRIGUES<br>Mamíferos fósiles y biocronología en el suroeste de la Amazonia, Brasil.....   | 207 |

## PRÓLOGO



En el año 2000, los doctores Florencio Aceñolaza y Rafael Herbst editaron *El Neógeno de Argentina*, importante publicación en la que se discutieron diferentes aspectos de la geología y paleontología de la Mesopotamia argentina. Diez años más tarde, decidimos compendiar la información generada en diversas fuentes (Tesis doctorales, artículos, resúmenes, proyectos de investigación) desde aquella contribución en adelante, invitando a los autores a participar del Simposio “Paleontología y Biocronología del Terciario Superior de la Mesopotamia”, en el marco del X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología realizado en la ciudad de La Plata durante 2010. A posteriori del citado evento, decidimos plasmar los avances en el abordaje de los temas y los resultados alcanzados por las nuevas revisiones, en la edición de esta Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina.

*El Neógeno de la Mesopotamia argentina* reúne 15 contribuciones que versan sobre la geología, estratigrafía, cronología y paleobiodiversidad de las formaciones Paraná e Ituzaingó, aflorantes en el área mesopotámica; pero además incluye otros dos artículos sobre la diversidad de mamíferos fósiles del Neógeno de Brasil y Uruguay, regiones vecinas con innegables afinidades faunísticas con la Mesopotamia a lo largo de la historia geológica.

Entendemos que esta contribución, tal como lo fue para nosotros el tradicional trabajo de Aceñolaza y Herbst, debe considerarse como un nuevo punto de partida o hito para incrementar los estudios geopaleontológicos del área mesopotámica. Desde esta visión, *El Neógeno de la Mesopotamia argentina* no agota el estudio de los temas sino, por el contrario, constituye una actualización del conocimiento y una indicación de lo que aún resta por hacer.

Como editores deseamos expresar nuestro agradecimiento a los autores y árbitros de las distintas contribuciones; a la Asociación Paleontológica Argentina por el auspicio; al Comité Editor de *Ameghiniana* por colaborar en la edición de los artículos; al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por el financiamiento de la publicación.



Diego Brandoni y Jorge I. Noriega, Editores  
*Diamante, Entre Ríos, Argentina, noviembre de 2013*

# LOS MAMÍFEROS CONTINENTALES DEL “MESOPOTAMIENSE” (MIOCENO TARDÍO) DE ENTRE RÍOS, ARGENTINA. DIVERSIDAD, EDAD Y PALEOBIOGEOGRAFÍA



DIEGO BRANDONI

Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP-CONICET), Materi y España, E3105BWA Diamante, Entre Ríos, Argentina. dbrandoni@cicytpp.org.ar

**Resumen.** El objetivo de esta contribución es actualizar el conocimiento de la diversidad de mamíferos continentales del “Mesopotamiense” y establecer la relación de la fauna del “Mesopotamiense” con aquellas presentes en otras unidades geológicas de Argentina tradicionalmente referidas al Mioceno Tardío–Plioceno. Para establecer la diversidad de géneros se tuvieron en cuenta las más recientes contribuciones de síntesis, así como las revisiones de los grupos taxonómicos. Para establecer las relaciones entre las faunas de mamíferos continentales de distintas unidades geológicas se tuvieron en cuenta los géneros presentes en siete unidades, y se realizó un análisis de parsimonia utilizando la metodología Parsimony Analysis of Endemicity (PAE). La diversidad de mamíferos en el “Mesopotamiense” alcanzaría los 85 géneros, siendo menor respecto de la considerada en trabajos previos. El “Mesopotamiense” comparte 18 géneros con la Formación Andalhuala, 15 con la Formación Cerro Azul, 15 con la Formación Arroyo Chasicó, 10 con la Formación Chiquimil, 7 con la Formación Corral Quemado y 4 con la Formación Toro Negro. El resultado del PAE indica una mayor relación del “Mesopotamiense” con la Formación Arroyo Chasicó; en tanto que las formaciones Andalhuala y Cerro Azul quedan estrechamente vinculadas. Por lo tanto, es posible que los sedimentos portadores de la fauna del “Mesopotamiense” hayan comenzado a depositarse durante las etapas más tempranas del Mioceno Tardío (*i.e.*, Piso Tortoniano).

**Palabras clave.** Diversidad. Neógeno. Tortoniano. Parsimony Analysis of Endemicity (PAE). Paleobiogeografía. Mamíferos.

**Abstract.** CONTINENTAL MAMMALS FROM THE “MESOPOTAMIENSE” (LATE MIOCENE) OF ENTRE RÍOS PROVINCE, ARGENTINA. DIVERSITY, AGE, AND PALEOBIOGEOGRAPHY. The aim of this contribution is to update the knowledge on the continental mammal diversity in the “Mesopotamiense” and to establish the relationship between the fauna of the “Mesopotamiense” with those coming from other late Miocene–Pliocene geologic units of Argentina. To establish the relationships among the continental mammalian faunas of different geologic units it was taken into account the genera present in seven units and a parsimony analysis was performed using Parsimony Analysis of Endemicity (PAE). The mammalian diversity from the “Mesopotamiense” reaches 85 genera and is lower than in previous estimations. The “Mesopotamiense” shares 18 genera with the Andalhuala Formation, 15 with the Cerro Azul Formation, 15 with the Arroyo Chasicó Formation, 10 with the Chiquimil Formation, 7 with the Corral Quemado Formation, and 4 with the Toro Negro Formation. Results using PAE show a major relationship between the “Mesopotamiense” and the Arroyo Chasicó Formation; in addition, the Andalhuala and Cerro Azul formations are closely related. Therefore, it is possible that the sediments bearing the fauna of the “Mesopotamiense” have begun deposition during the earliest stages of the late Miocene (*i.e.*, Tortonian Stage).

**Key words.** Diversity. Neogene. Tortonian. Parsimony Analysis of Endemicity (PAE). Paleobiogeography. Mammals.

La unidad fosilífera tradicionalmente conocida como “Mesopotamiense” o “Conglomerado osífero” (ubicada en la base de la Formación Ituzaingó, provincia de Entre Ríos) ha provisto numerosos restos de vertebrados, en especial mamíferos. Si bien los primeros restos de mamíferos fósiles procedentes de dicha unidad son comunicados por d’Orbigny (1842) (*i.e.*, *Toxodon paranensis* Laurillard en d’Orbigny, 1842), es recién con las contribuciones aportadas por Florentino Ameghino (1883a,b, 1885, 1886, entre otras) que se incrementa sustancialmente el conocimiento de la diversidad de mamíferos fósiles provenientes de las barrancas del río Paraná. Ameghino (1883a) describió unos pocos taxones sobre la base de materiales que le entregara para su estudio el Profesor Pedro Scalabrini, y en

una segunda contribución (Ameghino, 1883b) continuó con los estudios referidos a la fauna de mamíferos del “piso mesopotámico”. Tiempo después, una vez creado el Museo Provincial del Paraná en 1884, Ameghino se trasladó hasta la ciudad de Paraná para estudiar los ejemplares depositados en dicho museo; del estudio resultó una nueva contribución (Ameghino, 1885) en la que se describieron nuevos géneros y especies de mamíferos fósiles.

Después de la contribución de 1885, Florentino Ameghino continuó con el estudio de los mamíferos y determinó nuevos géneros y especies (ver Ameghino, 1886, 1889, 1891, entre otros). Además de Ameghino, otros investigadores se encargaron de estudiar la fauna del “Mesopotamiense”; entre ellos se destacan los apor-



tes de Lucas Kraglievich, quien describió varios géneros y especies de roedores y xenartros (ver Kraglievich, 1922, 1923a,b,c, 1925, 1926a,b,c,d, 1930), Alfredo Castellanos, quien determinó nuevos géneros y especies de xenartros cingulados (ver Castellanos 1926, 1927a,b, 1932, 1953) y Alejandro Bordas, quien hizo lo propio con unos pocos xenartros tardígrados (ver Bordas, 1942). Además, en trabajos relativamente más recientes se determinaron nuevas especies de xenartros y roedores (ver Scillato-Yané 1980a, 1981, Mones, 1991).

Con el fin de actualizar la diversidad de vertebrados del “Conglomerado osífero”, Cione *et al.* (2000) realizaron una revisión de todos los vertebrados registrados en la unidad; en el caso de los mamíferos fósiles continentales consideraron que la diversidad alcanzaba aproximadamente los 115 géneros, siendo muchos monoespecíficos y sus especies endémicas del “Mesopotamiense” (ver Cione *et al.*, 2000, tabs 1–3, apéndice 1). Además, teniendo en cuenta la diversidad de mamíferos de dicha unidad y aquella presente en otras unidades neógenas, Cione *et al.* (2000) consideraron que la fauna del “Conglomerado osífero” estaría estrechamente vinculada con aquella del Huayqueriense (Mioceno Tardío) de la región Pampeana y del noroeste de Argentina.

El objetivo de esta contribución es actualizar el conocimiento de la diversidad de géneros de mamíferos continentales del “Mesopotamiense” y establecer la relación de esta unidad con otras unidades geológicas de Argentina tradicionalmente referidas al Mioceno Tardío–Plioceno.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Para establecer la diversidad de géneros de mamíferos provenientes del “Mesopotamiense” se tuvieron en cuenta las más recientes contribuciones de síntesis (*e.g.*, Cione *et al.*, 2000; Candela, 2005), así como las revisiones de los grupos taxonómicos (*e.g.*, Soria, 2001; Candela y Noriega, 2004; Candela y Nasif, 2006; Vucetich *et al.*, 2005, 2011; Brandoni, 2006, 2010, 2011, Brandoni y Scillato-Yané, 2007; Deschamps *et al.*, 2007, 2009; Oliva *et al.*, 2010; Scillato-Yané *et al.*, 2010, entre otros) (Apéndice 1). Para establecer las relaciones entre las faunas de mamíferos continentales de distintas unidades geológicas referidas al Mioceno Tardío–Plioceno de Argentina, se tuvieron en cuenta los géneros presentes en siete unidades formacionales.

### Unidades geológicas

Si bien en Argentina afloran varias unidades referidas al lapso Mioceno Tardío–Plioceno que presentan restos de

vertebrados (en especial mamíferos), para el análisis se seleccionaron sólo siete unidades (Fig. 1): “Mesopotamiense”, Formación Chiquimil, Formación Andalhuala, Formación Arroyo Chasicó y Formación Cerro Azul, tradicionalmente referidas al Mioceno Tardío, y las formaciones Corral Quemado y Toro Negro referidas al Plioceno Temprano (Fig. 2). Estas unidades han sido incluidas dentro del lapso Mioceno Tardío–Plioceno, contando la mayoría con datos radimétricos y una alta diversidad conocida de mamíferos continentales, en particular aquellas referidas al Mioceno Tardío. La fauna registrada en la Formación Monte Hermoso no fue tomada en cuenta, dado que la actualización de su diversidad faunística está en progreso.

**“Mesopotamiense”.** El “Mesopotamiense” o “Conglomerados osíferos, arenas fluviales y medanosas” (*sensu* Frenguelli, 1920) está caracterizado por contener niveles de gravillas cuarzosas, clastos de arcilla y numerosos fragmentos generalmente disociados de huesos y dientes pertenecientes a vertebrados continentales y marinos. De acuerdo con los restos de vertebrados hallados y las relaciones estratigráficas, Cione *et al.* (2000) propusieron una correlación de esta unidad con otras de Edad Huayqueriense (Mioceno Tardío) y con el Tortoniano de la escala internacional (11,63–7,246 Ma, Mioceno Tardío) (Fig. 2).

**Formación Chiquimil.** Tradicionalmente la Formación Chiquimil ha sido dividida en tres miembros (Chiquimil B, El Áspero y Chiquimil A) (Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981; Bossi *et al.*, 1987); no obstante, actualmente se considera que los tres miembros en el área de Puerta de Corral Quemado (provincia de Catamarca) se denominan Los Baños, El Áspero y El Jarillal respectivamente (ver Muruaga, 2001; Bossi y Muruaga, 2009). El Miembro el Jarillal ha sido asignado al Mioceno Tardío (ver Herbst, 2000; Bossi y Muruaga, 2009; Reguero y Candela, 2011, Hynek *et al.*, 2012).

**Formación Andalhuala.** La Formación Andalhuala aflora en el Valle de Santa María, donde presenta un espesor promedio de 1200 m (Reguero y Candela, 2011). En la localidad de Entre Ríos (=Chiquimil), provincia de Catamarca, constituye la unidad superior del Grupo Santa María, en tanto que en la Puerta de Corral Quemado infrayace a la Formación Corral Quemado. Sobre la base del contenido fosilífero, edades radimétricas y magnetoestratigrafía del área de la Puerta de Corral Quemado, la Formación Andalhuala ha sido referida al Mioceno Tardío–Plioceno (Marshall *et al.*, 1979; Bossi y Palma, 1982; Bossi *et al.*, 1987; Bossi y Muruaga, 2009; Butler *et al.*, 1984; Reguero y Candela, 2011). En este sentido, Latorre *et al.* (1997)

indicaron una edad de 7,14 Ma para los niveles suprayacentes al contacto entre la Formación Chiquimil y la suprayacente Formación Andalhuala (ver también Hynek *et al.*, 2012, fig. 3).

**Formación Corral Quemado.** En el área de la Puerta de Corral Quemado, la Formación tiene un espesor de 850 m (Bossi y Muruaga, 2009). Respecto de su edad, la base rondaría los 3,8–4 Ma y el tope los 2,3 Ma (Bossi y Muruaga, 2009).

**Formación Toro Negro.** La Formación Toro Negro aflora en el noroeste de la provincia de La Rioja y está dividida en dos miembros (Ramos, 1970; Rodríguez Brizuela y Tauber, 2006; Krapovickas *et al.*, 2009). Desde el punto de vista cronológico, De Iuliis *et al.* (2004) indicaron una edad de 3,04–3,11 Ma para niveles superiores del miembro inferior (cerca del contacto con el miembro superior); no obstante, Ciccioli *et al.* (2005, 2010) reportaron edades de  $8,6 \pm 0,3$  Ma y  $6,8 \pm 0,2$  Ma para los niveles superiores del miembro inferior.

**Formación Arroyo Chasicó.** La Formación Arroyo Chasicó, ubicada en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires, tradicionalmente es dividida en dos miembros: el Miembro Vivero, distribuido en la parte inferior de las barrancas del Arroyo Chasicó, y el Miembro Las Barrancas, ubicado por encima del anterior en transición. No obstante, Zárate *et al.* (2007) indicaron que ciertos aspectos litológicos observados no avalan los criterios empleados hasta ahora para definir e identificar los miembros Vivero y Las Barrancas, lo que plantea dudas sobre la procedencia estratigráfica exacta de los fósiles exhumados y la necesidad de ajustar el significado de las unidades bioestratigráficas establecidas. Desde el punto de vista cronológico, Schultz *et al.* (2004) indicaron una edad cercana a  $9,23 \pm 0,09$  Ma para los niveles de la asociación de facies 1 de la Formación Arroyo Chasicó (ver Zárate *et al.*, 2007); en tanto que Zárate *et al.* (2007) indicaron que los niveles superiores podrían extenderse hasta los 8,7 Ma.

**Formación Cerro Azul.** La Formación Cerro Azul aflora en varias localidades de la provincia de La Pampa y en el oeste de la provincia de Buenos Aires (como Formación “Epecuén”, ver Goin *et al.*, 2000; Verzi *et al.*, 2008). Esta Formación ha provisto numerosos restos de vertebrados, en especial mamíferos, que han sido considerados como indicadores de una edad miocena tardía (Montalvo *et al.*, 2008; Verzi *et al.*, 2008), aunque no debiera descartarse, al menos para la asociación registrada en Caleufú, su asignación al Plioceno Temprano (Prevosti y Pardiñas,

2009). Si bien no se cuenta con datos radimétricos para la unidad, se la ha tenido en cuenta dado que presenta una alta diversidad y ha sido considerada como una clásica y muy importante unidad del Mioceno Tardío (Verzi *et al.*, 2008, 2011).

### Taxones

La diversidad de mamíferos continentales de las unidades incluidas en este análisis se estimó a partir de información édita, contabilizándose 26 géneros para la Formación Chiquimil (ver Cerdeño y Bond, 1998; Powell *et al.*, 1998; Esteban y Nasif, 1999; Herbst *et al.*, 2000; Reguero y Candela, 2011); 36 para la Formación Andalhuala (ver Cabrera, 1944; Marshall y Patterson, 1981; Cione *et al.*, 2000; Carlini *et al.*, 2002; Brandoni y

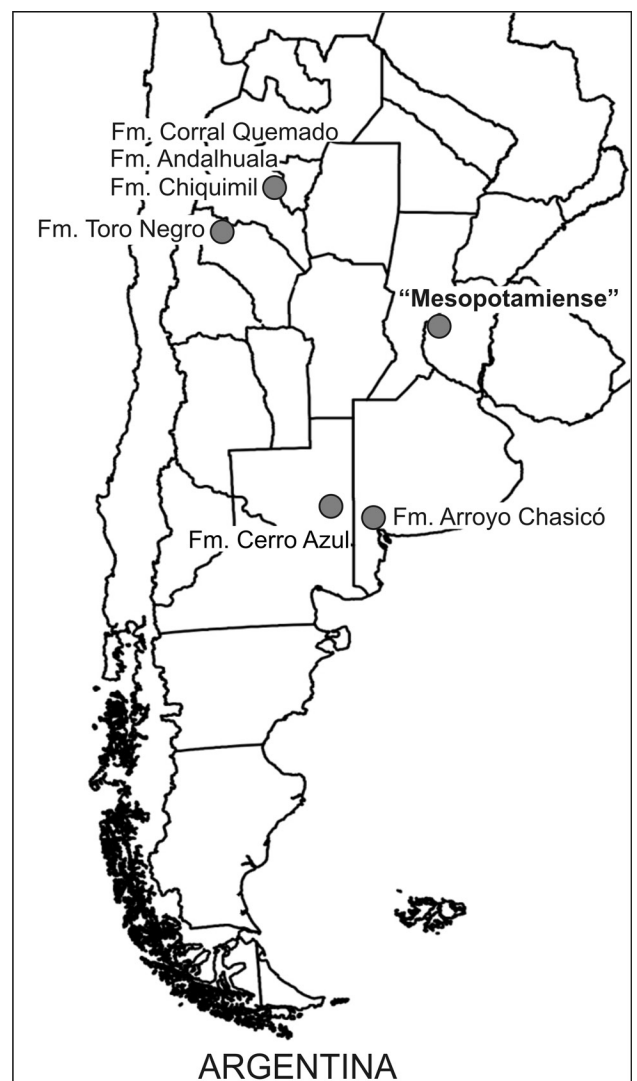


Figura 1. Mapa de ubicación de las unidades analizadas.



Carlini, 2009; Forasiepi *et al.*, 2009; Reguero y Candela, 2011); 16 para la Formación Corral Quemado (Cabrera, 1944; Marshall y Patterson, 1981; Reguero y Candela, 2011); 13 para la Formación Toro Negro (ver De Iuliis *et al.*, 2004; Rodríguez Brizuela y Tauber, 2006); 40 para la Formación Arroyo Chasicó (ver Bondesio *et al.*, 1980; Cerdeño y Bond, 1998; Cione *et al.*, 2000; Cerdeño, 2003; Urrutia *et al.*, 2008; Brandoni, 2009; Deschamps *et al.*, 2009; Scillato-Yané *et al.*, 2010; González Ruiz *et al.*, 2012, entre otros); y 46 géneros para la Formación Cerro Azul (ver Cerdeño y Bond, 1998; Goin *et al.*, 2000; Esteban *et al.*, 2001, 2003; Cerdeño y Montalvo, 2002; Abello *et al.*, 2002; Montalvo *et al.*, 2008; Urrutia *et al.*, 2008; Verzi *et*

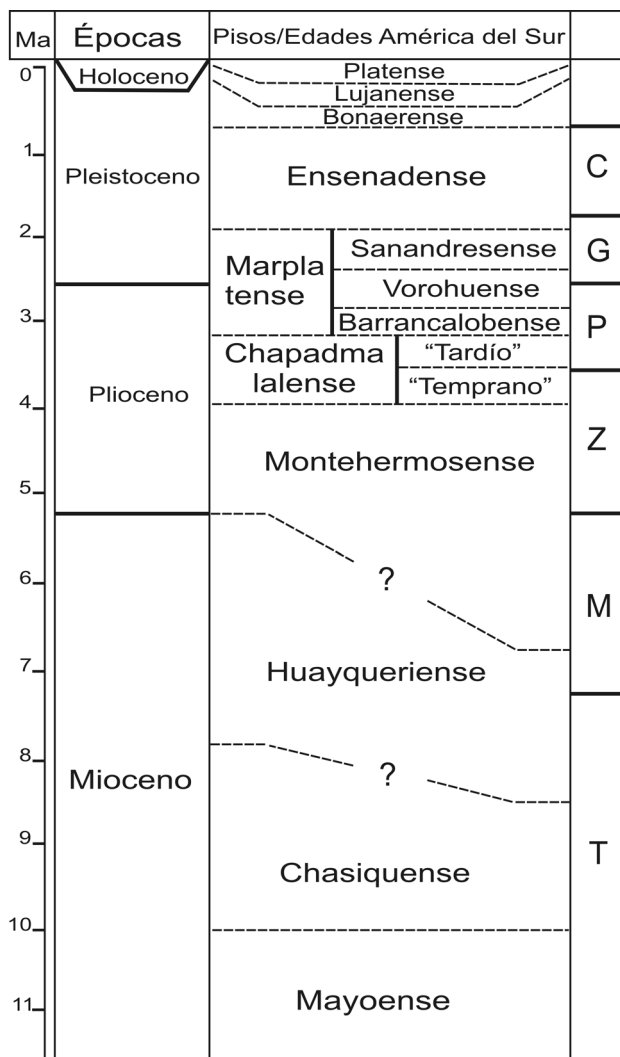
*al.*, 2008, 2011; Deschamps *et al.*, 2009; Forasiepi *et al.*, 2009; entre otros) (Apéndice 1).

Con la información obtenida se realizó un análisis de parsimonia utilizando la metodología Parsimony Analysis of Endemicity (PAE, Rosen, 1988). Para realizar este análisis se construyó la matriz de datos (unidades geológicas/géneros); para enraizar el árbol se incorporó una unidad adicional (unidad hipotética), se consideró la ausencia de todo taxón en dicha unidad. Además, sólo se tuvieron en cuenta aquellos géneros que se registraron en dos o más unidades (*i.e.*, se eliminaron aquellos géneros que se registraron en una única unidad). Así, la matriz quedó conformada por 8 unidades y 59 géneros; las presencias se codificaron con 1 y las ausencias con 0 (Apéndice 2). Para el análisis de parsimonia se utilizó el software Tree Analysis Using New Technology (TNT, Goloboff *et al.*, 2008). Se realizó una búsqueda exacta utilizando la regla de colapsamiento de “minimum length”.

**RESULTADOS**

La diversidad de mamíferos continentales en el “Mesopotamiense” alcanzaría los 85 géneros representados por 6 géneros de Marsupialia, 23 de Rodentia, 35 de Xenarthra, 11 de Notoungulata, 9 de Litopterna y 1 de Carnivora (Apéndice 1), siendo esta diversidad menor a la considerada en trabajos previos.

Como resultado del PAE se obtuvo un único árbol de máxima parsimonia: unidad hipotética ((Fm. Toro Negro, Fm. Corral Quemado) (((Fm. Andalhuala, Fm. Cerro Azul) Fm. Chiquimil) (Fm. Arroyo Chasicó, “Mesopotamiense”))) (Fig. 3), de 120 pasos con Índice de Consistencia (CI) de 0,49 e Índice de Retención (RI) de 0,40. Si bien los diferentes clados presentan varios géneros (“sinapomorfias”) que les dan sustento, también es alto el número de “homoplasias”, las que podrían interpretarse en algunos casos como extinciones locales o fallas en el registro. Teniendo en cuenta esta situación, para la descripción se mencionarán solo aquellos géneros exclusivos de cada clado (Fig. 3). El nodo B (Fm. Chiquimil, Fm. Andalhuala, Fm. Cerro Azul, Fm. Arroyo Chasicó, “Mesopotamiense”) queda soportado por la presencia de *Cardiomya* Ameghino, 1885, *Tetrastylus* Ameghino, 1886, *Lagostomopsis* Kraglievich, 1926 (Kraglievich, 1926c) y *Chasicotatus* Scillato-Yané, 1979; el nodo C (Fm. Chiquimil, Fm. Andalhuala, Fm. Cerro Azul) se sustenta en las presencias de *Neophanomys* Rovereto, 1914, *Chorobates* Reig, 1958, y *Macrochorobates* Scillato-Yané, 1980 (Scillato-Yané, 1980b); el nodo D (Fm. Cerro Azul, Fm. Andalhuala) se soporta por la presencias de *Hyperdidelphys* Ameghino, 1904, *Microtragulus* Ameghino, 1904, y



**Figura 2.** Cuadro cronológico general del Neógeno tardío a la actualidad (modificado de Cione y Tonni, 2005; Verzi *et al.*, 2008; Reguero y Candela 2011; Gradstein *et al.*, 2012). Las abreviaturas (C, G, P, Z, M y T) corresponden a los pisos de la Escala Internacional. Abreviaturas: C, Calabriano; G, Gelasiano; P, Piacenziano; M, Messiniano; T, Tortoniano; Z, Zancleano.

*Hesperocynus* Forasiepi, Goin y Martinelli, 2009; en tanto que el nodo E (Fm. Arroyo Chasicó, “Mesopotamiense”) por la presencia de *Carlesia* Kraglievich, 1926 (Kraglievich, 1926d), *Protomegalonyx* Kraglievich, 1925, *Octomyodon* Ameghino, 1904, *Kraglievichia* Castellanos, 1927 (Castellanos, 1927b), *Protypotherium* Ameghino, 1885 y *Cullinia* Cabrera y Kraglievich, 1931. Así, la relación entre el “Mesopotamiense” y la Formación Arroyo Chasicó es la que presenta mayor número de géneros compartidos de manera exclusiva, ya que de las nueve “sinapomorfias” (géneros) que sostienen la agrupación, seis son exclusivas de dicha asociación (Fig. 3).

## DISCUSIÓN

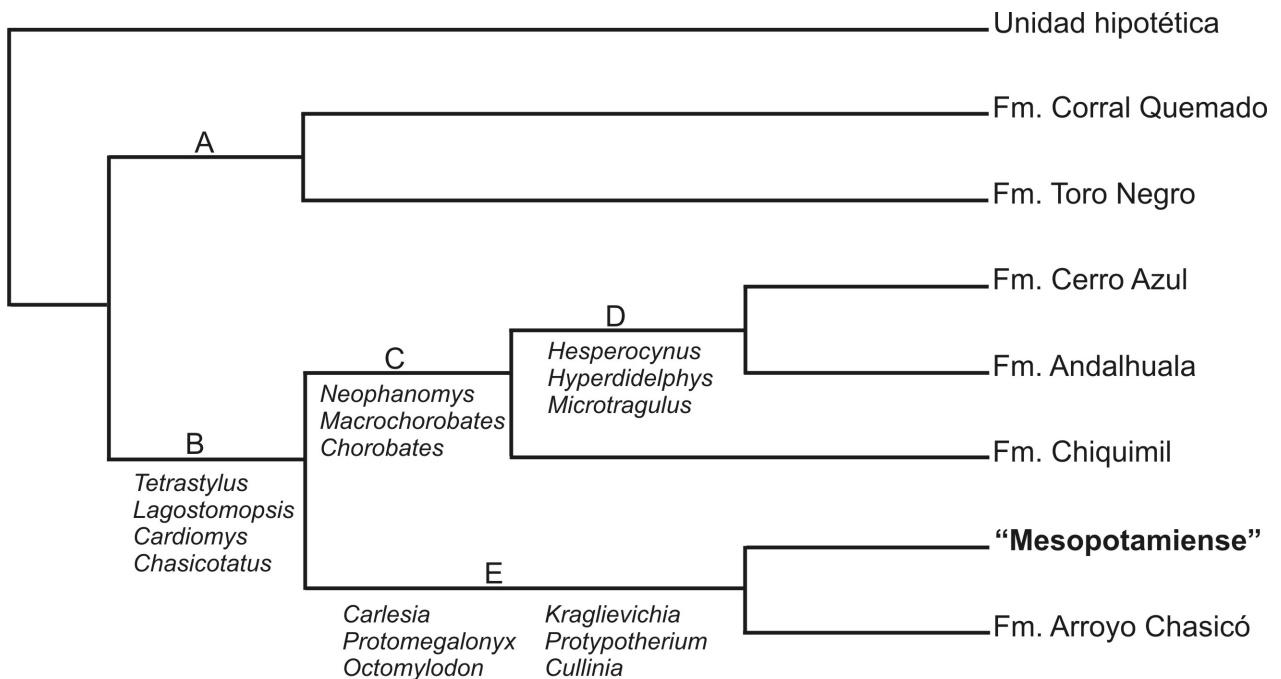
### Diversidad

Como lo explicara Ameghino (1885), el estudio de los mamíferos del “Mesopotamiense” no resulta sencillo dado que se está en presencia de elementos óseos disociados, en algunos casos fragmentarios, que no permiten realizar óptimas comparaciones. En este sentido, Ameghino (1885, p. 14) sostuvo que “En tales condiciones y a pesar de lo que se ha dicho de la ciencia del gran Cuvier, se tropieza en este caso con grandes dificultades. Tratándose de familias representadas por varios géneros muy cercanos, más o menos del mismo tamaño y cada género con varias especies, todas ellas sólo conocidas por determina-

das partes del esqueleto ¿cómo poder distinguir los huesos que pertenecen a cada género y a cada especie?”.

Ante el carácter disociado de los restos, la determinación precisa de la diversidad de mamíferos fósiles no resulta sencilla dado que no es posible referir restos post-craneanos a ejemplares determinados a partir de restos craneanos, mandibulares o dentarios. Ameghino, consciente de esta situación, manifestó que “En todo caso declaro que en este trabajo me ha guiado desde el principio hasta el fin el propósito bien determinado de no crear especies nuevas sin motivo bien justificado; que he tratado, tanto cuanto me ha sido posible de referir los nuevos restos á las especies ya establecidas, y de reunir bajo un mismo nombre las partes distintas y aisladas que me parecía debían referirse á una misma especie, prefiriendo siempre, mas bien que caer en el error de crear especies nominales, cometer el error contrario, de reunir bajo un mismo nombre, restos pertenecientes probablemente á especies distintas.” (Ameghino, 1885, p. 16–17).

Como fuera mencionado, la diversidad de mamíferos en el “Mesopotamiense” alcanzaría los 85 géneros (Apéndice 1). Dicha diversidad de géneros ha disminuido respecto de la considerada en trabajos previos (c. 115 géneros, ver Cione *et al.*, 2000). Además, recientes estudios sistemáticos realizados en varios grupos de mamíferos (e.g., Xenarthra Tardigrada, Rodentia Hydrochoeridae)



**Figura 3.** Resultado del PAE. Árbol de máxima parsimonia que muestra las relaciones entre las asociaciones de mamíferos analizadas. Las letras A–E indican los nodos; se mencionan los géneros exclusivos de cada nodo.

han concluido que la diversidad estimada de especies para esta unidad ha sido menor a la considerada en trabajos previos. Lo antedicho se explica a partir de la gran variación individual que se ha propuesto para varios grupos de Tardigrada del “Mesopotamiense” (Brandoni, 2006, 2010, 2011) y porque las determinaciones taxonómicas de distintos géneros y especies de Hydrochoeridae se basaron en ejemplares que corresponden a diferentes estadios ontogenéticos de unas pocas especies (Vucetich *et al.*, 2005, 2011; Deschamps *et al.*, 2007, 2009).

En el caso de los Xenarthra Tardigrada, Brandoni (2006) consideró *Pliomegatherium paranensis* Kraglievich, 1930, sinónimo junior de *Pl. lelongi* Kraglievich, 1930. Además, Brandoni (2010) indicó que la única especie válida de *Ortotherium* Ameghino, 1885, es *O. laticurvatum* Ameghino, 1885, siendo *O. schlosseri* Ameghino, 1891, *O. seneum* Ameghino, 1891, *O. scrofum* Bordas, 1942, *Amphiocnus seneum* (Ameghino, 1891) y *Menilaus affinis* Ameghino, 1891, sinónimos junior de *O. laticurvatum*. Finalmente, Brandoni (2011) consideró que *Pl. ameghinoi* Kraglievich, 1923, *Pl. ameghinoi gracilis* Kraglievich, 1923, y *Pl. brevis* Kraglievich, 1923 (ver Kraglievich, 1923c) son sinónimos junior de *Pl. mutilatus* Ameghino, 1885. Además, varias especies de Megatheriinae y Megalonychidae han sido consideradas no válidas debido a la falta de caracteres diagnósticos (Brandoni, 2010, 2011; Brandoni y Scillato-Yané, 2007), situación similar a la ocurrida en algunos géneros y especies de Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata) (Oliva *et al.*, 2010; Scillato-Yané *et al.*, 2013).

En el caso de los Hydrochoeridae Hydrochoerinae del “Mesopotamiense”, la única especie válida es *Cardiatherium paranense* (Ameghino, 1883) (ver Ameghino, 1883b), siendo *Anchimys leydi* (Ameghino, 1885), *A. marshi* (Ameghino, 1885), *Kiyutherium denticulatum* (Ameghino, 1885), *K. scillatoyanei* Bondesio, 1985, *Procardiatherium crassum* Ameghino, 1885, *Pr. simplicidens* Ameghino, 1885, y *Anatochoerus inusitatus* Vucetich y Mones, 1991 (en Mones, 1991) sinónimos de

*C. paranense* (ver Vucetich *et al.*, 2005; Deschamps *et al.*, 2007, 2009). Asimismo, Vucetich *et al.* (2011) consideraron que los ejemplares sobre los cuales fueron descritas distintas especies de *Caviodon* Ameghino, 1885 (Hydrochoeridae Cardiomyinae) del “Mesopotamiense”, corresponderían a diferentes estadios ontogenéticos de una única especie. Además, la diversidad de géneros en otras familias de roedores (*e.g.*, Dinomyidae) resultaría menor (Nasif *et al.*, 2013).

Por otra parte, estudios posteriores al de Cione *et al.* (2000) dan cuenta de la presencia de taxones no antes citados (o citados con dudas) para la unidad: *Drytomomys typicus* (Ameghino, 1889), *Chasicotatus spinozai* Scillato-Yané, Krmptotic y Esteban, 2010, *Scirrotherium* Edmund y Theodor, 1997 (ver Candela y Nasif, 2006; Góis *et al.*, 2013; Scillato-Yané *et al.*, 2010, 2013; Nasif *et al.*, 2013).

### Edad y Biogeografía

Desde los primeros estudios, se entendió la diversidad mamaliana del “Mesopotamiense” como una mezcla diacrónica de faunas que abarcarían el lapso temporal Chasicuense–Montehermosense (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Bondesio *et al.*, 1980; Scillato-Yané, 1980a, 1981) (Fig. 2) o como resultado de un paleoambiente sincrónico muy heterogéneo (destacándose la presencia de ríos, pantanos, áreas boscosas y abiertas) desarrollado en el contexto de la amplia llanura aluvial del río “pre-Paraná” que generó los depósitos de la Formación Ituzaingó (Cione *et al.*, 2000; Carlini *et al.*, 2000; Noriega y Agnolin, 2008). Además, Cione *et al.* (2000) consideraron que el “Conglomerado osífero” (y la fauna que contiene) no representa un lapso de tiempo prolongado y que con la evidencia disponible, éste debiera ser referido al Huayqueriense (Mioceno Tardío) (Fig. 2).

Teniendo en cuenta la diversidad actualmente conocida, el “Mesopotamiense” comparte 18 géneros de mamíferos con la fauna de la Formación Andalhuala,

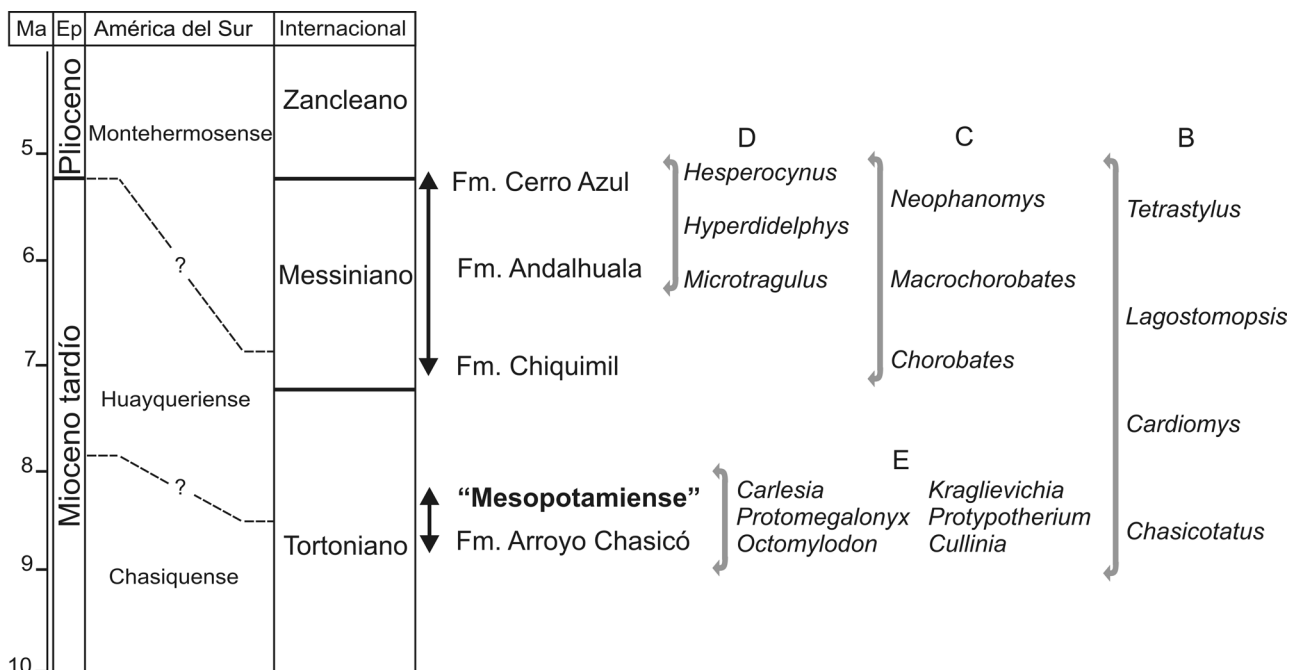
|                    | “Mesopotamiense” | Fm. Arroyo Chasicó | Fm. Cerro Azul | Fm. Chiquimil | Fm. Andalhuala | Fm. Corral Quemado | Fm. Toro Negro |
|--------------------|------------------|--------------------|----------------|---------------|----------------|--------------------|----------------|
| “Mesopotamiense”   | –                |                    |                |               |                |                    |                |
| Fm. Arroyo Chasicó | 15               | –                  |                |               |                |                    |                |
| Fm. Cerro Azul     | 15               | 16                 | –              |               |                |                    |                |
| Fm. Chiquimil      | 10               | 11                 | 12             | –             |                |                    |                |
| Fm. Andalhuala     | 18               | 10                 | 20             | 16            | –              |                    |                |
| Fm. Corral Quemado | 7                | 2                  | 6              | 3             | 11             | –                  |                |
| Fm. Toro Negro     | 4                | 3                  | 3              | 3             | 3              | 2                  | –              |

**Tabla 1.** Número de géneros compartidos entre las unidades analizadas.

15 con aquella de la Formación Cerro Azul, 15 con la registrada en la Formación Arroyo Chasicó, 10 con aquella de la Formación Chiquimil, 7 con la registrada en la Formación Corral Quemado y 4 con la correspondiente a la Formación Toro Negro (Tab. 1). Además, algunos géneros presentes en el “Mesopotamiense” han sido registrados en otras unidades neógenas (e.g., formaciones Salicas, Río Quinto, Puerto Madryn, Loma de las Tapias, Aisol) (Tauber, 2005; Cerdeño *et al.*, 2008; Deschamps *et al.*, 2009; Dozo *et al.*, 2010; Contreras y Baraldo, 2011; Vucetich *et al.*, 2011; Brandoni *et al.*, 2012). Si bien el mayor número de géneros de mamíferos continentales compartidos entre el “Mesopotamiense” y las unidades analizadas se da con la Formación Andalhuala (tradicionalmente considerada de edad Huayqueriense), los resultados del análisis utilizando PAE indican una mayor relación del “Mesopotamiense” con la Formación Arroyo Chasicó, en tanto que las formaciones Andalhuala y Cerro Azul quedan estrechamente vinculadas (Fig. 3).

Como fuera indicado, el “Mesopotamiense” ha sido referido, sobre la base del contenido fósil, a la “Edad Mamífero Huayqueriense”, en tanto que la fauna de mamíferos de la Formación Arroyo Chasicó sentó las bases de la “Edad Mamífero Chasiquense” (Pascual, 1965, Pascual *et al.*, 1965). Contribuciones más recientes, usando como punto de partida el esquema bioestratigráfico definido

para la región Pampeana (en particular para la provincia de Buenos Aires) y ampliamente usado como esquema para toda América del Sur (ver Cione y Tonni, 2005, y bibliografía allí citada), refirieron el “Mesopotamiense” al Piso/Edad Huayqueriense, en tanto que los niveles portadores de fauna de la Formación Arroyo Chasicó fueron asignados al Piso/Edad Chasiquense (Cione *et al.*, 2000; Cione y Tonni, 2005; Deschamps *et al.*, 2009) (Fig. 2). Desde el punto de vista cronológico, Zárate *et al.* (2007), a partir de datos radimétricos y de polaridad magnética (Schultz *et al.*, 2004; Schneider, 1995), indicaron que el inicio de la depositación de la Formación Arroyo Chasicó comenzó en torno a los 10 Ma y que se pudo haber extendido hasta los 8,7 Ma. En lo que respecta al “Mesopotamiense”, no se dispone de dataciones; sin embargo, se postula una edad cercana a 9,5 Ma para los niveles superiores de la infrayacente Formación Paraná (Pérez, 2013). Cabe señalar que la presencia de *Cyonasua* Ameghino, 1885 (considerado el primer inmigrante norteamericano) en niveles de la Formación Andalhuala datados en c. 7 Ma (Woodburne, 2010) y en el “Mesopotamiense” supondría, *a priori*, una edad no más antigua que 7 Ma para la unidad entrerriana. No obstante, recientes contribuciones dan cuenta de la presencia de inmigrantes norteamericanos (*i.e.*, gonfotéridos, tapíridos y camélidos) en sedimentos más antiguos (c. 9 Ma, formaciones Ipururo y Madre de Dios, Perú) (ver



**Figura 4.** Cronología del Neógeno tardío (modificado de Cione y Tonni, 2005; Verzi *et al.*, 2008; Reguero y Candela 2011; Gradstein *et al.*, 2012) y ubicación temporal generalizada de las asociaciones de mamíferos analizadas. Las letras B–E corresponden a los nodos del árbol de máxima parsimonia; se mencionan los géneros exclusivos de cada nodo.

Woodburne, 2010 y Campbell *et al.*, 2010 para una discusión de estos registros).

Teniendo en cuenta: (1) la estrecha relación entre la fauna del “Mesopotamiense” y aquella de la Formación Arroyo Chasicó, (2) la edad estimada para niveles superiores de la Formación Paraná (por lo cual la Formación Ituzaingó no podría ser más antigua que *c.* 9,5 Ma), (3) las edades propuestas para la depositación de la Formación Arroyo Chasicó y (4) que el GIBA (Gran Intercambio Biótico Americano) pudo haber comenzado antes de los 7 Ma, es posible que los sedimentos portadores de la fauna del “Mesopotamiense” hayan comenzado a depositarse durante las etapas medias del Mioceno Tardío (*c.* 8,5 Ma) (*i.e.*, Piso Tortoniano, 11,63–7,246 Ma, Figs. 2 y 4). Asimismo, sobre la base de los resultados del PAE y los datos radimétricos disponibles, las asociaciones faunísticas presentes en las formaciones Andalhuala y Cerro Azul corresponderían a etapas más tardías del Mioceno Tardío (*i.e.*, Piso Messiniano, 7,246–5,333 Ma, Figs. 2 y 4). No obstante, para la determinación del Piso/Edad del esquema propuesto para la región Pampeana (ver Cione y Tonni, 2005) al cual referir las unidades aquí analizadas, será necesario contar con nuevos datos radimétricos y nuevos estudios bioestratigráficos. Cabe mencionar que no ha habido consenso entre distintos investigadores sobre la ubicación de los límites temporales entre algunas edades de América del Sur; el límite Chasicuense/Huayqueriense fue ubicado en *c.* 8,5 Ma (Cione y Tonni, 2001, 2005; Cione *et al.*, 2000; Reguero y Candela, 2011), o en *c.* 7,8 Ma (Contreras y Baraldo, 2011), o aún más joven (Deschamps *et al.*, 2009); en tanto que el límite Huayqueriense/Montehermosense, fue ubicado en *c.* 6,8 Ma (Reguero y Candela, 2011) o en *c.* 5,3 Ma (Verzi *et al.*, 2008; Deschamps *et al.*, 2012) (Figs. 2 y 4). Por lo expuesto, por el momento resultaría conveniente referir al “Mesopotamiense” y la fauna que contiene al Piso Tortoniano de la Escala Cronoestratigráfica Internacional (ver Gradstein *et al.*, 2012).

Considerando el hecho de que ambas unidades se hubieran depositado en épocas similares, la relación entre el “Mesopotamiense” y la Formación Arroyo Chasicó podría implicar que durante el Mioceno Tardío el oeste de la provincia de Entre Ríos y el sudoeste de la provincia de Buenos Aires formaban parte de un área continua mayor, con condiciones ambientales similares y separada, en términos biogeográficos, de otra gran área ubicada en el oeste de Argentina (Fig. 1). En este sentido, la conexión zoogeográfica entre el oeste de la provincia de Entre Ríos y el sudoeste de la provincia de Buenos Aires se habría desarrollado luego de la regresión marina del Mioceno

Tardío (Mar Paranaense) que como consecuencia depositó las formaciones infrayacentes (*i.e.*, formaciones Barranca Final y Paraná) a las formaciones en cuestión (*i.e.*, formaciones Arroyo Chasicó e Ituzaingó). Es de destacar que para el momento de depositación de la Formación Arroyo Chasicó y el “Mesopotamiense” se ha postulado la presencia de ambientes fluviales con algunas áreas boscosas desarrolladas junto a los cuerpos de agua, a la vez que también habrían existido algunas áreas abiertas (Carlini *et al.*, 2000; Cione *et al.*, 2000; Zárate *et al.*, 2007; Deschamps *et al.*, 2007, 2009).

En síntesis, los mamíferos del “Mesopotamiense” presentarían una diversidad menor a la antes considerada. No obstante, el carácter fragmentario y disociado de los restos sobre los cuales han sido determinadas muchas de las especies no ha permitido realizar mejores comparaciones. En este sentido, futuros trabajos de campo tendientes a recolectar nuevos ejemplares, así como el estudio de estos, resultarán de suma importancia a fin de establecer con mayor exactitud la diversidad del grupo. Por otra parte, es posible que dicha asociación faunística haya comenzado a establecerse en tiempos previos a lo tradicionalmente aceptado, pudiendo estar vinculada con otras presentes en la Argentina, en particular con aquella registrada en el Mioceno Tardío del sudoeste de la provincia de Buenos Aires.

## AGRADECIMIENTOS

El autor desea agradecer a J.I. Noriega, G. Vucetich, C. Deschamps, E.P. Tonni, M. Donato y E. Soibelzon por compartir discusiones vinculadas a aspectos sistemáticos, cronológicos y biogeográficos. Los comentarios y sugerencias de los revisores G. Esteban y un revisor anónimo mejoraron este manuscrito. Esta contribución ha sido financiada por los proyectos PICT 2007-392 y PIP 886.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abello, M.A., Montalvo, C.I. y Goin, F.J. 2002. Marsupiales del Mioceno Superior de Caleufú (La Pampa, Argentina). *Ameghiniana* 39: 433–442.
- Ameghino, F. 1883a. Sobre una colección de mamíferos fósiles del piso mesopotámico de la formación patagónica recogidos por el Prof. Pedro Scalabrini. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 101–116.
- Ameghino, F. 1883b. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini en las barrancas del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de 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 de Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de 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 de 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 de Córdoba* 6: 1–1027.
- Ameghino, F. 1891. Mamíferos y Aves fósiles argentinos. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 240–259.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 58: 225–291.
- Bondesio, P. 1985. *Kiyutherium scillatoyanei* n. sp. (Rodentia, Hydrochoeridae, Cardiatheriinae) de la Formación Ituzaingó de la Provincia de Entre Ríos (República Argentina). *Ameghiniana* 21: 275–279.
- Bondesio, P., Laza, J.H., Scillato-Yané, G.J., Tonni, E.P. y Vucetich, M.G. 1980. Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la provincia de Buenos Aires. *2<sup>do</sup> Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1<sup>er</sup> Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Buenos Aires, 1978), *Actas* 3: 101–127.
- Bordas, A.F. 1942. Observaciones sobre algunos Nothrotheriinae (Gravirada). *Physis* 19: 173–179.
- Bossi, G.E. y Palma, R.M. 1982. Reconsideración de la estratigrafía del Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. *5<sup>o</sup> Congreso Latinoamericano de Geología* (Buenos Aires, 1982), *Actas* 1: 155–172.
- Bossi, G.E. y Muruaga, C. 2009. Estratigrafía e inversión tectónica del 'rift' neógeno en el Campo del Arenal, Catamarca, NO Argentina. *Andean Geology* 36: 311–341.
- Bossi, G.E., Ovejero, R. y Strecker, M. 1987. Correlación entre los perfiles del Terciario superior en la Puerta de Corral Quemado-Hualfín y de entre Ríos (Chiquimil), provincia de Catamarca, Argentina. *10<sup>mo</sup> Congreso Geológico Argentino* (Tucumán, 1987), *Actas* 2: 117–120.
- Brandoni, D. 2006. A review of *Pliomegatherium* Kraglievich, 1930 (Xenarthra: Phyllophaga: Megatheriidae). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 4: 212–224.
- Brandoni, D. 2009. Descripción del fémur de *Protomegalonyx chasicoensis* Scillato-Yané (Mammalia, Xenarthra, Megalonychidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Mioceno tardío), provincia de Buenos Aires, Argentina. Consideraciones sistemáticas sobre los perezosos de Edad Chasicuense. *Ameghiniana* 46: 513–521.
- Brandoni, D. 2010. On the systematics of *Ortotherium* Ameghino (Xenarthra, Tardigrada, Megalonychidae) from the "Conglomerado osífero" (late Miocene) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 975–980.
- Brandoni, D. 2011. The Megalonychidae (Xenarthra, Tardigrada) from the late Miocene of Entre Ríos Province, Argentina, with remarks on their systematics and biogeography. *Geobios* 44: 33–44.
- Brandoni, D. y Scillato-Yané, G.J. 2007. Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada) del Terciario de Entre Ríos, Argentina: aspectos taxonómicos y sistemáticos. *Ameghiniana* 44: 427–434.
- Brandoni, D. y Carlini, A.A. 2009. On the presence of *Pyramiodontherium* (Mammalia, Tardigrada, Megatheriidae) in the "Conglomerado osífero" (late Miocene) of Argentina and its biogeographical implications. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 115: 111–123.
- Brandoni, D., Schmidt, G.I., Candela, A.M., Noriega, J.I., Brunetto, E. y Fiorelli, L.E. 2012. Fossil Mammals from the Salicas Formation (late Miocene), La Rioja Province, Northwestern Argentina: paleobiogeography, age, and paleoenvironment. *Ameghiniana* 49: 375–387.
- Butler, R., Marshall, L.G., Drake, R. y Curtis, G. 1984. Magnetic polarity, stratigraphy and <sup>40</sup>K-<sup>40</sup>Ar dating of late Miocene and early Pliocene continental deposits, Catamarca province, NW Argentina. *Journal of Geology* 92: 623–636.
- Cabrera, A. 1944. Los gliptodontes del Araucaniano de Catamarca. *Revista del Museo de La Plata (nueva serie) sección Paleontología* 3: 5–76.
- Cabrera, A. y Kraglievich, L. 1931. Diagnoses previas de los ungulados fósiles del Arroyo Chasicó. *Notas preliminares del Museo de La Plata* 1: 107–113
- Campbell Jr., K.E., Prothero, D.R., Romero-Pittman, L., Hertel, F. y Rivera, N. 2010. Amazonian magnetostratigraphy: Dating the first pulse of the Great American Faunal Interchange. *Journal of South American Earth Sciences* 29: 619–626.
- Candela, A.M. 2005. Los roedores del "Mesopotamiense" (Mioceno tardío, Formación Ituzaingó) de la provincia de Entre Ríos (Argentina). En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino II. Miscelánea* 14: 37–48.
- Candela, A.M. y Noriega J.I. 2004. Los coipos (Rodentia, Caviomorpha, Myocastoridae) del "Mesopotamiense" (Mioceno tardío; Formación Ituzaingó) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino. Miscelánea* 12: 77–82.
- Candela, A.M. y Nasif, N.L. 2006. Systematics and biogeographic significance of *Drytomomys typicus* (Ameghino, 1889) nov. comb., a Miocene Dinomyidae (Rodentia, Hystricognathi) from Northeast of Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 2006: 165–181.
- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Noriega, J.I. y Aceñolaza, F. 2000. Perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Fm. Ituzaingó, Mioceno tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Studia Geologica Salmanticensis* 36: 13–27.
- Carlini, A.A., Brandoni, D., Scillato-Yané, G.J. y Pujos, F. 2002. Una nueva especie de megaterino (Xenarthra, Megatheriidae) del Mioceno Tardío-Plioceno de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 39: 367–377.
- Castellanos, A. 1926. Sobre un nuevo gliptodóntido chapadmalense. *Urotherium simplex* n. gen. n. sp. y las formas afines. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural "Bernardino Rivadavia"* 60: 263–278.
- Castellanos, A. 1927a. Breve notas sobre los Clamidoterios. *Publicación del Centro Estudiantes de Ingeniería de Rosario*, p. 1–8.
- Castellanos, A. 1927b. Descripción de un fragmento de tubo caudal de un doedicurino en relación con sus géneros afines. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo* 2: 265–300.
- Castellanos, A. 1932. Nuevos géneros de gliptodontes en relación con su filogenia. *Physis* 11: 92–100.
- Castellanos, A. 1953. Descripción de restos de *Paraglyptodon uquiensis* n. sp. de Uquía (Senador Pérez), Jujuy. *Memorias del Museo de Entre Ríos* 32: 1–32.
- Cerdeño, E. 2003. *Neobrachytherium ullaense* (Protheroitheriidae, Litopterna) en el Mioceno Superior de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 40: 505–508.
- Cerdeño, E. y Bond, M. 1998. Taxonomic revision and phylogeny of *Paedotherium* and *Tremacyllus* (Pachyrhukhinae, Hegetotheriidae, Notoungulata) from the late Miocene to the Pleistocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 799–811.

- Cerdeño, E. y Montalvo, C.I. 2002. Los Hegetotheriinae (Hegetotheriidae, Notoungulata) del Mioceno Superior de la Provincia de La Pampa, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 4: 35–43.
- Cerdeño, E., Chiesa, J. y Ojeda, G. 2008. Presence of *Oxyodontherium* (Macraucheniiidae, Litopterna) in the Río Quinto Formation, San Luis (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 25: 217–226.
- Ciccioli, P.L., Limarino, C.O. y Marensi, S.A. 2005. Nuevas edades radiométricas para la Formación Toro Negro en la Sierra de los Colorados, Sierras Pampeanas Noroccidentales, prov. La Rioja. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60: 251–254.
- Ciccioli, P.L., Limarino, C.O., Marensi, S.A., Tedesco, A.M. y Tripaldi, A. 2010. Estratigrafía de la cuenca de Vinchina (Terciario), Sierras Pampeanas, provincia de La Rioja. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 66: 146–155.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European Vertebrate-Bearing units. *Bollettino Della Società Paleontologica Italiana* 40: 167–173.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. En: R.E. de Barrio, R.O. Etcheverry, M.F. Caballé y E. Llambías (Eds.), *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. 16º Congreso Geológico Argentino* (La Plata, 2005), *Relatorio* 11: 183–200.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191–237.
- Contreras, V. y Baraldo, A. 2011. Calibration of the Chasicocoan-Huayquerian stages boundary (Neogene), San Juan, western Argentina. En: J.A. Salfity y R.A. Marquillas (Eds.), *Cenozoic geology of the Central Andes of Argentina*. INCE (Instituto del Cenozoico), Salta, p. 111–121.
- De Iullis, G., Ré, G.H. y Vizcaíno, S.F. 2004. The Toro Negro Megatheriine (Mammalia, Xenarthra): A new species of *Pyramiodontherium* and a review of *Plesiomegatherium*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 214–227.
- Deschamps, M.C., Olivares A.I., Vieytes E.C. y Vucetich, M.G. 2007. Ontogeny and diversity of the oldest capybaras (Rodentia: Hydrochoeridae; Late Miocene of Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 683–692.
- Deschamps, M.C., Vieytes E.C., Olivares A.I. y Vucetich, M. G. 2009. Primer registro de *Cardiatherium chasicoense* (Rodentia, Hydrochoeridae) en el área extrapampeana (San Juan, Argentina): análisis morfométricos de los molares. *Ameghiniana* 46: 295–305.
- Deschamps, C.M., Vucetich, M.G., Verzi, D.H. y Olivares, A.I. 2012. Biostratigraphy and correlation of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene, Argentina): The evidence from caviomorph rodents. *Journal of South American Earth Sciences* 35: 1–9.
- d'Orbigny, A. 1842. *Voyage dans l'Amérique Méridionale. Paléontologie*. P. Bertrand, Paris, 3: 1–188.
- Dozo, M.T., Bouza, P., Monti, A., Palazzesi, L., Barreda, V., Masafferro, G., Scasso, R.A. y Tambussi, C.P. 2010. Late Miocene continental biota in Northeastern Patagonia (Península Valdés, Chubut, Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 100–109.
- Edmund, G. y Theodor, J. 1997. A new giant pampatheriid armadillo. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate paleontology in the neotropics, the Miocene fauna de La Venta. Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington y Londres, p. 227–232.
- Esteban, G.I. y Nasif, N.L. 1999. Mamíferos fósiles de la formación Chiquimil (Mioceno tardío), provincia de Catamarca, Argentina. *Bioestratigrafía. Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 36: R11.
- Esteban, G., Nasif, N. y Montalvo, C.I. 2001. Nuevos registros de Dasypodidae (Xenarthra) del Mioceno tardío de la provincia de La Pampa (Argentina). *Revista Española de Paleontología* 16: 77–87.
- Esteban, G., Nasif, N., Montalvo, C.I. y Visconti, G. 2003. Nuevos registros de Dasypodidae (Xenarthra) en la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) de Calefú, La Pampa, Argentina. *Ameghiniana* 40: 495–499.
- Forasiepi, A.M., Goin, F. y Martinelli, A.G. 2009. Contribution to the knowledge of the Sparassocynidae (Mammalia, Metatheria, Didelphoidea), with comments on the age of the Aisol Formation (Neogene), Mendoza Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1252–1263.
- Frenguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55–256.
- Goin, F., Montalvo, C. y Visconti, G. 2000. Los marsupiales (Mammalia) del Mioceno superior de la Formación Cerro Azul (provincia de La Pampa, Argentina). *Estudios Geológicos* 56: 101–126.
- Góis, F., Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A. y Guilherme, E. 2013. A new species of *Scirrotherium* Edmund & Theodor, 1997 (Xenarthra, Cingulata, Pampatheriidae) from the late Miocene of South America. *Alcheringa* 37: 177–188.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. y Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- González Ruiz, L.R., Scillato-Yané, G.J., Krmptovic, C.M. y Carlini, A.A. 2012. A new species of Peltephilidae (Mammalia: Xenarthra: Cingulata) from the late Miocene (Chasicocoan SALMA) of Argentina. *Zootaxa* 3359: 55–64.
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M. y Ogg, G. 2012. *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier Science Ltd, p. 1–1176.
- Herbst, R. 2000. La Formación Ituzaingó (Plioceno). Estratigrafía y distribución. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 181–190.
- Herbst, R., Anzótégui, L.M., Esteban, G., Mautino, L.R., Morton, S. y Nasif, N. 2000. Síntesis paleontológica del Mioceno de los valles Calchaquies, noroeste argentino. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 263–288.
- Hynek, S.A., Passey, B.H., Prado, J.L., Brown, F.H., Cerling, T.E., Quade, J. 2012. Small mammal carbon isotope ecology across the Miocene-Pliocene boundary, northwestern Argentina. *Earth and Planetary Science Letters* 321–322: 177–188.
- Kraglievich, L. 1922. *Amphiocnus paranense* n. gen., n. sp. Un probable precursor del *Megalocnus* de la isla de Cuba en la Formación Entrerriana. *Physis* 6: 73–77.
- Kraglievich, L. 1923a. Un probable descendiente directo del género *Hapalops* del Oligoceno de Patagonia en la fauna miocena de Entre Ríos. *Neohapalops rothi*, n. gen., n. sp. *Comunicaciones del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 2: 9–16.
- Kraglievich, L. 1923b. Descripción de dos cráneos y otros restos del género *Pliomorphus* Ameghino procedentes de la Formación Entrerriana de las barrancas del río Paraná. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 33: 1–56.
- Kraglievich, L. 1923c. Un nuevo representante de la subfamilia Orthotheriinae en la formación entrerriana de las barrancas del río

- Paraná. *Torcellia paranense*, n. gen., n. sp. *Comunicaciones del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 2: 2–8.
- Kraglievich, L. 1925. Un nuevo eslabón en la serie filogenética de la Subfamilia Nothrotherinae: *Senetia mirabilis*. Nuevo género y especie de la Formación Entrerriana. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 33: 177–193.
- Kraglievich, L. 1926a. Notas sobre gravígrados de Sud América. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 34: 21–36.
- Kraglievich, L. 1926b. Presencia del género "Nothrotherium" Lydek. (= "Coelodon" Lund) en la fauna pampeana *Nothrotherium torresi*, n. sp. *Revista del Museo de La Plata* 29: 169–186.
- Kraglievich, L. 1926c. Sobre el conducto humeral de las vizcachas y paquirucos chapadmalalenses con descripción del *Paedotherium imperforatum*. *Anales del Museo de Historia Natural de Buenos Aires* 34: 45–88.
- Kraglievich, L. 1926d. Los grandes roedores terciarios de la Argentina y sus relaciones con ciertos géneros pleistocenos de las Antillas. *Anales del Museo de Historia Natural de Buenos Aires* 34: 121–135.
- Kraglievich, L. 1930. La formación friaseana del Río Frías, Río Fénix, Laguna Blanca, etc. y su fauna de mamíferos. *Physis* 10: 127–161.
- Krapovickas, V., Ciccioli, P.L., Mángano, M.G., Marsicano, C.A. y Limarino, C.O. 2009. Paleobiology and paleoecology of an arid-semiarid Miocene South American ichnofauna in anastomosed fluvial deposits. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 284: 129–152.
- Latorre, C., Quade, J. y McIntosh, W.C. 1997. The expansion of the C4 gases and global changes in the Late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters* 146: 83–96.
- Marshall, L.G. y Patterson, B. 1981. Geology and geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the valle de Santa María and río Corral Quemado, Catamarca province, Argentina. *Fieldiana Geology* 9: 1–80.
- Marshall, L.G., Butler, R.F., Drake, R.E., Curtis, G.H. y Tedford, R.H. 1979. Calibration of the Great American Interchange. *Science* 204: 272–279.
- Mones, A. 1991. Monografía de la Familia Hydrochoeridae (Mammalia, Rodentia). Sistemática–Paleontología–Bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 134: 1–235.
- Montalvo, C.I., Melchor, R.N., Visconti, G. y Cerdeño, E. 2008. Vertebrate taphonomy in loess-palaeosol deposits: A case study from the late Miocene of central Argentina. *Geobios* 41: 133–143.
- Muruaga, C.M. 2001. Petrografía y procedencia de areniscas terciarias en la Subcuenca de Hualfín, provincia de Catamarca, noroeste de Argentina. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología* 8: 15–35.
- Nasif, N.L., Candela, A.M., Rasia, L., Madozzo Jaén, M.C. y Bonini, R. 2013. Actualización del conocimiento de los roedores del Mioceno Tardío de la Mesopotamia argentina: aspectos sistemáticos, evolutivos y paleobiogeográficos. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 153–169.
- Noriega, J.I. y Agnolin, F.L. 2008. El registro paleontológico de las aves del 'Mesopotamiense' (Formación Ituzaingó; Mioceno tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: F.G. Aceñolaza (Ed.): *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino III. Miscelánea* 17: 123–142.
- Oliva, C., Zurita, A., Dondas, A. y Scillato-Yané, G.J. 2010. Los Glyptodontinae (Xenarthra, Glyptodontidae) del Piso/Edad Chapadmalalense (Plioceno tardío): revisión y aportes a su conocimiento. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27: 112–120.
- Pascual, R. 1965. Los Toxodontidae (Toxodonta, Notoungulata) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior) de la provincia de Buenos Aires. Características geológicas. *Ameghiniana* 4: 101–132.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. 1971. Evolución de las comunidades de vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372–412.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, J., Gondar, D. y Tonni, E.P. 1965. Las edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires* 6: 165–193.
- Pérez, L.M. 2013. Nuevo aporte al conocimiento de la edad de la Formación Paraná, Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 7–12.
- Powell, J., Mulé, P., Duarte, R., Ortiz, P., Sanagua, J. y Muruaga, C. 1998. Mamíferos de la Formación Chiquimil (Mioceno Superior) de la vertiente occidental de la Sierra de Hualfín, provincia de Catamarca. *Acta Geológica Lilloana* 18: 178.
- Prevosti, F.J. y Pardiñas, U.F.J. 2009. Comment on "The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange" by D.H. Verzi and C.I. Montalvo. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 280: 543–547.
- Ramos, V.A. 1970. Estratigrafía y estructura del Terciario en la Sierra de los Colorados (Provincia de La Rioja), República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 25: 359–382.
- Reguero, M.A. y Candela, A.M. 2011. Late Cenozoic mammals from the Northwest of Argentina. En: J.A. Salfity y R.A. Marquillas (Eds.), *Cenozoic geology of the Central Andes of Argentina*. INCE (Instituto del Cenozoico), Salta, p. 411–426.
- Reig, O. 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. I Lista faunística preliminar. *Acta Geológica Lilloana* 11: 241–253.
- Riggs, E.S. y Patterson, B. 1939. Stratigraphy of Late-Miocene and Pliocene deposits of the Province of Catamarca (Argentina) with notes on the faunas. *Physis* 14: 143–162.
- Rodríguez Brizuela, R. y Tauber, A. 2006. Estratigrafía y mamíferos fósiles de la Formación Toro Negro (Neógeno), Departamento Vinchina, noreste de la provincia de La Rioja. *Ameghiniana* 43: 257–272.
- Rosen, B.R. 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. En: A.A. Myers y P. Giller (Eds.), *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, Londres, p. 437–481.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1–249.
- Schneider, D.A. 1995. Paleomagnetism of some Leg 138 sediments: Detailing Miocene magnetostratigraphy. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 138: 59–72.
- Schultz, P.H., Zárate, M., Hames, B., Koeberl, C., Bunch, T., Storzer, D., Renne, P. y Wittke, J. 2004. The Quaternary impact record from the Pampas, Argentina. *Earth and Planetary Science* 219: 221–228.
- Scillato-Yané, G.J. 1979. Notas sobre los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno del Territorio argentino. I Los restos de edad Chasicuense (Plioceno inferior) del sur de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 15: 133–144.

- Scillato-Yané, G.J. 1980a. Nuevo Megalonychidae (Edentata, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno Tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana* 17: 193-199.
- Scillato-Yané, G.J. 1980b. Catálogo de los Dasypodidae fósiles (Mammalia, Edentata) de la República Argentina. *2<sup>do</sup> Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1<sup>er</sup> Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Buenos Aires, 1978), *Actas* 3: 7-36.
- Scillato-Yané, G.J. 1981. Nuevo Mylodontinae (Edentata, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno Tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana* 18: 29-34.
- Scillato-Yané, G.J., Krmpotic, C.M. y Esteban, G.I. 2010. The species of genus *Chasicotatus* Scillato-Yané (Eutatini, Dasypodidae). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27: 43-55.
- Scillato-Yané, G.J., Góis, F., Zurita, A.E., Carlini, A.A., González Ruiz, L.R., Krmpotic, C.M., Oliva, C. y Zamorano, M. 2013. Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del "Conglomerado osífero" (Mioceno Tardío) de la Formación Ituzaingó de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: 118-134.
- Soria, M.F. 2001. Los Proterotheriidae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 1: 1-167.
- Tauber, A.A. 2005. Mamíferos fósiles y edad de la Formación Salicás (Mioceno tardío) de la sierra de Velasco, La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 42: 443-460.
- Urrutia, J.J., Montalvo, C.I. y Scillato-Yané, G.J. 2008. Dasypodidae (Xenarthra, Cingulata) de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) de la provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana* 45: 289-302.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I. y Deschamps, C.M. 2008. Biostratigraphy and biochronology of the Late Miocene of central Argentina: Evidence from rodents and taphonomy. *Geobios* 41: 145-155.
- Verzi, D.H., Vieytes, E.C y Montalvo, C.I. 2011. Dental evolution in *Neophanomys* (Rodentia, Octodontidae) from the late Miocene of central Argentina. *Geobios* 44: 621-633.
- Vucetich, M.G., Deschamps, C.M., Olivares, A.I. y Dozo, M.T. 2005. Capybaras, size, shape, and time: A model kit. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 259-272.
- Vucetich, M.G., Deschamps, C.M., Morgan, C.C. y Forasiepi, A.M. 2011. A new species of *Cardiomyinae* (Rodentia, Hydrochoeridae) from Western Argentina. Its age and considerations on ontogeny and diversity of the subfamily. *Ameghiniana* 48: 556-567.
- Woodburne, M.O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 245-264.
- Zárate, M.A., Schultz, P.H., Blasi, A., Heil, C., King, J. y Hames, W. 2007. Geology and geochronology of the type Chasicóan (late Miocene) mammal-bearing deposits of Buenos Aires Province (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 23: 81-90.

## Apéndice 1

Géneros de mamíferos continentales presentes en las unidades analizadas.

### "Mesopotamiense"

- **Marsupialia.** *Notictis*, *Stylocynus*, *Thylacosmilus*, *Philander*, *Chironectes*, *Zygolestes*.
- **Rodentia.** *Drytomomys*, *Carlesia*, *Eumegamysops*, *Isostylomys*, *Tetrastylus*, *Gyriabrus*, *Eumegamys*, *Neoepiblema*, *Phoberomys*, *Potamarchus*, *Lagostomopsis*, *Protibrocoma*, *Eumysops?*, *Haplostropha*, *Paradoxomys*, *Cardiatherium*, *Cardiomys*, *Caviodon*, *Palaeocavia*, *Pliodolichotis*, *Prodolichotis*, *Myocastor*, *Strophostephanos*.
- **Xenarthra.** *Eomegatherium*, *Pliomegatherium*, *Promegetherium*, *Pyramiodontherium*, *Pronothrotherium*, *Neohapalops*, *Pliomorphus*, *Torcellia*, *Paranabradys*, *Ortotherium*, *Amphiocnus*, *Protomegalonyx*, *Megalonychops*, *Promylodon*, *Megabradys*, *Sphenotherus*, *Octomylydon*, *Ranculcus*, *Plohophorus*, *Parahoplophorus*, *Berthawyeria*, *Trachycalyptus*, *Palaeohoplophorus*, *Protoglyptodon*, *Chlamyphractus*, *Pseudoeururus*, *Urotherium*, *Comaphorus*, *Eleutherocercus*, *Dasypus*, *Chasicotatus*, *Macroephractus*, *Proephractus*, *Kraglievichia*, *Scirrotherium*.
- **Notoungulata.** *Xotodon*, *Eutomodus*, *Stenotephanos*, *Haplodontherium*, *Pachynodon*, *Toxodontherium*, *Dinotoxodon*, *Dilobodon*, *Eutypotherium*, *Muñizia*, *Protypotherium*.
- **Litopterna.** *Proterotherium*, *Neobrachytherium*, *Brachytherium*, *Diadiaphorus*, *Scalabrinitherium*, *Oxyodontherium*, *Paranauchenia*, *Promacrauchenia*, *Cullinia*.
- **Carnivora.** *Cyonasua*.

### Formación Chiquimil

- *Paranamys*, *Tetrastylus*, *Gyriabrus*, *Potamarchus*, *Lagostomopsis*, *Protibrocoma*, *Cardiomys*, *Orthomyctera*, *Neophanomys*, *Proscelidodon*, *Stromaphorus*, *Eosclerocalyptus*, *Chasicotatus*, *Vetelia*, *Chorobates*, *Macrochorobates*, *Paraephractus*, *Paleuphractus*, *Vassalia*, *Xotodon*, *Toxodontherium*, *Typotheriopsis*, *Pseudohegetotherium*, *Paedotherium*, *Tremacyllus*, *Diadiaphorus*.

### Formación Andalhuala

- *Thylacosmilus*, *Hesperocynus*, *Lutreolina*, *Hyperdidelphys*, *Microtragulus*, *Tetrastylus*, *Lagostomopsis*, *Protibrocoma*, *Cardiomys*, *Palaeocavia*, *Prodolichotis*, *Orthomyctera*, *Neophanomys*, *Pithanotomys*, *Pyramiodontherium*, *Pronothrotherium*, *Sphenotherus*, *Stromaphorus*, *Phlyctaenophyga*, *Eosclerocalyptus*, *Urotherium*, *Glyptodontidium*, *Chasicotatus*, *Macroephractus*, *Chorobates*, *Macrochorobates*, *Paraephractus*, *Xotodon*, *Toxodontherium*, *Typotheriopsis*, *Hemihegetotherium*, *Tremacyllus*, *Neobrachytherium*, *Promacrauchenia*, *Cyonasua*, *Chapalmalania*.

### Formación Corral Quemado

- *Thylacosmilus*, *Borhyaenidium*, *Lutreolina*, *Paramyocastor*, *Pithanotomys*, *Pronothrotherium*, *Pleurolestodon*, *Eosclerocalyptus*, *Urotherium*, *Eleutherocercus*, *Glyptodontidium*,



*Paleuphractus, Xotodon, Hemihegetotherium, Neobrachytherium Promacrauchenia.*

**Formación Toro Negro**

- *Abrocoma, Protabrocoma, Propediolagus, Pyramiodontherium, Xyophorus, Proscelidodon, Lomaphorops, Neuryurus, Urotherium, Doellotatus, Proeuphractus, Paleuphractus, Eoauchenia.*

**Formación Arroyo Chasicó**

- *Chasicostylus, Lycopsis, Carlesia, Tetrastylus, Potamarchus, Lagostomopsis, Cardiatherium, Cardiomyx, Procardiomyx, Allocavia, Orthomyctera, Chasichimys, Chasicomyx, Cercomys, Anisodontherium, Xyophorus, Chasicobradys, Protomegalonyx, Octomyodon, Epipeltephilus, Chasicotatus, Doellotatus, Ringuetia, Macroephractus, Proeuphractus, Vetelia, Kraglievichia, Hemitoxodon, Paratrigodon,*

*Pisanodon, Chasicotherium, Typotheriopsis, Protypotherium, Hemihegetotherium, Pseudohegetotherium, Paedotherium, Tremacyllus, Neobrachytherium, Cullinia, Theosodon.*

**Formación Cerro Azul**

- *Thylacosmilus, Hesperocynus, Borhyaenidium, Thylatheridium, Zygolestes, Thylamys, Lutreolina, Hyperdidelphys, Argyrolagus, Microtragulus, Pliolestes, Tetrastylus, Potamarchus, Lagostomopsis, Protabrocoma, Eumysops, Cardiatherium, Cardiomyx, Palaeocavia, Neocavia, Dolicavia, Orthomyctera, Neophanomys, Chasichimys, Phtoramys, Xenodontomys, Pithanotomys, Theridomysops, Reigechimys, Pampamys, Coscinocercus, Aspidocalyptus, Chasicotatus, Doellotatus, Ringuetia, Macroephractus, Proeuphractus, Vetelia, Chorobates, Macrochorobates, Pisanodon, Pseudotypotherium, Hemihegetotherium, Paedotherium, Promacrauchenia, Cyonasua.*

**Apéndice 2**

Matriz de datos para PAE.

|                    | <i>Thylacosmilus</i> | <i>Hesperocynus</i> | <i>Borhyaenidium</i> | <i>Zygolestes</i> | <i>Lutreolina</i> | <i>Hyperdidelphys</i> | <i>Microtragulus</i> | <i>Carlesia</i> | <i>Tetrastylus</i> | <i>Gyriabrus</i> | <i>Potamarchus</i> | <i>Lagostomopsis</i> | <i>Protabrocoma</i> | <i>Eumysops</i> | <i>Cardiatherium</i> | <i>Cardiomyx</i> | <i>Palaeocavia</i> | <i>Prodolichotis</i> | <i>Orthomyctera</i> | <i>Neophanomys</i> | <i>Chasichimys</i> | <i>Pithanotomys</i> | <i>Pyramiodontherium</i> | <i>Pronothrotherium</i> | <i>Xyophorus</i> | <i>Protomegalonyx</i> | <i>Sphenotherus</i> | <i>Octomyodon</i> | <i>Proscelidodon</i> |
|--------------------|----------------------|---------------------|----------------------|-------------------|-------------------|-----------------------|----------------------|-----------------|--------------------|------------------|--------------------|----------------------|---------------------|-----------------|----------------------|------------------|--------------------|----------------------|---------------------|--------------------|--------------------|---------------------|--------------------------|-------------------------|------------------|-----------------------|---------------------|-------------------|----------------------|
| Unidad hipotética  | 0                    | 0                   | 0                    | 0                 | 0                 | 0                     | 0                    | 0               | 0                  | 0                | 0                  | 0                    | 0                   | 0               | 0                    | 0                | 0                  | 0                    | 0                   | 0                  | 0                  | 0                   | 0                        | 0                       | 0                | 0                     | 0                   | 0                 | 0                    |
| Mesopotamiense     | 1                    | 0                   | 0                    | 1                 | 0                 | 0                     | 0                    | 1               | 1                  | 1                | 1                  | 1                    | 1                   | 1               | 1                    | 1                | 1                  | 1                    | 0                   | 0                  | 0                  | 0                   | 1                        | 1                       | 0                | 1                     | 1                   | 1                 | 0                    |
| Fm. Arroyo Chasicó | 0                    | 0                   | 0                    | 0                 | 0                 | 0                     | 0                    | 1               | 1                  | 0                | 1                  | 1                    | 0                   | 0               | 1                    | 1                | 0                  | 0                    | 1                   | 0                  | 1                  | 0                   | 0                        | 0                       | 1                | 1                     | 0                   | 1                 | 0                    |
| Fm. Cerro Azul     | 1                    | 1                   | 1                    | 1                 | 1                 | 1                     | 1                    | 0               | 1                  | 0                | 1                  | 1                    | 1                   | 1               | 1                    | 1                | 1                  | 0                    | 1                   | 1                  | 1                  | 1                   | 0                        | 0                       | 0                | 0                     | 0                   | 0                 | 0                    |
| Fm. Chiquimil      | 0                    | 0                   | 0                    | 0                 | 0                 | 0                     | 0                    | 0               | 1                  | 1                | 1                  | 1                    | 1                   | 0               | 0                    | 1                | 0                  | 0                    | 1                   | 1                  | 0                  | 0                   | 0                        | 0                       | 0                | 0                     | 0                   | 0                 | 1                    |
| Fm. Andalhuala     | 1                    | 1                   | 0                    | 0                 | 1                 | 1                     | 1                    | 0               | 1                  | 0                | 0                  | 1                    | 1                   | 0               | 0                    | 1                | 1                  | 1                    | 1                   | 1                  | 0                  | 1                   | 1                        | 1                       | 0                | 0                     | 1                   | 0                 | 0                    |
| Fm. Corral Quemado | 1                    | 0                   | 1                    | 0                 | 1                 | 0                     | 0                    | 0               | 0                  | 0                | 0                  | 0                    | 0                   | 0               | 0                    | 0                | 0                  | 0                    | 0                   | 0                  | 0                  | 1                   | 0                        | 1                       | 0                | 0                     | 0                   | 0                 | 0                    |
| Fm. Toro Negro     | 0                    | 0                   | 0                    | 0                 | 0                 | 0                     | 0                    | 0               | 0                  | 0                | 0                  | 0                    | 1                   | 0               | 0                    | 0                | 0                  | 0                    | 0                   | 0                  | 0                  | 0                   | 1                        | 0                       | 1                | 0                     | 0                   | 0                 | 1                    |

|                    | <i>Stromaphorus</i> | <i>Eosclerocalyptus</i> | <i>Urotherium</i> | <i>Eleutherocercus</i> | <i>Glyptodontidium</i> | <i>Chasicotatus</i> | <i>Doellotatus</i> | <i>Ringuetia</i> | <i>Macroephractus</i> | <i>Proeuphractus</i> | <i>Vetelia</i> | <i>Chorobates</i> | <i>Macrochorobates</i> | <i>Paraeuphractus</i> | <i>Paleuphractus</i> | <i>Kraglievichia</i> | <i>Xotodon</i> | <i>Toxodontherium</i> | <i>Pisanodon</i> | <i>Typotheriopsis</i> | <i>Protypotherium</i> | <i>Hemihegetotherium</i> | <i>Pseudohegetotherium</i> | <i>Paedotherium</i> | <i>Tremacyllus</i> | <i>Neobrachytherium</i> | <i>Diadiaphorus</i> | <i>Promacrauchenia</i> | <i>Cullinia</i> | <i>Cyonasua</i> |
|--------------------|---------------------|-------------------------|-------------------|------------------------|------------------------|---------------------|--------------------|------------------|-----------------------|----------------------|----------------|-------------------|------------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|----------------|-----------------------|------------------|-----------------------|-----------------------|--------------------------|----------------------------|---------------------|--------------------|-------------------------|---------------------|------------------------|-----------------|-----------------|
| Unidad hipotética  | 0                   | 0                       | 0                 | 0                      | 0                      | 0                   | 0                  | 0                | 0                     | 0                    | 0              | 0                 | 0                      | 0                     | 0                    | 0                    | 0              | 0                     | 0                | 0                     | 0                     | 0                        | 0                          | 0                   | 0                  | 0                       | 0                   | 0                      | 0               |                 |
| Mesopotamiense     | 0                   | 0                       | 1                 | 1                      | 0                      | 1                   | 0                  | 0                | 1                     | 1                    | 0              | 0                 | 0                      | 0                     | 0                    | 1                    | 1              | 1                     | 0                | 0                     | 1                     | 0                        | 0                          | 0                   | 0                  | 1                       | 1                   | 1                      | 1               |                 |
| Fm. Arroyo Chasicó | 0                   | 0                       | 0                 | 0                      | 0                      | 1                   | 1                  | 1                | 1                     | 1                    | 1              | 0                 | 0                      | 0                     | 0                    | 1                    | 0              | 0                     | 1                | 1                     | 1                     | 1                        | 1                          | 1                   | 1                  | 1                       | 0                   | 0                      | 1               |                 |
| Fm. Cerro Azul     | 0                   | 0                       | 0                 | 0                      | 0                      | 1                   | 1                  | 1                | 1                     | 1                    | 1              | 1                 | 1                      | 0                     | 0                    | 0                    | 0              | 0                     | 1                | 0                     | 0                     | 1                        | 0                          | 1                   | 0                  | 0                       | 0                   | 1                      | 0               |                 |
| Fm. Chiquimil      | 1                   | 1                       | 0                 | 0                      | 0                      | 1                   | 0                  | 0                | 0                     | 0                    | 1              | 1                 | 1                      | 1                     | 1                    | 0                    | 1              | 1                     | 0                | 1                     | 0                     | 0                        | 1                          | 1                   | 1                  | 0                       | 1                   | 0                      | 0               |                 |
| Fm. Andalhuala     | 1                   | 1                       | 1                 | 0                      | 1                      | 1                   | 0                  | 0                | 1                     | 0                    | 0              | 1                 | 1                      | 1                     | 0                    | 0                    | 1              | 1                     | 0                | 1                     | 0                     | 1                        | 0                          | 0                   | 1                  | 1                       | 0                   | 1                      | 0               |                 |
| Fm. Corral Quemado | 0                   | 1                       | 1                 | 1                      | 1                      | 0                   | 0                  | 0                | 0                     | 0                    | 0              | 0                 | 0                      | 0                     | 1                    | 0                    | 1              | 0                     | 0                | 0                     | 0                     | 1                        | 0                          | 0                   | 0                  | 1                       | 0                   | 1                      | 0               |                 |
| Fm. Toro Negro     | 0                   | 0                       | 1                 | 0                      | 0                      | 0                   | 1                  | 0                | 0                     | 1                    | 0              | 0                 | 0                      | 0                     | 1                    | 0                    | 0              | 0                     | 0                | 0                     | 0                     | 0                        | 0                          | 0                   | 0                  | 0                       | 0                   | 0                      | 0               |                 |