

Biogeografía de puercoespines neotropicales (Rodentia, Hystricognathi): Integrando datos fósiles y actuales a través de un enfoque panbiogeográfico

Adriana M. CANDELA¹ y Juan J. MORRONE²

Abstract. BIOGEOGRAPHY OF NEOTROPICAL PORCUPINES (RODENTIA, HYSTRICOGNATHI): INTEGRATING RECENT AND FOSSIL DATA THROUGH A PANBIOGEOGRAPHIC APPROACH. This paper analyzes the geographic and temporal distribution of the family Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) and other fossil and living groups of neotropical mammals, with the aim of identifying distributional patterns. These patterns were recognized using the panbiogeographic method, on the basis of three requirements: (1) current representation of the groups in the Brazilian Subregion, (2) arboreal habits, and (3) recognized monophyly from the Deseadense. Two ancestral biotas were identified: one comprising the current Patagonia and areas of intertropical latitude mainly in western South America, the other, essentially intertropical, includes the fossil localities of the caves of Lagoa Santa and Bahia. Both biotas would have differentiated very early, at least from late Oligocene. The fossil locality of La Venta (middle Miocene) would correspond to a complex area or node. Current Patagonia would have acted as an area of marginal differentiation with regard to the radiations of the living taxa. The central region of Patagonia experienced marine transgressions and volcanic activity during the middle Tertiary and could represent a baseline. Both the phylogenetic relationships and the temporal and geographic distribution of late Miocene erethizontids indicate a geographic differentiation between the Northwest and the Northeast Argentina, at least from late Miocene.

Resumen. En este trabajo se analiza la distribución geográfica y temporal de los Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) y de otros grupos de mamíferos neotropicales fósiles y vivientes a fin de identificar patrones comunes de distribución. Éstos se reconocieron siguiendo el método de la panbiogeografía, sobre la base de tres requisitos: (1) representación actual en la subregión Brasileña (2) arborealidad, y (3) monofilia reconocida desde el Deseadense. Se identificaron dos biotas ancestrales: una comprende el actual territorio de Patagonia y las áreas de latitudes intertropicales representadas principalmente en el oeste de América del Sur; la otra biota, esencialmente intertropical, incluye las localidades fosilíferas de las cuevas de Lagoa Santa y Bahía. Ambas biotas se habrían diferenciado muy tempranamente, por lo menos desde el Oligoceno tardío. La localidad fosilífera de La Venta (Mioceno medio) correspondería a un área compleja o nodo. La actual región patagónica habría actuado como un área de diferenciación marginal respecto de las radiaciones de los taxones vivientes. La región centro-patagónica afectada por las transgresiones y el vulcanismo durante el Terciario medio podría representar una línea de base. Las relaciones filogenéticas y distribución temporal y geográfica de los eretizontidos del Mioceno tardío indican una diferenciación geográfica entre el noroeste y noreste de Argentina, al menos desde el Mioceno tardío.

Key words. Erethizontidae. Rodentia. Panbiogeography. Fossils. Neotropica.

Palabras clave. Erethizontidae. Rodentia. Panbiogeografía. Fósiles. Neotrópica.

Introducción

Algunos autores han sugerido que los datos de distribución de taxones fósiles son subestimados o ignorados en los análisis panbiogeográficos (Crisci y Morrone, 1992; Cox y Moore, 1993; George, 1993). Sin embargo, Craw *et al.* (1999) han destacado la relevancia de los fósiles, señalando que en panbiogeografía ellos representan la edad mínima de fosilización, la cual no equivale al origen filogenético de un

taxón. Esto contrasta con la visión tradicional dispersalista, donde las hipótesis biogeográficas se basan en el lugar de aparición de un grupo en el registro fósil. Las evidencias obtenidas a partir de diversos taxones de plantas y animales muestran que las biotas vivientes pueden tener un origen antiguo, extendiéndose más allá del Pleistoceno hasta el Terciario medio-tardío, y en algunos casos incluso hasta el Paleozoico tardío (Craw *et al.*, 1999).

Los puercoespines (Rodentia, Hystricognathi) representan un grupo de interés para explorar la aplicación del enfoque panbiogeográfico a datos fósiles e incursionar en la biogeografía y paleoclimatología del Terciario y Cuaternario de América del Sur, debido a que presentan las siguientes particularidades:

¹Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque, 1900 La Plata, Argentina.

acandela@museo.fcnym.unlp.edu.ar

²Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-399, 04510 México D.F., México.

1. Los puercoespines vivientes de América del Sur y Central tienen una distribución estrictamente tropical y subtropical, lo que abre interesantes perspectivas para interpretar su historia biogeográfica conjuntamente con la de otros mamíferos que hoy habitan estas áreas.

2. Los puercoespines neotropicales vivientes son estrictamente arborícolas, un factor que limita su distribución actual, brindando la posibilidad de interpretar la evolución de los mamíferos adaptados a la vida arbórea.

3. Se conocen desde el Deseadense (Oligoceno tardío) hasta la actualidad (figura 1), lo que permite analizar su historia evolutiva contando con el marco que proporciona el conocimiento de los puercoespines vivientes.

4. Son reconocibles fácilmente como un linaje monofilético desde sus registros más tempranos.

5. Su patrón de distribución a lo largo del registro fósil es llamativamente similar al de otro grupo de importantes implicancias biogeográficas, los primates.

6. Su registro fósil es bastante amplio, por lo que son adecuados para analizar las vinculaciones biogeográficas entre diferentes áreas de América del Sur.

7. Son los únicos roedores que sobrevivieron en América del Norte desde su dispersión durante el Gran Intercambio Biótico Americano (Webb, 1985), permitiendo incursionar en la historia de este evento.

En este trabajo analizamos la distribución geográfica y temporal de los eretizóntidos y otros grupos de mamíferos neotropicales e identificamos patrones comunes de distribución siguiendo el método de la panbiogeografía.

Abreviaturas

MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Buenos Aires, Argentina); MPEG, Museu Paranense Emílio Goeldi (Belem, Brasil); MZUSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (San Pablo, Brasil); MNRJ, Museu Nacional do Rio de Janeiro (Rio de Janeiro, Brasil); MCN, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, Brasil).

Taxones analizados

A continuación proporcionamos un análisis comparativo de los principales grupos de mamíferos sudamericanos con el fin de identificar patrones comunes de distribución en el contexto de las características antes citadas. Este marco de referencia hace indispensable que los linajes bajo estudio estén actualmente representados en la región Neotropical. De este modo, restringimos sustancialmente el número de

clados a ser considerados, descartando los numerosos grupos extintos reconocidos en esta región. El marco cronológico de referencia (figura 1) corresponde a los esquemas de Flynn y Swisher (1995) para el Eoceno tardío-Mioceno medio, y Tonni y Cione (2001) para el Terciario tardío y Cuaternario.

Entre los mamíferos vivientes eliminamos del análisis los que en la actualidad no se encuentran en la subregión Brasileña (*sensu* Hershkovitz, 1958) o región Neotropical *sensu stricto* (Morrone, 2001a). Esta condición responde a la necesidad de interpretar las causas de los patrones de distribución intertropical, de acuerdo con su "homología biogeográfica" (Morrone, 2001b). La comparación de grupos que, aunque representados actualmente, muestren distribuciones diferentes, no respondería al objetivo de hallar patrones comunes de distribución e interpretar las causas de sus coincidencias corológicas u homología biogeográfica.

La arborealidad estricta merece una atención especial, pues su estudio puede resultar útil para interpretar la evolución de las selvas y demás ambientes arbolados de América del Sur.

La condición de monofilia de los linajes registrados desde el Deseadense (Oligoceno tardío) hasta la actualidad evita que se considere como un mismo linaje a grupos extintos y vivientes cuando, en realidad, tienen historias filogenéticas diferentes. El reconocimiento de los linajes desde el Deseadense intenta contemplar los datos más antiguos de distribución, cuyo desconocimiento podría conducir a interpretaciones biogeográficas parciales o erróneas.

En este contexto, empleando estos tres requisitos —(1) representación actual en regiones tropicales y subtropicales neotropicales, (2) arborealidad, y (3) monofilia reconocida desde el Deseadense— la búsqueda de patrones comunes de distribución conduce a la siguiente valoración de los grupos de mamíferos de América de Sur:

1. Los numerosísimos linajes de "ungulados" sudamericanos, los Gomphotheriidae y varios órdenes de marsupiales (*e.g.* Polydolopimorphia, Sparasodonta, Groeberia, Patagonidae, Argyrolagidae, Paucituberculata= Paleothentidae y Abderithidae) no son incluidos debido a que no están representados en la actualidad.

2. Los mamíferos de stirpe norteamericana (*e.g.* Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla, Muroidea, Geomyidae, Sciuridae, Heteromyidae e Insectivora) quedan descartados de este análisis, ya que su representación en la Neotrópica se reconoce recién a partir del Mioceno tardío o más recientemente.

3. Los mamíferos esencialmente terrestres, voladores o acuáticos, como Chiroptera, Cetacea y Cingulata, también quedan descartados.

4. Actualmente la mayoría de los marsupiales sudamericanos son arborícolas y tienen una distribu-

ción similar a la de los eretizóntidos vivientes. Sin embargo, las “comadreas” vivientes neotropicales parecen ser los sobrevivientes de una radiación neógena de los Didelphimorphia, los Didelphoidea, que pueden ser reconocidas como un grupo monofilético recién a partir del Mioceno medio, y aún más tardíamente en el extremo sur de América del Sur (Goin, 1997). Los cenoléstidos, únicos representantes vivientes de los Paucituberculata, tienen hábitos escansoriales y muestran una distribución disyunta en Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú y el sur de la Argentina y Chile, que podría expresar una adaptación reciente del grupo (Ortiz Jaureguizar, 1997). Las relaciones filogenéticas de los cenolestinos fósiles y vivientes son poco claras, por lo que es difícil reconocerlos como un grupo monofilético a lo largo del registro.

5. Entre las numerosas familias de roedores “caviomorfos”, varias se registran recién a partir del Chasiyense, Huayqueriense y Montehermosense: Caviidae, Hydrochoeridae, Abrocomidae, Octodontidae y Myocastoridae (Vucetich *et al.*, 1999). Las Chinchillidae, Eocardiidae, Neopiblemidae, Cephalomyidae, Echimyidae y Acaremyidae aparecen en el Deseadense (Vucetich *et al.*, 1999), pero sólo los Echimyidae y Chinchillidae están representados en la actualidad, y estos últimos están restringidos a la región Andina. Las relaciones entre los Echimyidae vivientes (Eumysopinae, Dactylomyinae y Echimyinae) y los más antiguos representantes son aún inciertas. Sólo se reconocen vinculaciones filogenéticas incuestionables entre los miembros fósiles y vivientes de los Eumysopinae recién a partir del Mioceno tardío (Vucetich *et al.*, 1999). Además, los eumysopinos vivientes son esencialmente terrestres, por lo que no se contemplan en este análisis. Los Echimyinae y Dactylomyinae son básicamente arborícolas y restringidos a la subregión Brasileña, pero se registran recién a partir del Pleistoceno Tardío. Los Dasyproctidae están representados desde el “Tinguiririquense” (Wyss *et al.*, 1993) y actualmente viven en la subregión Brasileña. Muestran un registro fósil discontinuo: Deseadense de Salla (Bolivia), Mioceno medio de La Venta (Colombia), Colhuehuapense-Friasense de Patagonia (Wood y Patterson, 1959; Vucetich, 1984; Kramarz, 1998) y Pleistoceno-Holoceno de América del Sur. Las relaciones filogenéticas entre los géneros patagónicos permanecen poco claras, y especialmente sus afinidades con los géneros vivientes *Dasyprocta* y *Myoprocta*. Además, los dasipróctidos vivientes son esencialmente terrestres. En este contexto, ningún caviomorfo puede ser incorporado en este estudio.

6. Entre los Xenarthra se reconocen tres grupos: los Cingulata (*e. g.* mulitas, piches), esencialmente terrestres; los Tardigrada (perezosos); y los Vermilingua (osos hormigueros), entre los cuales hay especies arborícolas y terrestres. Los Tardigrada se conocen

desde el Mustersense, pero es durante el Deseadense cuando alcanzan su mayor diversidad sistemática y de tipos ecológicos (Scillato-Yané, 1986). Los Mylodontidae y Megatheriidae no están representados en la actualidad, por lo que no son considerados en el análisis. Actualmente, los perezosos están representados por dos géneros, *Bradypus* y *Choloepus*, con cinco especies arborícolas restringidas a la subregión Brasileña. *Bradypus* fue propuesto como el taxón hermano de los restantes perezosos (Gaudin, 1995). *Choloepus* fue considerado un Megalonychidae, un grupo cuya composición y monofilia es actualmente cuestionada. Una postura sostiene que están constituidos por los perezosos de las Antillas, América del Norte y Central, y *Choloepus* (Gaudin, 1995). Según Scillato-Yané y Carlini (com. pers.), los Megalonychidae incluirían, además de estos últimos, a *Bradypus* y varias formas fósiles de la Argentina registradas desde el Deseadense. En este contexto, y a pesar de la distribución brasileña y adaptaciones arbóreas de los perezosos vivientes, no se utilizan a las Megalonychidae en el análisis. Los Vermilingua merecen una atención especial, pues algunos son arborícolas, como *Cyclopes didactylus* Linnaeus, o semiarborícolas, como *Tamandua mexicana* Saussure y *T. tetradactyla* Linnaeus, y están restringidos a la subregión Brasileña. El otro género viviente, *Myrmecophaga*, se extiende hasta latitudes más australes y es básicamente terrestre. Los Vermilingua fósiles son escasos. Durante el Santacrucense (Formación Santa Cruz, Santa Cruz) se registran *Protamandua* y *Promyrmecophaga*, de afinidades inciertas (Scillato-Yané, 1986). *Neotamandua conspicua* Rovereto y *Palaeomyrmidon incomtus* Rovereto provienen del Huayqueriense del valle de Santa María (Catamarca; Rovereto, 1914); *N. borealis* Hirschfeld se registra en Mioceno medio de La Venta y *Myrmecophaga* en el Plioceno de la región Pampeana (Scillato-Yané, 1986); *N.? australis* Scillato-Yané y Carlini proviene del “Colloncureense” de Cañadón del Tordillo (Neuquén; Scillato-Yané y Carlini, 1998); *N. borealis*, supuestamente de hábitos arborícolas, se relacionaría con el origen de *Myrmecophaga* (Hirschfeld, 1976). Con respecto a *N.? australis*, Scillato-Yané y Carlini (1998) le hallaron un parecido notable con *Tamandua*. *Netomandua conspicua* fue vinculada también con *Tamandua*. Cabe destacar que Hirschfeld (1976) y Scillato-Yané y Carlini (1998) advirtieron que las especies tradicionalmente incluidas en *Neotamandua* podrían pertenecer, en realidad, a más de un género. Sin embargo, esto no invalidaría su vinculación con los géneros vivientes *Tamandua* y *Myrmecophaga*. La arborealidad de algunas especies vivientes, su distribución brasileña y sus cercanas afinidades con los taxones del Mioceno medio-tardío permiten incorporar a los Vermilingua en este estudio.

7. Los monos Platyrrhini son esencialmente brasílicos, arborícolas y se reconocen como un linaje monofilético desde el Deseadense (figura 1). Estas características, compartidas con los eretizóntidos, invitan a analizar la distribución geográfica y temporal de sus representantes fósiles. Recientemente, Horovitz (1999) realizó un análisis filogenético de los platirrinios y una síntesis de la distribución temporal y geográfica de los taxones extintos, que ofrecen un marco de referencia adecuado para este estudio (figura 1). *Branisella boliviana* Hoffstetter y *Szalatavus attricuspis* Rosenberg, Hartwig y Wolff se registran en el Deseadense de Salla. Durante el Colhuehuapense se

reconocen *Dolichocebus gaimanensis* Bordas, de Gaiman (Chubut), y *Tremacebus harringtoni* Hershkovitz, de Sacanana (Chubut). En el "Pintureense" (valle del río Pinturas, Provincia de Santa Cruz), de edad supuestamente intermedia entre el Colhuehuapense y Santacrucense (Kramarz, 2001), se registran *Carlocebus carmenensis* Fleagle, *C. intermedius* Fleagle, *Soriacebus adrianae* Fleagle y *S. ameghinorum* Fleagle. *Homunculus patagonicus* Ameghino es el único platirrino registrado durante el Santacrucense (Formación Santa Cruz). En el "Colloncureense" de Cañadón del Tordillo se reconoce *Proteropithecus neuquenensis* Kay, Johnson y

			LUJANENSE BONAERENSE			
M a	EPOCAS		EDADES	LOCALIDADES FOSILIFERAS	REGISTRO DE ERETHIZONTIDAE	REGISTRO DE PLATHIRINI
2	PLEISTOCENO		ENSENADENSE	LAGOA SANTA	COENDOU MAGNUS	PROTOPITHECUS
4	PLIOCENO		MARPLATENSE	LOCALIDADES CARIBEÑAS	COENDOU CF. MAGNUS	PARALOUATTA
6			CHAPADMALENSE	TACUAREMBÓ	COENDOU MAGNUS	XENOTHRIX
8	MIOCENO		MONTEHERMOSENSE	TARIJA	ERETHIZON ?	ATELES
10				UQUÍA		ANTILLOTHRIX
12			HUAYQUERIENSE	PARANÁ	PARADOXOMYS	STIRTONIA
14			CHASICOENSE	VALLE DE SANTA MARÍA	NEOSTEIROMYS	NEOSAIMIRI
16			"MAYOENSE"			CEBUPITHECIA
18			LAVENTAENSE	LA VENTA	MICROSTEIROMYS	MOHANAMICO
20			HIATUS		STEIROMYS ?	NUCIRUPTOR
22			"COLLONCURENSE"	CAÑADÓN DEL TORDILLO	Gen. nov. STEIROMYS	?AOTUS
24			"FRIASENSE"		NEOSTEIROMYS ?	LOGONIMICO
26			SANTACRUCENSE	SANTA CRUZ	STEIROMYS	PATASOLA
28	OLIGOCENO	"PINTURENSE"	VALLE DEL RÍO PINTURAS		LAVENTIANA	
30			COLHUEHUAPENSE	GRAN BARRANCA	HYPSTOSTEIROMYS	
32				GAIMAN	Gen. nov. PARASTEIROMYS	?SORIACEBUS
34				SACANANA	EOSTEIROMYS	DOLICHOCEBUS
	EOCENO		HIATUS			TREMACEBUS
			DESEADENSE	SALLA	Gen. nov. PROTOSTEIROMYS ?	BRANISELLA
				LA FLECHA	PROTOSTEIROMYS	SZALATAVUS
			CABEZA BLANCA			
			"TINGUIRIRIQUENSE"			

Figura 1. Cronología del Cenozoico de América del Sur modificado de Flynn y Swisher (1995). Para el Plioceno-Pleistoceno se sigue la propuesta de Tonni y Cione (2001). / South American Cenozoic Chronology according to Flynn and Swisher (1995). The Plio-Pleistocene period is after Tonni and Cione (2001).

Meldrum la cual es incluida entre los Pitheciini (Kay *et al.*, 1998), aunque aún no fue analizada en el contexto integral de los Plathyrrini. En La Venta se reconocen varios géneros extintos de platirrininos (*Cebupithecia*, *Lagonimico*, *Laventiana*, *Neosaimiri*, *Nuciraptor*, *Patasola*, *Mohanamico* y *Stirtonia*), la mayoría de los cuales están vinculados con taxones vivos (Kay y Meldrum, 1997; Fleagle *et al.*, 1997), al igual que los platirrininos cuaternarios de las Antillas (*Antillothrix*, *Paralouatta*, *Xenothrix*) (véase Horovitz, 1999; Fleagle *et al.*, 1997 y bibliografía allí citada). En el Mioceno tardío de Río Acre (Formación Solimoes, Oeste del Amazonas) se registran sólo dos ejemplares de platirrininos: uno asignado a *Stirtonia*, mientras que el otro podría relacionarse con el linaje del viviente *Cebus* (Kay y Frailey, 1993; Fleagle *et al.*, 1997). *Protopithecus brasiliensis* Lund (Hartwig y Cartelle, 1996) y *Caipora bambuorum* Cartelle y Hartwig, (1996) provienen del Pleistoceno tardío de las cuevas de Lagoa Santa y Bahía (Brasil) y ambos son considerados miembros de los Atelinae. Horovitz (1999) reconoció dos clados principales entre los platirrininos: Ceboidea y Ateloidea. Entre los Ceboidea, *Branisella*/*Szalatauvus* es el taxón hermano del grupo *Tremacebus*-*Neosaimiri*/*Laventiana*. Estos taxones a su vez son el grupo hermano del clado representado por *Dolichocebus* y *Soriacebus*. Esto demuestra la existencia de un clado compuesto exclusivamente por platirrininos extintos (Horovitz, 1999: 14, fig. 2.B), el cual es a su vez el grupo hermano del clado formado por *Lagonimico*, los callitricinos *Leontopithecus*, *Saguinus*, *Cebuella*, *Callithrix*, y el clado ((*Callimico*, *Patasola*) *Carlocebus carmenensis*). En posiciones sucesivamente más basales aparecen *Mohanamico*, el par *Cebus*-*Saimiri* y *Aotus*. *Carlocebus intermedius* Fleagle sería el taxón hermano de los Ceboidea. Los Ateloidea estarían compuestos por los Pitheciidae, grupo que incluye los taxones de las Antillas y a *Callicebus*, como el grupo hermano de los Pitheciinae (*Nuciraptor* (*Cebupithecia*, Pitheciini)). Los Pitheciini están representados por el grupo (*Pithecia* (*Chiropotes*, *Cacajao*)). Los Pitheciidae serían el grupo hermano de los Atelidae, entre los cuales se incluye el género extinto *Stirtonia* y los vivos *Alouatta*, *Lagothrix*, *Brachyteles* y *Ateles*.

8. Los eretizóntidos deseadenses de Patagonia (figura 1) están representados por el género *Protosteiomys* (Wood y Patterson, 1959), conocido por dos especies: *P. medianus* Ameghino y *P. asmodeophilus* Wood y Patterson, provenientes de Cabeza Blanca (Chubut) y La Flecha (Santa Cruz). Durante el Colhuehuapense, los eretizóntidos alcanzan su mayor diversidad taxonómica. Están representados por *Hypsosteiomys* (Patterson, 1958; Candela y Vucetich, 2002), *Eosteiomys* (Ameghino, 1902), *Parasteiomys* (Candela, 1999) y un nuevo género inédito (Candela, 2000), pro-

venientes de las localidades fosilíferas de Gran Barranca y de Gaiman (Chubut). En el "Pinturense" se reconocen varias especies de eretizóntidos (Candela, 2000; Kramarz, 2001). Durante el Santacrucense se registra el género *Steiromys* (Ameghino, 1887) proveniente de distintas localidades de la costa de Santa Cruz. Durante el "Colloncureense" de cañadón del Tordillo se reconocen a *Neosteiomys? tordillense* Vucetich, Mazzoni y Pardiñas (Vucetich *et al.*, 1993), una nueva especie de *Steiromys* (Candela 2000) y representantes del nuevo género colhuehuapense antes mencionado (Candela, 2000). Durante el Huayqueriense, los eretizóntidos están representados por el puercoespín gigante *Neosteiomys bombifrons* Rovereto, (1914), proveniente del valle de Santa María, y por *Paradoxomys cancrivorus* Ameghino (Vucetich y Candela, 2001), proveniente del "Mesopotamiense" (Paraná; Cione *et al.*, 2000). Entre los eretizóntidos fueron reconocidos dos clados principales: uno representado por los géneros vivos neotropicales (*Coendou*) y de América del Norte (*Erethizon*): los Erethizontinae (=Coendinae Candela 2000, 2001), y el otro compuesto exclusivamente por taxones extintos: la subfamilia Steiromyinae (Candela, 2001). Este último clado está formado por (*Hypsosteiomys* (*Neosteiomys* (gen. nov. (*Eosteiomys* (*Steiromys duplicatus*, *Steiromys detentus*))))). *Paradoxomys cancrivorus* Ameghino ha sido tentativamente asignada a los Erethizontinae (Vucetich y Candela, 2001). Fuera del territorio argentino fueron reconocidos dos nuevos puercoespines provenientes del Deseadense de Salla (una nueva especie tentativamente asignada a *Protosteiomys* y un nuevo género vinculado a los Steiromyinae patagónicos (Candela, 2000). Los puercoespines de La Venta están representados por *Steiromys?* y *Microsteiomys* (Walton, 1997). Este último estaría vinculado con los Erethizontinae (Candela, 2000). Los puercoespines son reconocidos también en el Mioceno tardío de Río Acre (Brasil). En el Cuaternario de América del Sur se registra *Coendou magnus* Lund, especie extinta del Pleistoceno de Tarija (Bolivia, Hoffstetter, 1963), Pleistoceno tardío de las cuevas de Lagoa Santa (Lund, 1839), Bahía (Candela y Cartelle, datos inéditos) y Tacuarembó (Formación Sopas, Uruguay; Ubilla, 1994). Una nueva especie probablemente asignada a *Erethizon* fue reconocida en el Plioceno tardío de la Formación Uquía, Jujuy (Candela y Reguero, 1999).

Resulta sorprendente la similitud de los patrones de distribución temporal y geográfico de puercoespines y platirrininos. Ambos clados se registran en el Deseadense de Salla, Colhuehuapense de Gaiman, "Pinturense", Santacrucense de la costa de Santa Cruz, "Colloncureense" de Cañadón del Tordillo, Mioceno medio de La Venta, Mioceno tardío de Río Acre y Pleistoceno tardío de las cuevas de Lagoa Santa y Bahía (figura 1).

Método panbiogeográfico

El método panbiogeográfico consiste básicamente en representar las localidades de diferentes taxones sobre un mapa y conectarlas mediante líneas llamadas trazos individuales. Estos trazos representan las coordenadas geográficas de las especies o taxones supraespecíficos, expresando operativamente su proximidad geográfica y/o filogenética. Cuando diferentes trazos individuales se superponen, las líneas resultantes son consideradas trazos generalizados, los cuales indican la preexistencia de biotas ancestrales que fueron subsecuentemente fragmentadas por cambios climáticos y/o tectónicos. Si dos o más trazos generalizados se interceptan en un área dada, determinan un nodo, el cual indica que diferentes biotas ancestrales y fragmentos bióticos se interrelacionaron en tiempo/espacio, como consecuencia de colisiones o rupturas, constituyendo así un área compuesta. Para más detalles acerca de la teoría y metodología panbiogeográfica ver Morrone y Crisci (1995) y *Craw et al.* (1999).

Tal como lo señalaran Croizat *et al.* (1974: 266), "If a given type of geographical distribution (individual track) recurs in group after group of organisms, the region delineated by the coincident distributions (generalized track) becomes statistically and, therefore geographically significant, and invite explanation on a general level". Según estos autores, el primer paso de un análisis consiste en determinar coincidencias distribucionales, para luego analizar el número y diversidad de sus componentes. *Craw et al.* (1999) definieron un nodo como una localidad donde se interceptan o se encuentran dos o más taxones, que expresa diversas relaciones biogeográficas en términos de afinidades filogenéticas y geográficas. Un nodo representa los límites filogenéticos y geográficos de los taxones y exhibe endemismo local. *Craw et al.* (1999) señalaron que ningún proceso biogeográfico puede ser asumido como el responsable de la coincidencia de los trazos individuales, destacando que los trazos generalizados pueden expresar no sólo la existencia de biotas ancestrales ampliamente distribuidas en el pasado, sino también, patrones de dispersión congruente, eventos de dispersión separados o una combinación de estos procesos.

En este estudio se empleó un reducido número de taxones, por lo que no fue necesario emplear un método cuantitativo para hallar los trazos generalizados.

Resultados

Se obtuvo un trazo individual para cada uno de los grupos monofiléticos reconocidos dentro de los Platyrrhini, Erethizontidae y Vermilingua (figuras 2-6). En este sentido, las localidades fosilíferas de Uquía y Gaiman, por ejemplo, no formaron parte de

un mismo trazo individual, debido a que los puercoespines registrados en estas localidades pertenecen a clados diferentes, Erethizontinae y Steiromyinae, respectivamente. Lo mismo ocurre en el caso de los primates Ceboidea y Ateloidea.

Se obtuvieron cinco trazos individuales:

1. Un trazo individual se obtuvo del análisis de las localidades del clado de los puercoespines Steiromyinae (figura 2), los cuales se registran en las localidades fosilíferas de Gran Barranca, Gaiman, valle del río Pinturas, localidades de la costa de Santa Cruz, Cañadón del Tordillo y valle de Santa María. Este trazo incluye, además, las localidades de Salla (especies vinculadas con los puercoespines patagónicos) y La Venta (debido a la presencia de *Steiromys*?).

2. Otro trazo individual une las localidades de distribución de los puercoespines Erethizontinae (figura 3). Este trazo une las localidades fosilíferas de Uquía, Tarija, Río Acre, cuevas de Lagoa Santa y Bahía, Tacuarembó (Uruguay) y Paraná ("Mesopotamiense"). La Venta se incluye en este trazo debido a las probables vinculaciones de *Microsteiromys* con los Erethizontinae. Este trazo une también localidades de distribución de las especies de *Coendou*. El género holártico *Erethizon* no fue incorporado en este trazo.

3. Un trazo individual une las localidades de distribución del clado de los monos Ceboidea (*sensu* Horovitz, 1999). Este trazo une las localidades patagónicas de Gaiman, Sacanana, valle del río Pinturas y localidades de la costa de Santa Cruz, como Río Gallegos, además de las localidades de Salla y La Venta (figura 4), todas ellas corresponden al clado exclusivamente extinto formado por *Branisella* / *Szalatavus*, *Tremacebus*, *Neosaimiri* / *Laventiana* y *Dolichocebus*-*Soriacebus*. Este trazo une también las localidades de los calitricidos vivos y de los géneros vivos *Cebus*, *Aotus* y *Saimiri*, los cuales aparecen en una posición basal dentro de los Ceboidea (Horovitz, 1999).

4. Un trazo une las localidades de distribución de los monos Ateloidea (*sensu* Horovitz, 1999). Este trazo une las localidades de distribución de los Pitheciidae, incluyendo las Antillas (no incorporadas en este estudio), La Venta, cañadón del Tordillo y las localidades de distribución de *Callicebus* y los pitecinos vivos (figura 5). Este trazo une también las localidades de distribución de los Atelidae, entre los cuales se incluyen los géneros extintos *Stirtonia*, proveniente de La Venta y Río Acre, y *Protopithecus* de las cuevas de Lagoa Santa y de Bahía, y los géneros vivos *Alouatta*, *Lagothrix*, *Brachyteles* y *Ateles*. Los trazos individuales de los Atelidae y Pitheciidae fueron unidos en un único trazo individual, respondiendo al clado de los Ateloidea.

5. Otro trazo individual fue obtenido de las localidades de distribución de los Vermilingua. Se descartaron los taxones santacruceses debido a su posición

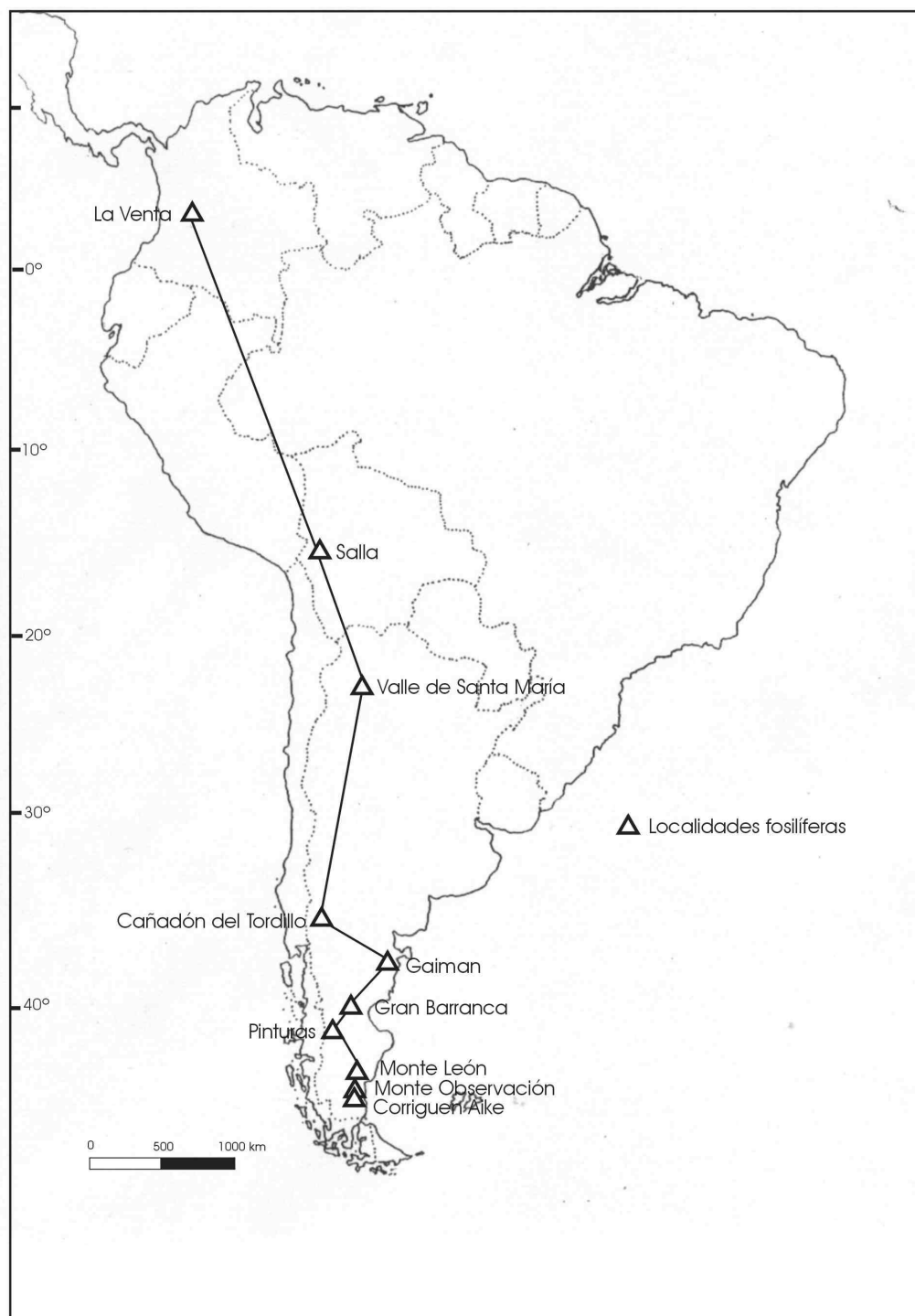


Figura 2. Trazo individual de los *Steiromyinae*. / *Individual track of Steiromyinae*.

filogenética incierta (ver más arriba). Este trazo une las localidades fosilíferas de La Venta, valle de Santa María, cañadón del Tordillo y localidades de los *Vermilingua* vivientes (figura 6).

A partir de la superposición de los trazos individuales se identificaron dos trazos generalizados (figura 7):

1. Trazo generalizado I: une las localidades fosilíferas del sur y centro de la Patagonia, Cañadón del

Tordillo, Salla, valle de Santa María y La Venta, y las localidades actuales de *Ceboidea* y *Vermilingua* del oeste de América del Sur.

2. Trazo generalizado II: incluye las localidades fosilíferas de las cuevas de Lagoa Santa y Bahía, Río Acre y La Venta, y las localidades actuales de puercoespines y ateloideos. Es probable que las localidades fosilíferas de Tacuarembó, Uquía y Paraná pertenezcan también a este trazo.

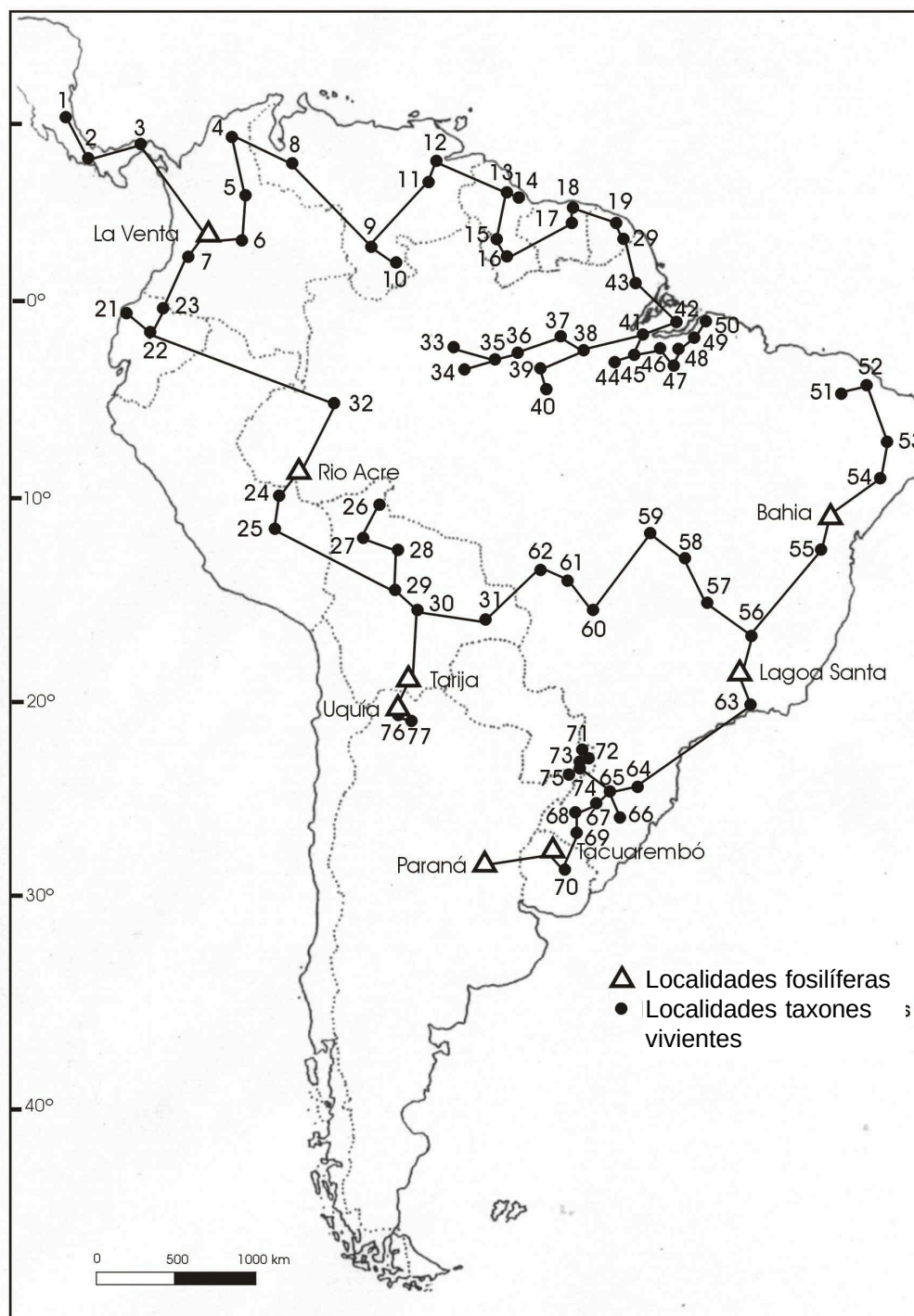


Figure 3. Trazo individual de los Erethizontinae. COSTA RICA: 1, La Selva Biological Station (10°26'N, 83° 59'O). PANAMÁ: 2, Isla Sevilla, Chiriquí; 3, Barro Colorado Island y zonas aledañas (9°09'N, 79°51'O). COLOMBIA: 4, Magdalena, Bonda; 5, San Vicente de Chucurí, Santander, en la vertiente occidental de la Cordillera Oriental; 6, Municipio de Quétame, Quebrada Susumuco, 13 km de Villavicencio, 04°13' N 73°, 45'O, Cundinamarca; 7, Isla Ají en la desembocadura del río Naya, Valle del Cauca. VENEZUELA: 8, montañas de la Pedregosa, Mérida, Amazonas; 9, río Cunucunuma-Belén (3° 39'N, 65° 46'O); 10, Sierra Padrima, Amazonas; 11, Imataca, Bolívar; 12, Delta del Orinoco, Delta Macuro. GUYANA: 13, Cuyuni-Mazaruni, Karabobo; 14, Demerara-Mahaica, Georgetown; 15, Upper Takutu-Upper Essequibo, Mappi Creek; 16, Upper Takutu-Upper Essequibo, 25 millas al este de Dadanawa. SURINAME: 17, Brokopondo, Afobaka; 18, Paramaribo. GUYANA FRANCESA: 19, Paracou; 20, Lower Arataye (Les Nouragues, 4°05'N, 52°40'O, y Saut Pararé, 4°02'N 52°42'O). ECUADOR: 21, Esmeraldas; 22, Cordillera oriental de Colombia hasta el centro del Ecuador (alrededores de Ambato y de Baños, Tungurahua); 23, Puembo, Pichincha. PERÚ: 24, Balta (10° 08'S, 71°13'O); 25, Cocha Cashu (11°54'S, 71°22'O) y Pakitza (11°57'S, 71° 17'O). BOLIVIA: 26, Guayaramerín, Beni; 27, río Madidi, 8 km de su desembocadura, La Paz; 28, Exaltación, Beni; 29, Campamento Yuquí, Cochabamba; 30, Buenavista, Santa Cruz; 31, Santiago de Chiquitos, Santa Cruz. BRASIL: 32, Villa Bella Imperatriz, Amazonas; 33, *Minimal Critical Size of Ecosystems reserves* (ca 2°30'S 60°O), Amazonas; 34, Manaus, Amazonas; 35, Lago Laimy,

Cañadón del Tordillo fue identificada como un área compleja. En Cañadón del Tordillo se identifica el supuesto límite más austral de distribución de *Neotamandua*?, o al menos de los Vermilingua vinculados con las formas vivientes (Scillato-Yané y Carlini, 1998). Por otra parte, se reconocen eretizóntidos filogenéticamente vinculados con taxones del sur y centro de la Patagonia (e. g. especies de *Steiromys*), además de *Neosteiomys*?, un género registrado en el valle de Santa María. También se registraría el límite de distribución más austral de los Pitheciinae (*sensu* Horovitz, 1999), en el caso de que efectivamente *Proteropithecina neuquenensis* pertenezca a este clado. En este sentido, Cañadón del Tordillo parece ser un área biogeográfica compleja en la cual se registran los límites de distribución de algunos taxones pertenecientes al trazo generalizado I.

Por otra parte, en La Venta se encuentran los dos trazos generalizados. Entre los Ceboidea se registran los géneros *Neosaimiri* / *Laventiana*, los cuales constituyen a su vez los miembros más recientes del clado exclusivamente extinto reconocido dentro de los Ceboidea. Están presentes, además, los más antiguos Ateloidea. Entre los Vermilingua y Erethizontidae se reconocen las distribuciones más septentrionales de

Neotamandua y posiblemente también de *Steiromys*. Por otra parte, si *Microsteiomys* estuviera relacionado con los puercoespines vivientes, este género representaría el registro más antiguo de esta radiación. Entre los marsupiales de La Venta se registran los primeros representantes de linajes más modernos y los últimos registros de linajes más antiguos (Goin, 1997). Por lo tanto, en La Venta se encuentran los dos trazos generalizados, hay endemismo local y se reconocen dos o más taxones que exhiben sus límites filogenéticos y geográficos. Más aún, atendiendo a los límites de distribución temporal de los taxones de La Venta, el concepto de nodo merecería contemplar la información temporal, lo cual implica considerar la presencia de registros últimos y primeros de distintos taxones fósiles involucrados (supervivencia de linajes antiguos y primeros registros de linajes modernos). En este contexto, La Venta es identificada como un área compleja o nodo.

Discusión

Algunos seguidores de la biogeografía cladística se han opuesto a la metodología panbiogeográfica, sosteniendo que ésta prescinde de la sistemática, la

Pará³; 36, Silves, Amazonas⁵; 37, Óbidos, Pará³; 38, Taperinha-Santarém, Pará³; 39, Parque Nacional de Amazônia, Uruá, Km 65, Pará³; 40, Vila Braga, río Tapajoz, Pará³; 41, Curralinho, Pará³; 42, Muaná, Pará³; 43, Serra do Navio, Amapá³; 44, Igarapé Grande, Amazonas⁵; 45, Lower Rio Xingu-52 Km de Altamira (3°39'S, 52°22'O) y 85 Km de Altamira (3° 50'S, 52° 40'O), Amazonas⁵; 46, Cametá, Pará³; 47, Capitariquará-Tucuruí, Pará³; 48, Mocajuba, Pará³; 49, Belém, Pará³; 50, Igarapé-açu, Pará³; 51, Ipú, Ceará³; 52, Ouro Pacoti, Baturité, Ceará³; 53, Uruba, Pernambuco⁶; 54, Viçosa, Alagoas⁶; 55, Iitirussú, Bahia³; 56, Pirarora, Minas Gerais³; 57, Anápolis, Goiás³; 58, Santo Antônio-río Tocantino, Goiás³; 59 (22); 60, Dumbá, Mato Grosso⁶; 61, Palmeiras, Mato Grosso⁶; 62, Santa Ana da Chapada, Cuiabá, Mato Grosso⁷; 63, Pedra Paranca, Paratí, Rio de Janeiro⁶; 64, Ami Velho, Bajos Jesus, Rio Grande do Sul⁶; 65, Barrucnos, São Borjas, Rio Grande do Sul⁶; 66, Sapucaria do Sur, Rio Grande do Sul⁶; 67, Passo Fundo, Rio Grande do Sul⁶; 68, Tupacitam, Rio Grande do Sul⁶; 69, São Sepé, Rio Grande do Sul⁶. URUGUAY: 70, Paso de la Cruz, Arroyo Cordobés, Durazno⁹. ARGENTINA: 71, Gobernador J. J. Lanusse, Iguazú, Misiones¹⁰; 72, San Pedro, cercanía de la ciudad, Ruta 14, Misiones¹⁰; 73, Montecarlo, costa del Paraná Guazú, Misiones¹⁰; 74, San Ignacio, Teyú-Cuaré, Misiones¹⁰; 75, Candelaria, Colonia, Mártires, Misiones¹⁰; 76, Abra de Cañas, El Molinito, Valle Grande, Jujuy¹¹; 77, Yuto, Ledesma, Jujuy¹¹. Datos tomados de: ¹Voss y Emmons (1996); ²Alberico et al., (1999); ³Voss et al. (2000); ⁴Anderson (1997); ⁵Moraes do Santos (1994); ⁶Observación personal A.M.C. (ver apéndice 1); ⁷Moojen (1952); ⁸Voss y Angerman (1997); ⁹González y Saralegui (1996); ¹⁰Massoia y Vaccaro, (1987); ¹¹Díaz (1999). / Individual track of Erethizontinae. COSTA RICA: 1, La Selva Biological Station (10°26'N, 83° 59' O) ¹. PANAMA: 2, Isla Sevilla, Chiriquí²; 3, Barro Colorado Island and neighboring zones (9°09'N, 79°51'O) ¹. COLOMBIA: 4, Magdalena, Bonda²; 5, San Vicente de Chucurí, Santander, on the western slope of Cordillera Oriental¹; 6, Municipio de Quetame, Quebrada Susumuco, 13 km from Villavicencio, 04°13' N 73°, 45'O, Cundinamarca²; 7, Isla Ají in the mouth of river Naya, Valle del Cauca². VENEZUELA: 8, Montañas de la Pedregosa, Mérida, Amazonas³; 9, Río Cunucunuma-Belén (3° 39' N, 65° 46' O) ¹; 10, Sierra Padrima, Amazonas³; 11, Imataca, Bolívar²; 12, Delta of river Orinoco, Delta Macuro³. GUAYANA: 13, Cuyuni-Mazaruni, Karatobo³; 14, Demerara-Mahaica, Georgetown³; 15, Upper Takutu-Upper Essequibo, Mappi Creek²; 16, Upper Takutu-Upper Essequibo, 25 miles east of Dadanawa³. SURINAME: 17, Brokopondo, Afobaka³; 18, Paramaribo³. FRENCH GUIANA: 19, Paracou²; 20, Lower Arataye (Les Nouragues, 4°05'N, 52°40'O, and Saut Pararé, 4°02'N 52°42'O) ¹. ECUADOR: 21, Esmeraldas²; 22, Cordillera oriental of Colombia to the center of Ecuador (surroundings of Ambato and Baños, Tungurahua) ²; 23, Puenbo, Pichincha². PERU: 24, Balta (10° 08'S, 71°13'O) ¹; 25, Cocha Cashu (11°54'S, 71°22'O) and Pakitzta (11°57'S, 71° 17'O) ¹. BOLIVIA: 26, Guayaramerín, Beni²; 27, river Madidi, 8 Km from its mouth, La Paz²; 28, Exaltación, Beni²; 29, Campamento Yuquí, Cochabamba²; 30, Buenavista, Santa Cruz; 31, Santiago de Chiquitos, Santa Cruz². BRAZIL: 32, Villa Bella Imperatriz, Amazonas⁵; 33, Minimal Critical Size of Ecosystems reserves (ca 2°30'S 60°O), Amazonas⁵; 34, Manaus, Amazonas⁵; 35, Lago Laimy, Pará³; 36, Silves, Amazonas⁵; 37, Óbidos, Pará³; 38, Taperinha-Santarém, Pará³; 39, Parque Nacional de Amazônia, Uruá, Km 65, Pará³; 40, Vila Braga, river Tapajoz, Pará³; 41, Curralinho, Pará³; 42, Muaná, Pará³; 43, Serra do Navio, Amapá³; 44, Igarapé Grande, Amazonas⁵; 45, Lower river Xingu-52 Km from Altamira (3°39'S, 52°22'O) and 85 Km from Altamira (3° 50'S, 52° 40'O), Amazonas⁵; 46, Cametá, Pará³; 47, Capitariquará-Tucuruí, Pará³; 48, Mocajuba, Pará³; 49, Belém, Pará³; 50, Igarapé-açu, Pará³; 51, Ipú, Ceará³; 52, Ouro Pacoti, Baturité, Ceará³; 53, Uruba, Pernambuco⁶; 54, Viçosa, Alagoas⁶; 55, Iitirussú, Bahia³; 56, Pirarora, Minas Gerais³; 57, Anápolis, Goiás³; 58, Santo Antônio- rio Tocantino, Goiás³; 59 (22); 60, Dumbá, Mato Grosso⁶; 61, Palmeiras, Mato Grosso⁶; 62, Santa Ana da Chapada, Cuiabá, Mato Grosso⁷; 63, Pedra Paranca, Paratí, Rio de Janeiro⁶; 64, Ami Velho, Bajos Jesus, Rio Grande do Sul⁶; 65, Barrucnos, São Borjas, Rio Grande do Sul⁶; 66, Sapucaria do Sur, Rio Grande do Sul⁶; 67, Passo Fundo, Rio Grande do Sul⁶; 68, Tupacitam, Rio Grande do Sul⁶; 69, São Sepé, Rio Grande do Sul⁶. URUGUAY: 70, Paso de la Cruz, Arroyo Cordobés, Durazno⁹. ARGENTINA: 71, Gobernador J. J. Lanusse, Iguazú, Misiones¹⁰; 72, San Pedro, proximity of town, Ruta 14, Misiones¹⁰; 73, Montecarlo, margin of Paraná Guazú, Misiones¹⁰; 74, San Ignacio, Teyú-Cuaré, Misiones¹⁰; 75, Candelaria, Colonia, Mártires, Misiones¹⁰; 76, Abra de Cañas, El Molinito, Valle Grande, Jujuy¹¹; 77, Yuto, Ledesma, Jujuy¹¹. Data from: ¹Voss and Emmons (1996); ²Alberico et al., (1999); ³Voss et al. (2000); ⁴Anderson (1997); ⁵Moraes do Santos (1994); ⁶Personal observation A.M.C. (see Appendix 1); ⁷Moojen (1952); ⁸Voss and Angerman (1997); ⁹González and Saralegui (1996); ¹⁰Massoia and Vaccaro, (1987); ¹¹Díaz (1999).

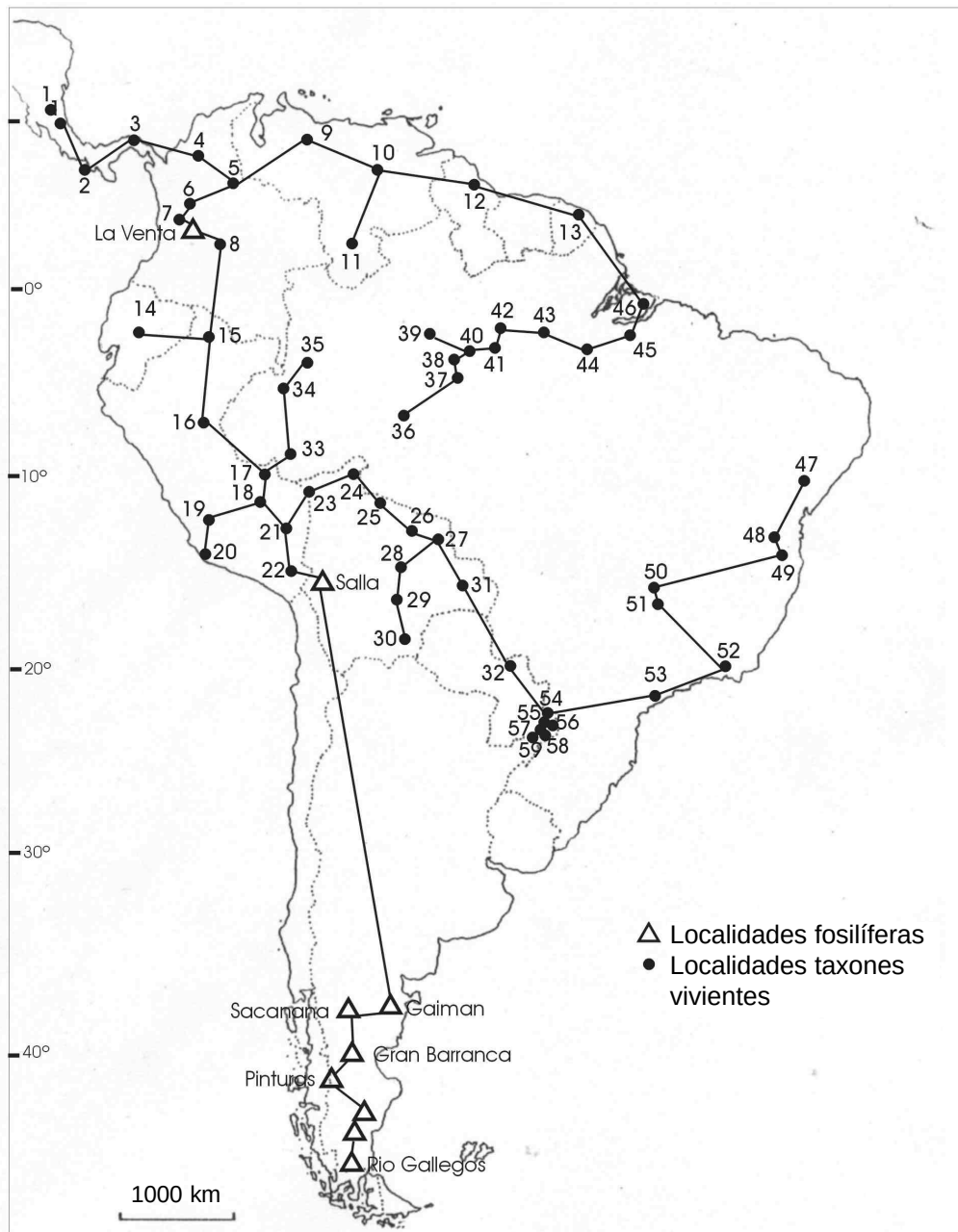


Figura 4. Trazo individual de los Platyrhini Ceboidea. COSTA RICA: 1, La selva Biological Station ($10^{\circ}26'N$, $83^{\circ}59'O$)¹. PANAMÁ: 2, Isla Coiba; 3, Barro Colorado Island y zonas aledañas ($9^{\circ}09'N$, $79^{\circ}51'O$)¹. COLOMBIA: 4, Bolivar, río Sinú inferior²; 5, El Tambor, 25 km noreste de Bucaramanga, Santander²; 6, Antioquia, Medellín²; 7, Quindío, Caldas²; 8, Villavicencio, Meta². VENEZUELA: 9, Aroa, Yaracuy²; 10, La Unión, río Caura, cerca de su confluencia con el Orinoco, Bolívar²; 11, río Cunucunuma-Belén ($3^{\circ}39'N$, $65^{\circ}46'O$)³. GUYANA: 12, Kartabo y zonas aledañas ($6^{\circ}23'N$, $58^{\circ}41'O$)¹. GUYANA FRANCESA: 13, Paracou¹. ECUADOR: 14, Macas, Chimboraz². PERÚ: 15, Tarapoto, frente a la desembocadura del Curaray, Loreto²; 16, Sarayacu²; 17, Balta ($10^{\circ}08'S$, $71^{\circ}13'W$); 18, Cocha Cashu ($11^{\circ}54'S$, $71^{\circ}22'O$) y Pakitza ($11^{\circ}57'S$, $71^{\circ}17'W$)¹; 19, Chanchamayo, Junín²; 20, San Nicolas, Entre el río Ucayali y los Andes, sur del río Marañón, Amazonas²; 21, Callanga, Cuzco²; 22, Montalvo, en la orilla septentrional del río Bobonaza, a unos 45 km de su confluencia con el Pastaza². BOLIVIA: 23, Chivé, Pando²; 24, confluencia de los ríos Madre de Dios y Beni²; 25, La Horquilla, Beni²; 26, Samaipata, Santa Cruz²; 27, Santa Rosa, Santa Cruz²; 28, Buenavista, Santa Cruz²; 29, 14,5 Km del camino NO Masicuri, Santa Cruz²; 30, 35 Km al sur de Carandayti, Tarija²; 31, Chiquitos, Santa Cruz². PARAGUAY: 32, 48 km al norte de Concepción en el Chaco paraguayo². BRASIL: 33, río Yaco, Acre²; 34, Tabatinga, Amazonas²; 35, Sao Paulo de Olivença²; 36, Humaitu, río Madeira, Amazonas²; 37, Borba, en el bajo Madeira, Amazonas²; 38, Lago Joanacan, Amazonas²; 39, Minimal Critical Size of Ecosystems reserves (ca $2^{\circ}30'S$ $60^{\circ}O$), Amazonas ($2^{\circ}30'S$, $60^{\circ}O$)²; 40, Barra del río Negro, Manaus²; 41, Tabocal, Amazonas²; 42, Faro, Pará²; 43, Paricatuba, banco izquierdo del río Tapajós²; 44, Lower Rio Xingu-52 Km de Altamira ($3^{\circ}39'S$, $52^{\circ}22'O$) y 85 Km de Altamira ($3^{\circ}50'S$, $52^{\circ}40'O$)²; 45, Cametá, Pará²; 46, Fazenda Teso, cerca de Soure, isla de Marajó, Pará²; 47, Laramao, cerca de Salvador, Bahia²; 48, Victoria, Bahia²; 49, Ribeirao das Minhocas, Bahia (selvas de los ríos Ilhéos, Pardo y Belmonte)²; 50, río Jordao, cerca de Araguaí, Minas Gerais²; 51, Araguaí, río Jordao, Minas Gerais²; 52, Teresópolis, Serra dos Orgaos, cerca del Dedo de Deus, Rio de Janeiro²; 53, Guaraquecaba, Superagui Isl., San Pablo². ARGENTINA: 54, Iguazú, Misiones; 55, El

cual debería ser la base de todo estudio biogeográfico (Platnick y Nelson, 1988; Humphries, 1992). Sin embargo, Morrone y Crisci (1990, 1995) y Morrone (2001b) consideraron que, en realidad, la panbiogeografía y la biogeografía cladística pueden ser integradas en un mismo análisis. Ellos propusieron que un análisis biogeográfico puede contemplar el desarrollo de tres etapas: 1) la determinación de trazos generalizados mediante la metodología panbiogeográfica, los cuales deben ser analizados separadamente, 2) la determinación de áreas de endemismo (véase Morrone, 1994), y 3) la formulación de hipótesis acerca de las relaciones entre las áreas bajo estudio, mediante el método de la Biogeografía cladística.

Craw *et al.* (1999) aceptaron la idea de que un análisis biogeográfico debe basarse en la mejor hipótesis sistemática, aunque sostuvieron que bajo este requerimiento la biogeografía se transforma en una ciencia derivada de la sistemática. En contraposición, estos autores enfatizaron que cada unidad de evolución no puede ser independiente de sus características espacio-temporales y que, por lo tanto, la biogeografía es esencial para los estudios sistemáticos, evolutivos y filogenéticos. En tal sentido, sostuvieron que las clasificaciones naturales deben ser establecidas después, y no antes, de un análisis biogeográfico. Finalmente, propusieron que las hipótesis generadas pueden ser comparadas y usadas para contrastar la filogenia bajo el principio de iluminación recíproca, utilizando los datos biogeográficos para determinar topologías de cladogramas y contrastar los caracteres homoplásticos.

En este estudio aplicamos la metodología panbiogeográfica como la primera etapa de un análisis biogeográfico. Además, las hipótesis sistemáticas consideradas fueron obtenidas a partir del análisis de caracteres morfológicos y/o moleculares, independientemente de las características espaciales y/o temporales de los taxones involucrados, sustentando la

idea de que los análisis biogeográficos deben ser posteriores a los análisis filogenéticos. No obstante, la información biogeográfica puede interactuar bajo los principios de la iluminación recíproca, sin forzar o intervenir en la generación de hipótesis sistemáticas. El conocimiento de la biogeografía es un aspecto esencial para comprender la historia evolutiva de los taxones, y en tal sentido, los fósiles constituyen una fuente de información fundamental, más allá del carácter sesgado o incompleto de sus registros.

Cada uno de los dos trazos generalizados obtenidos representa una biota ancestral ampliamente distribuida en el pasado. Una de ellas abarcaba el actual territorio de la Patagonia y las áreas de latitudes intertropicales representadas principalmente en el oeste de América del Sur (valle de Santa María y Salla). La otra biota incluye las localidades fosilíferas de Río Acre, cuevas de Lagoa Santa y Bahía, y localidades de distribución intertropical. La Venta aparece como un área compleja o nodo.

Como se mencionó precedentemente, de acuerdo con Craw *et al.* (1999) la homología espacial indicativa de una biota ancestral debería ser apoyada por la presencia de líneas de base. Cabe destacar que la identificación de estas últimas es, para las áreas geográficas tratadas aquí, una tarea que requiere un análisis complejo e interdisciplinario. Los fenómenos de vicarianza no responden solamente a barreras geográficas, sino también a fenómenos climáticos, glaciaciones, erosión, plegamientos, etc. Por lo tanto, los trazos generalizados que surgen de la coincidencia de los trazos individuales son aceptados aquí como representantes de una biota ancestral (homología biogeográfica primaria), hasta tanto puedan identificarse las líneas de base que actuaron en el pasado, para permitirnos un mejor conocimiento del efecto e intensidad que ellas pudieron tener sobre las biotas. En tal sentido, se identificaron tentativamente zonas que

dorado, Misiones⁴; 56, San Pedro, Misiones⁴; 57, Montecarlo, Misiones⁴; 58, Guaraní, Misiones⁴; 59, Candelaria, Misiones⁴. Datos tomados de: ¹Voss y Emmons (1996); ²Cabrera (1961) y Wilson y Reeder (1993); ³Anderson (1997); ⁴Chevez (1996). / *Individual track of Platyrrhini Ceboidea*. COSTA RICA: 1, La Selva Biological Station (10°26'N, 83°59'O). PANAMA: 2, Isla Coiba; 3, Barro Colorado Island and neighbouring zones (9°09'N, 79°51'O). COLOMBIA: 4, Bolívar, lower river Sinú²; 5, El Tambor, 25 km northeast from Bucaramanga, Santander²; 6, Antioquia, Medellín²; 7, Quindío, Caldas²; 8, Villavicencio, Meta². VENEZUELA: 9, Aroa, Yaracuy²; 10, La Unión, river Caura, near its confluence with river Orinoco, Bolívar²; 11, Río Cunucunuma-Belén (3°39'N, 65° 46'O). GUYANA: 12, Kartabo and neighboring zones (6°23'N, 58°41'O). FRENCH GUIANA: 13, Paracou¹. ECUADOR: 14, Macas, Chimboraz². PERU: 15, Tarapoto, facing the mouth of river Curaray, Loreto²; 16, Sarayacu²; 17, Balta (10° 08' S, 71° 13' W); 18, Cocha Cashu (11°54' S, 71°22' O) and Pakitzu (11° 57' S, 71° 17' W); 19, Chanchamayo, Junín²; 20, San Nicolás, between river Ucayali and the Andes, south of river Marañón, Amazonas²; 21, Callanga, Cuzco²; 22, Montalvo, in the northern margin of river Bobonaza, about 45 km of its confluence with river Pastaza². BOLIVIA: 23, Chivé, Pando²; 24, confluence of rivers Madre de Dios and Beni³; 25, La Horquilla, Beni³; 26, Samaipata, Santa Cruz²; 27, Santa Rosa, Santa Cruz²; 28, Buenavista, Santa Cruz²; 29, 14,5 Km of NO road Masicuri, Santa Cruz²; 30, 35 Km south of Carandayti, Tarija²; 31, Chiquitos, Santa Cruz². PARAGUAY: 32, 48 km north of Concepción in Paraguayan Chaco². BRAZIL: 33, Rio Yaco, Acre²; 34, Tabatinga, Amazonas²; 35, Sao Paulo de Olivença²; 36, Humaitu, river Madeira, Amazonas²; 37, Borba, in lower Madeira, Amazonas²; 38, Lago Joanacan, Amazonas²; 39 Minimal Critical Size of Ecosystems reserves (ca 2°30' S 60°O), Amazonas (2°30' S, 60°O); 40, Bar of river Negro, Manaus²; 41, Tabocal, Amazonas²; 42, Faro, Pará²; 43, Paricatuba, left bank of river Tapajós²; 44, Lower river Xingu-52 Km from Altamira (3°39' S, 52°22' O) and 85 Km from Altamira (3°50' S, 52°40' O); 45, Cametá, Pará²; 46, Fazenda Teso, near Soure, Marajó island, Pará²; 47, Lamarao, near Salvador, Bahia⁴; 48, Victoria, Bahia⁴; 49, Ribeirão das Minhocas, Bahia (forest of rivers Ilhéos, Pardo y Belmonte); 50, river Jordao, near Araguaí, Minas Gerais⁴; 51, Araguaí, river Jordao, Minas Gerais⁴; 52, Teresópolis, Serra dos Orgaos, near Dedo de Deus, Rio de Janeiro⁴; 53, Guaraquecaba, Superagui Isl., San Pablo². ARGENTINA: 54, Iguazú, Misiones⁴; 55, El dorado, Misiones⁴; 56, San Pedro, Misiones⁴; 57, Montecarlo, Misiones⁴; 58, Guaraní, Misiones⁴; 59, Candelaria, Misiones⁴. Data from: ¹Voss and Emmons (1996); ²Cabrera (1961) and Wilson and Reeder (1993); ³Anderson (1997); ⁴Chevez (1996).

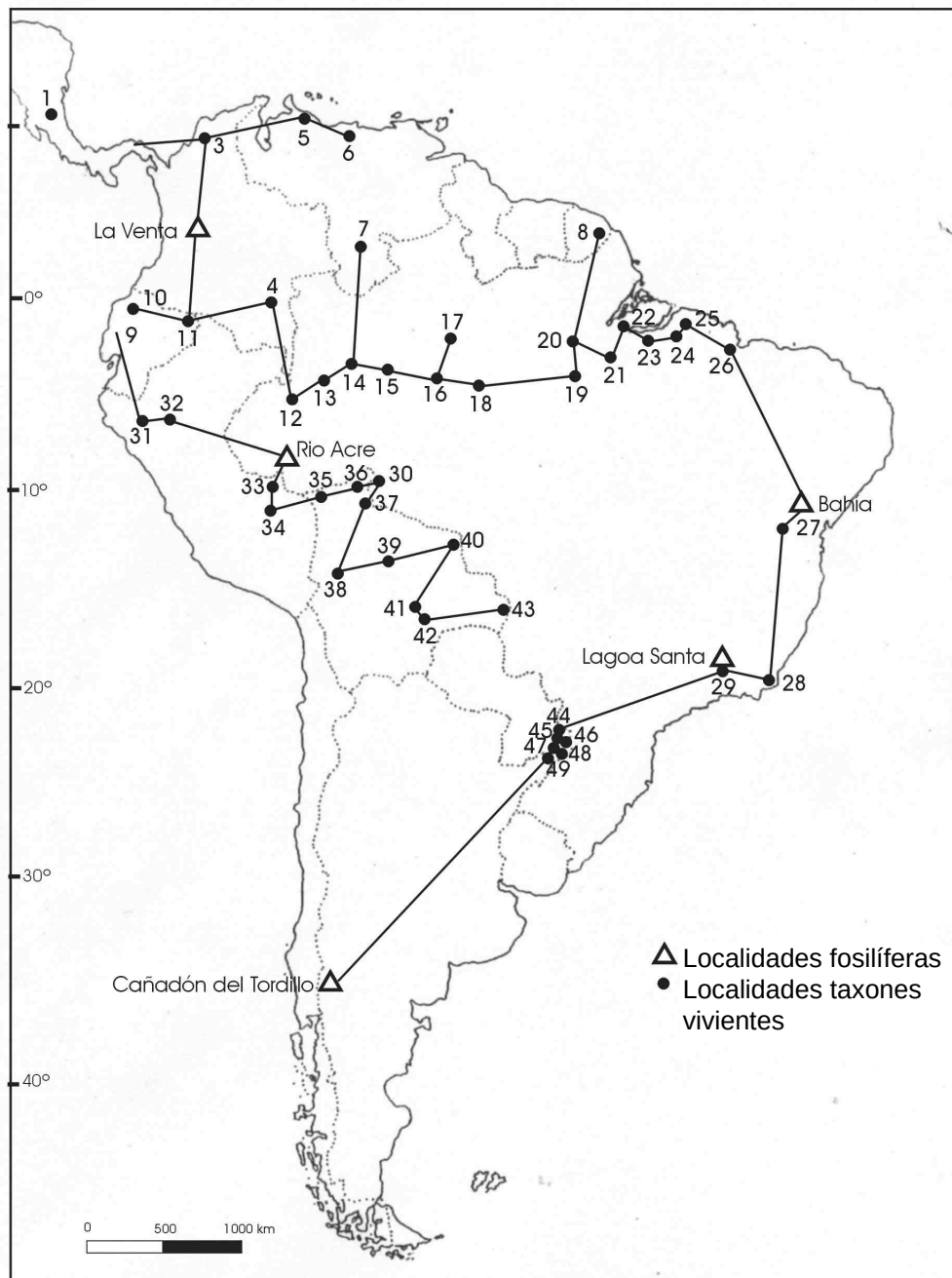


Figura 5. Trazo individual de los Platyrrhini Ateloidea. COSTA RICA: 1, La Selva Biological Station (10°26'N, 83° 59' O)¹. PANAMÁ: 2, Barro Colorado Island y zonas aledañas (9°09' N, 79°51' O)¹. COLOMBIA: 3, Cartagena, río Magdalena, Bolívar; 4, Comisaria del Vaupés, Úapes, río Guaviare, aguas arriba con el Amanaveni². VENEZUELA: 5, Esmeralda²; 6, Caracas²; 7, río Cunucunuma-Belén (3°39' N, 65°46' O)¹. GUYANA FRANCESA: 8, Lower Arataye (Les Nouragues, 4° 05' N, 52° 40' O, y Saut Pararé, 4°02' N 52°42' O)¹. ECUADOR: 9, Vinces, Guayas²; 10, Hacienda Chinipamba, Imbabura, cerca de Peñaherrera²; 11, río Aguarico, Napo-Pastaza². BRASIL: 12, Tabatinga, río Solimoes, Amazonas²; 13, Sao Paulo de Olivença²; 14, Fonte Boa, Amazonas²; 15, Tefé, Amazonas²; 16, Codajás, banco norte del río Solimoes²; 17, MCSE Reserves (2°30' S 60° O)²; 18, Borba, en el bajo Madeira, Amazonas²; 19, banco oeste del río Tapajós, Parque Nacional de Amazonia, Pará²; 20, Santarém, Pará²; 21, Lower Rio Xingu-52 Km de Altamira (3°39' S, 52°22' O) y 85 Km de Altamira (3°50' S, 52°40' W)¹; 22, Gurupá, Pará²; 23, Cametá, sobre el río Tocantins, Pará²; 24, Capim, Pará²; 25, Urucurituba, río Tapajós, Pará²; 26, Miritiba, Maranhao²; 27, Paraguassú, Bahia²; 28, río Doce, Espírito Santo²; 29, Piquete, Sao Pablo²; 30, Cachoeira da Bananeira, río Madeira superior, Rondonia²; PERÚ: 32, Moyabamba, San Martín²; 31, Puca Tambo, a unos 80 km de Chachapoyas, San Martín²; 33, Balta (10°08' S, 71°13' O)¹; 34, Cocha Cashu 11°54' S, 71°22' O) y Pakitza (11°57' S, 71°17' O)¹. BOLIVIA: 35, área del río Nareuda²; 36, Remanzo, Beni²; 37, 5 Km SE de Coimbra, Brasil²; 38, Tumupasa, Beni²; 39, río Mamoré, 5 Km NO de la boca del río Grande, Beni²; 40, 15 km norte de Santa Rosa, Beni²; 41, Abapó, Beni²; 42, río Parapeti, Beni²; 43, Guaripembí, Beni². ARGENTINA: 44, Iguazú, Misiones²; 45, El Dorado, Misiones²; 46, San Pedro, Misiones²; 47, Montecarlo, Misiones²; 48, Guaraní, Misiones²; 49, Candelaria, Misiones². Datos tomados de: ¹Voss y Emmons (1996); ²Cabrera (1961) y Wilson y Reeder (1993); ³Anderson (1997); ⁴Chevez (1996). / Individual track of Platyrrhini Ateloidea. COSTA RICA: 1, La Selva Biological Station (10°26' N, 83° 59' O)¹. PANAMA: 2, Barro Colorado Island and neighbouring zones (9°09' N, 79°51' O)¹.

muy probablemente representen líneas de base y que sustentan las homologías biogeográficas aquí propuestas. Durante el lapso Oligoceno temprano-Mioceno inferior-medio se produjeron en Patagonia central importantes cambios tectónicos (e. g. subsidencia y movimientos compresivos de la Precordillera) y cambios del nivel del mar, que afectaron profundamente la región, registrándose las sucesivamente crecientes transgresiones marinas centro-patagónicas: juliense, leonense, y supratagónica inferior y superior. Estas transgresiones cubrieron diferencialmente las cuencas del Golfo de San Jorge, Posada y Mazarreno de las provincias de Chubut y noroeste de Santa Cruz (figura 8; véase Bellosi, 1995 y bibliografía allí citada). Las transgresiones representaron barreras geográficas que seguramente actuaron sobre las biotas, promoviendo fenómenos de vicarianza y diversificación. También durante este lapso y en esta misma área se registraron fenómenos de vulcanismo: “los períodos intensos y prolongados de actividad eruptiva y sedimentación piroclástica primaria suelen producir efectos climáticos y bióticos relevantes (Bellosi, 1995: 64)”. Aún resta evaluar el efecto que el vulcanismo tuvo sobre el clima, suelos y comunidades bióticas, pero no hay dudas de que la caída de frecuentes cenizas volcánicas afectó el ambiente. Al respecto, Bellosi señaló que ...”La discontinuidad de los períodos de producción de piroclastos fue condición necesaria para la recuperación del ambiente y de las especies devastadas y suficiente para la recuperación de las poblaciones diferenciadas de sus antecesoras (Bellosi, 1995: 65)”. Si efectivamente la región patagónica afectada por las transgresiones y el vulcanismo durante el Terciario Medio puede considerarse una línea de base, el trazo generalizado que ella atraviesa (Trazo I) podría orientarse desde el centro de la Patagonia (donde se encuentran los eretizónidos deseadoes, eretizónidos y primates colhuehuapenses y “pinturenses”), hacia el norte, por un lado (“Colloncurenses” de Cañadón del Tordillo), y hacia el sur, por el otro (Santacrucense de la costa de Santa Cruz). Coincidentemente, considerando el criterio de centro de masa, la mayor diversificación de

puercoespines y primates fósiles registrada durante el Colhuehuapense y “pinturenses” indica que el trazo I puede orientarse desde el centro de la Patagonia hacia el sur, por un lado, y hacia el norte, por el otro.

Los representantes de un nuevo género inédito de eretizónido (Candela, 2000) registrado en las faunas “Colloncurenses” (Neuquén) y Colhuehuapense (Chubut), ausente en sedimentos santacrucenses (Santa Cruz), podrían ser los descendientes de una biota ancestral distribuida al norte y noroeste del macizo Deseado, previamente separada de la fauna que originó las especies santacrucenses. Las vinculaciones filogenéticas entre estos puercoespines podrían también reflejar eventos de dispersión desde latitudes centro-patagónicas hacia latitudes más bajas. Fenómenos de dispersión pudieron haber ocurrido también desde las áreas al sur del macizo Deseado hacia el norte de la Patagonia, tal como lo expresan las afinidades entre algunos eretizónidos santacrucenses y “colloncurenses” (i. e. especies de *Steiromys*). Una correlación más precisa entre los fenómenos acontecidos en la Patagonia durante el Terciario medio y la historia evolutiva de otros grupos de mamíferos registrados en esta región podría aportar nuevos datos a este panorama.

La fauna de La Venta presenta numerosos géneros endémicos, algunos en común con faunas intertropicales y otros en común con faunas fósiles de la Argentina. Kay y Madden (1997) señalaron que entre la fauna de La Venta y las faunas australes más antiguas colhuehuapenses, santacrucenses y “colloncurenses”, se evidencia una similitud faunística mayor que con las faunas más jóvenes del “Mayoense” y Chasiquense, (figura 1). Según estos autores, este aumento de endemismo pudo resultar del aislamiento geográfico del área de La Venta por una barrera marina, o ser la consecuencia de un incremento de las diferencias climáticas entre las zonas ecuatoriales y Patagonia. Más allá de estas incertidumbres, la similitud faunística entre La Venta y las mencionadas faunas fósiles de Argentina, expresadas aquí en el trazo I, indica que ellas serían las descendientes de una biota ancestral ampliamente distribuida en el pasa-

COLOMBIA: 3, Cartagena, river Magdalena, Bolívar; 4, Comisaria del Vaupés, Úapes, river Guaviare, upstream with Amanavení. VENEZUELA: 5, Esmeralda; 6, Caracas; 7, river Cunucunuma-Belén (3°39'N, 65°46'O). FRENCH GUIANA: 8, Lower Arataye (Les Nouragues, 4° 05'N, 52° 40'O, y Saut Pararé, 4°02'N 52°42'O). ECUADOR: 9, Vines, Guayas; 10, Hacienda Chinipamba, Imbabura, near Peñaherrera; 11, river Aguarico, Napo-Pastaza. BRAZIL: 12, Tabatinga, river Solimoes, Amazonas; 13, Sao Paulo de Olivença; 14, Fonte Boa, Amazonas; 15, Tefé, Amazonas; 16, Codajás, northern bank of river Solimoes; 17, MCSE Reserves (2°30'S 60°O); 18, Borba, in lower Madeira, Amazonas; 19, western bank of river Tapajós, Parque Nacional de Amazonia, Pará; 20, Santarém, Pará; 21, Lower river Xingu-52 Km from Altamira (3°39' S, 52°22'O) and 85 Km from Altamira (3°50'S, 52°40'W); 22, Gurupá, Pará; 23, Cametá, upon river Tocantins, Pará; 24, Capim, Pará; 25, Urucurituba, river Tapajós, Pará; 26, Miritituba, Maranhão; 27, Paraguassú, Bahia; 28, river Doce, Espírito Santo; 29, Piquete, Sao Paulo; 30, Cachoeira da Bananeira, upper river Madeira, Rondonia; PERU: 32, Moyabamba, San Martín; 31, Puca Tambo, about 80 km from Chachapoyas, San Martín; 33, Balta (10°08'S, 71°13'O); 34, Cocha Cashu 11°54'S, 71°22'O and Pakitza (11°57'S, 71°17'O). BOLIVIA: 35, area of river Nareuda; 36, Remanzo, Beni; 37, 5 Km SE from Coimbra, Brasil; 38, Tumupasa, Beni; 39, river Mamoré, 5 Km NO from the mouth of river Grande, Beni; 40, 15 km north of Santa Rosa, Beni; 41, Abapó, Beni; 42, river Parapeti, Beni; 43, Guaripembí, Beni. ARGENTINA: 44, Iguazú, Misiones; 45, El Dorado, Misiones; 46, San Pedro, Misiones; 47, Montecarlo, Misiones; 48, Guaraní, Misiones; 49, Candelaria, Misiones. Data from: ¹Voss and Emmons (1996); ²Cabrera (1961) and Wilson and Reeder (1993); ³Anderson (1997); ⁴Chebez (1996).

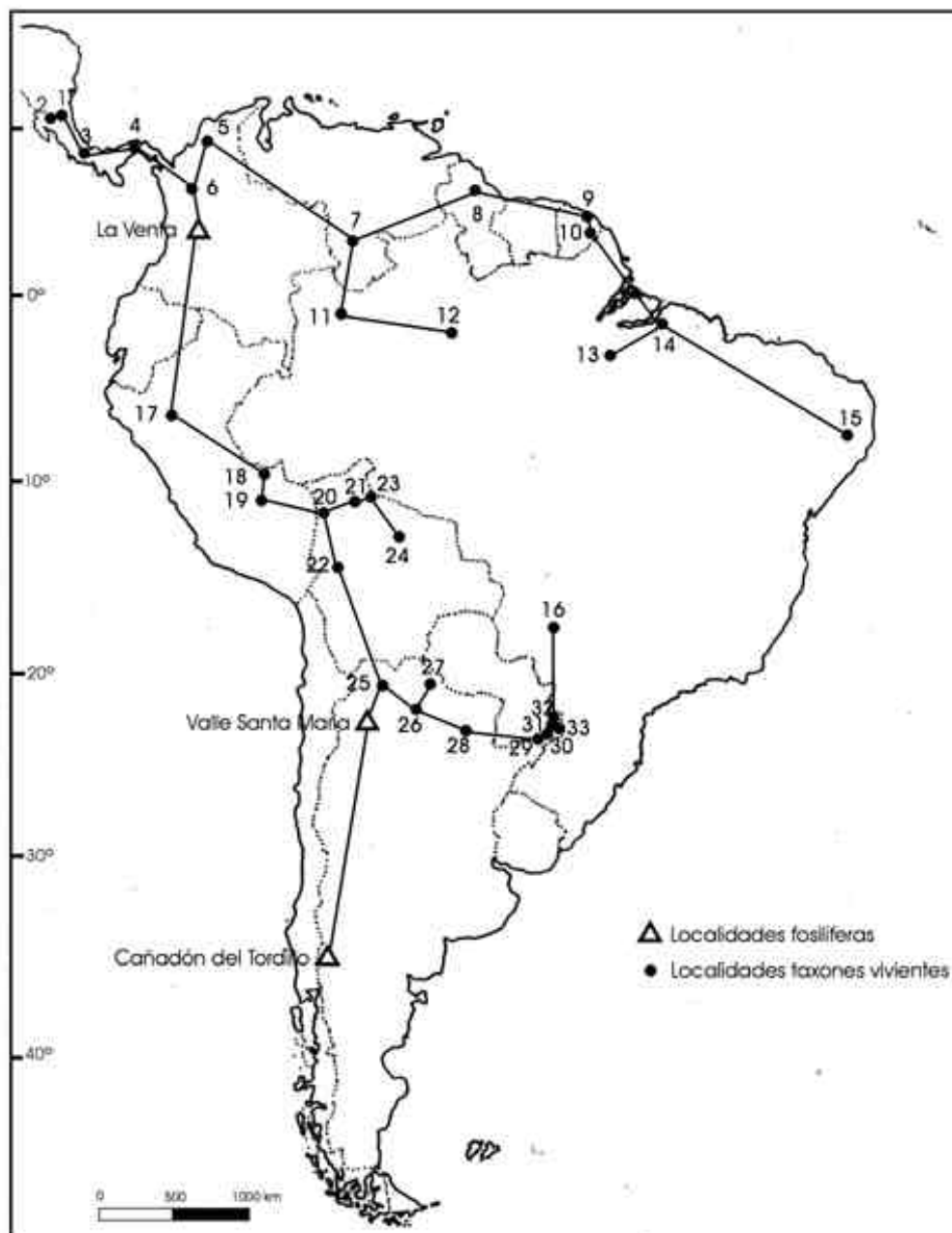


Figura 6. Trazo individual de los *Vermilingua*. COSTA RICA: 1, La Selva Biological Station ($10^{\circ}26'N$, $83^{\circ}59'O$); 2, Orosí, Cartago². PANAMÁ: 3, Boquerón, Chiriquí²; 4, Barro Colorado Island y zonas aledañas ($9^{\circ}09'N$, $79^{\circ}51'O$)¹. COLOMBIA: 5, Bonda, Magdalena²; 6, Puerto Valdivia, Antioquía². VENEZUELA: 7, río Cunucunuma-Belén ($3^{\circ}39'N$, $65^{\circ}46'O$)¹. GUYANA: 8, Kartabo y zonas aledañas ($6^{\circ}23'N$, $58^{\circ}41'O$)¹. GUYANA FRANCESA: 9, Paracou²; 10, Lower Arataye (Les Nouragues, $4^{\circ}05'N$, $52^{\circ}40'O$ y Saut Pararé ($4^{\circ}02'N$, $52^{\circ}42'O$)¹. BRASIL: 11, Sao Gabriel da Cachoeira²; 12, Minimal Critical Size of Ecosystems reserves (ca $2^{\circ}30'S$, $60^{\circ}O$), Amazonas ($2^{\circ}30'S$, $60^{\circ}O$)¹; 13, Lower Rio Xingu-52 Km SSO Altamira ($3^{\circ}39'S$, $52^{\circ}22'O$) y 85 Km de Altamira ($3^{\circ}50'S$, $52^{\circ}40'O$)¹; 14, Val de Coes³; 15, Pernambuco, Pernambuco²; 16, Chapada, Mato Grosso². PERÚ: 17, Yurac Yacu, San Martí²; 18, Balta ($10^{\circ}08'S$, $71^{\circ}13'O$); 19, Cocha Cashu ($11^{\circ}54'S$, $71^{\circ}22'O$) y Pakitza ($11^{\circ}57'S$, $71^{\circ}17'O$)¹. BOLIVIA: 20, Mojos; La Paz; 21, Victoria, Pando⁴; 22, entre Suapi y Mururata Espíritu, Beni⁴; 23, Guayaramerin, Beni⁴; 24, Ibiato, Beni⁴. ARGENTINA: 25, Los Reyes, Jujuy⁵; 26, El Quebrachal, Salta⁵; 27, La Florencia, Formosa⁵; 28, Saenz Peña, Chaco⁵; 29, Candelaria, Misiones⁵; 30, San Ignacio, Pastoreo Chico, Misiones⁵; 31, El Dorado, El Dorado, Misiones⁵; 32, Parque Iguazú, Ruta 101, Misiones⁵; 33, San Pedro, Misiones⁶. Datos tomados de: ¹Voss y Emmons (1996); ²Cabrera (1961) y Wilson y Reeder (1993); ³Voss *et al.* (2000); ⁴Anderson (1997); ⁵Observación personal (ver apéndice 1); ⁶Chevez (1996). / Individual track of *Vermilingua*. COSTA RICA: 1, La Selva Biological Station ($10^{\circ}26'N$, $83^{\circ}59'O$); 2, Orosí, Cartago². PANAMÁ: 3, Boquerón, Chiriquí²; 4, Barro Colorado Island and neighbouring zones ($9^{\circ}09'N$, $79^{\circ}51'O$)¹. COLOMBIA: 5, Bonda, Magdalena²; 6, Puerto Valdivia, Antioquía². VENEZUELA: 7, Río Cunucunuma-Belén ($3^{\circ}39'N$, $65^{\circ}46'O$)¹. GUYANA: 8, Kartabo and neighbouring zones ($6^{\circ}23'N$, $58^{\circ}41'O$)¹. FRENCH GUIANA: 9, Paracou²; 10, Lower Arataye (Les Nouragues, $4^{\circ}05'N$, $52^{\circ}40'O$ and Saut Pararé ($4^{\circ}02'N$, $52^{\circ}42'O$)¹. BRAZIL: 11, Sao Gabriel da Cachoeira²; 12, Minimal Critical Size of Ecosystems reserves (ca $2^{\circ}30'S$, $60^{\circ}O$), Amazonas ($2^{\circ}30'S$, $60^{\circ}O$)¹; 13, Lower river Xingu-52 Km SSO from Altamira ($3^{\circ}39'S$, $52^{\circ}22'O$) and 85 Km from Altamira ($3^{\circ}50'S$, $52^{\circ}40'O$)¹; 14, Val de Coes³; 15, Pernambuco, Pernambuco²; 16, Chapada, Mato Grosso². PERU: 17, Yurac Yacu, San Martí²; 18, Balta ($10^{\circ}08'S$, $71^{\circ}13'O$); 19, Cocha Cashu ($11^{\circ}54'S$, $71^{\circ}22'O$) and Pakitza ($11^{\circ}57'S$, $71^{\circ}17'O$)¹. BOLIVIA: 20, Mojos; La Paz; 21, Victoria, Pando⁴; 22, between Suapi

do. Por otra parte, algunos taxones compartidos entre La Venta y las faunas del Mioceno de la Argentina podrían indicar también probables eventos de dispersión. Los fósiles más antiguos de los *Steiromyinae*, representados desde el Oligoceno tardío, indican que el origen de este clado y el de su grupo hermano, *Erethizontinae*, se habría producido al menos durante este momento. Coincidentemente, el evento cladogenético conducente a la diferenciación de los ceboideos y ateloideos habría ocurrido al menos en el Deseadense (Horovitz, 1999). Esto indica que durante el Oligoceno tardío las dos biotas ancestrales aquí reconocidas ya estaban diferenciadas.

La filogenia propuesta para los *Erethizontidae* indica que *Neosteiromys*, el puercoespín gigante del Mioceno tardío del noroeste argentino, se habría diferenciado muy tempranamente del clado de puercoespines patagónicos. Consecuentemente, *Neosteiromys* parece ser el sobreviviente de un linaje más antiguo del cual no se conocen registros previos. *Neosteiromys* pudo haberse diferenciado en latitudes más australes y migrado hacia latitudes más bajas, o incluso pudo haberse diferenciado muy tempranamente en las latitudes intertropicales más bajas y migrado hacia latitudes mayores del norte de la Argentina. El vermilinguo *Palaeomyrmidon* (*Cyclopidae*) podría ser el superviviente de un evento de dispersión hacia latitudes mayores. Es interesante advertir que con respecto a los osos hormigueros y al puercoespín *Neosteiromys* del valle de Santa María, Pascual y Odreman Rivas (1973: 312) señalaron que "...muy probablemente estos valles occidentales representaron una vía de poblamiento que permitió el desplazamiento hacia el sur de formas tropicales...", lo cual estaría de acuerdo con la última de estas hipótesis.

En síntesis, los componentes del trazo generalizado I indican una biota ancestral muy antigua (originada al menos en el Deseadense), y ampliamente distribuida en el pasado desde el sur de la Patagonia hasta el noroeste de América del Sur, aunque algunos de sus componentes descendientes pudieron haber participado de fenómenos de dispersión dentro del rango ancestral de distribución. Los componentes del Trazo I indican, además, que el sur y centro de la Patagonia actuaron como áreas de diferenciación marginal, que poco tuvieron que ver con las radiaciones modernas de los taxones aquí considerados. El Trazo II representa una biota ancestral que excluye el sur y centro, y probablemente el norte de la Patagonia, y sus registros más antiguos provienen del Mioceno medio de La Venta, cuyos elementos más australes podrían estar representados en el Mioceno

tardío de los sedimentos "mesopotamienses". Por lo tanto, los componentes de este trazo descienden de una biota ancestral que tuvo una distribución esencialmente intertropical. El *Pitheciinae* del norte de Patagonia podría representar, dentro de este trazo, un evento de dispersión hacia latitudes más bajas. La ausencia de puercoespines durante el Chasiense, Huayqueriense, Plioceno y Pleistoceno de la región pampeana apoyaría la distribución esencialmente intertropical de la biota ancestral del trazo II, la cual no se habría extendido hacia latitudes más australes que la del "Mesopotamiense".

Cabe destacar que *Neosteiromys* y *Paradoxomys cancrivorus* (el registro más austral de los *Erethizontinae*) pertenecen a clados diferentes, tempranamente diferenciados durante la historia evolutiva de la familia, y representan descendientes de biotas ancestrales diferentes. En tal sentido, las afinidades filogenéticas y distribución geográfica y temporal de *Neosteiromys* y *P. cancrivorus* indican una diferenciación geográfica entre el noroeste y noreste de la Argentina, al menos desde el Mioceno tardío (Pascual *et al.*, 1996). El mar "Paranaense" (Mioceno medio) pudo haber actuado de barrera en las bajas latitudes de Argentina, evitando la interacción entre *Erethizontinae* y *Steiromyinae*. Cabe destacar que si se comprobara que una barrera marina o de aguas salobres desarrollada durante el Mioceno medio separó la región andina del norte de América del Sur, de los cratones guayánico y brasílico del centro y sureste de esta región (Räsänen *et al.*, 1995; Webb, 1995), la mayoría de los componentes sudamericanos del trazo II habrían evolucionado principalmente al este de dicha barrera. En tal caso, los puercoespines de Uquía y Tarija serían los descendientes de posteriores eventos de dispersión.

La radiación de los primeros representantes de los taxones de puercoespines vivientes parece ser más antigua que lo que surge de las dataciones de sus sedimentos portadores. Si consideramos que la edad de los fósiles más antiguos indica la edad mínima de los eventos cladogenéticos basales, las biotas representadas por los trazos I y II se habrían diferenciado muy tempranamente, por lo menos durante el Oligoceno tardío.

Como resultado de este análisis se han generado algunas preguntas, que creemos podrían estimular estudios futuros:

1. ¿Pudieron los eventos transgresivos y el vulcanismo promover fenómenos de vicarianza en las faunas de primates y roedores de la Patagonia durante el Terciario medio?
2. ¿Los puercoespines del Mioceno tardío de Argentina podrían representar los descendientes de

and Mururata Espíritu, Beni²; 23, Guayamerin, Beni²; 24, Ibiato, Beni². ARGENTINA: 25, Los Reyes, Jujuy²; 26, El Quebrachal, Salta²; 27, La Florencia, Formosa²; 28, Saenz Peña, Chaco²; 29, Candelaria, Misiones²; 30, San Ignacio, Pastoreo Chico, Misiones²; 31, El Dorado, El Dorado, Misiones²; 32, Parque Iguazú, Ruta 101, Misiones²; 33, San Pedro, Misiones². Data from: ¹Voss and Emmons (1996); ²Cabrera (1961) and Wilson and Reeder (1993); ³Voss *et al.* (2000); ⁴Anderson (1997); ⁵Personal observation (see Appendix 1); ⁶Chevez (1996).

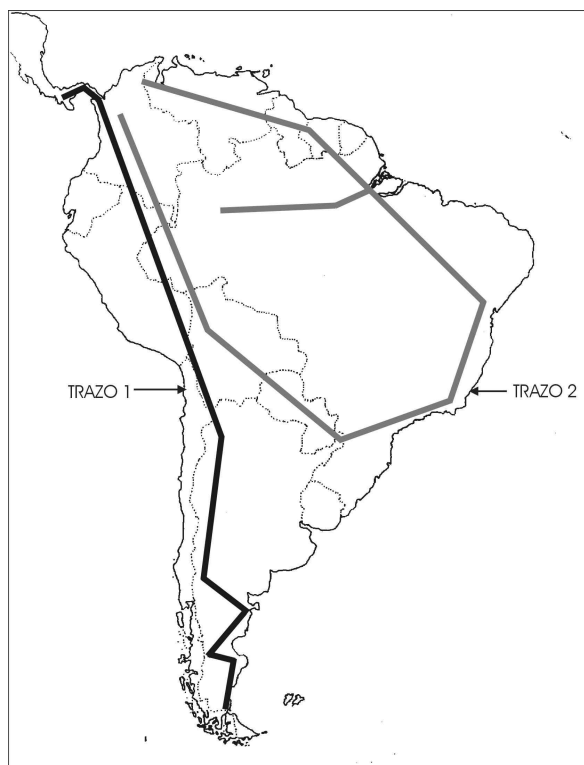


Figura 7. Trazos generalizados. / Generalized tracks.

eventos de dispersión desde latitudes intertropicales más bajas?

3. ¿La ausencia de eretizóntidos durante Chasi-quense y Huayqueriense, Plioceno y Pleistoceno de la región Pampeana indicaría que los descendientes de la biota ancestral representada por el Trazo II no pudieron adaptarse a las condiciones climáticas reinantes durante estos tiempos en las latitudes medias de Argentina?

4. ¿La ausencia de primates en el “Mesopotamien-se” indica un error de registro, su previa extinción en el área, o su incapacidad ecofisiológica para adaptarse a las condiciones climáticas y ambientales que caracterizaron esta región durante el Mioceno tardío?

Agradecimientos

Agradecemos a M.G. Vucetich la lectura crítica del manuscrito. C. Cartelle, J. Ferigollo, A. M. Ribeiro y E. Moraes do Santos permitieron el acceso a los materiales bajo su cuidado. A. Carlini, G. Scillato-Yané, y E. Tonni brindaron información sobre varios taxones de mamíferos fósiles. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica de Argentina por el soporte financiero.

Bibliografía

Alberico, M., Rojas-Días, V. y Moreno, J. G. 1999. Aporte sobre la taxonomía y distribución de los puercoespines (Rodentia: Erethizontidae) en Colombia. *Revista de la Academia colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, suplemento especial* 23: 596-612.



Figura 8. Mapa de la Patagonia argentina con indicación de las localidades fosilíferas portadoras de eretizóntidos y primates, y las áreas afectadas por las transgresiones marinas centropatagónicas durante el Terciario Medio, según Bellosi (1995). / Map of Argentine Patagonia indicating fossil localities bearing erethizontids and primates, and areas affected by central-patagonic marine transgressions during middle Tertiary, according to Bellosi (1995).

- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles colectados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1-26.
- Ameghino, F. 1902. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Colpodon*. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 17: 71-138.
- Anderson, S. 1997. Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 231: 1-652.
- Bellosi, E. 1995. Paleogeografía y cambios ambientales de la Patagonia Central durante el Terciario medio. *Boletín de Informaciones Petroleras (BIP)* 44: 50-83.
- Cabrera, A. 1961. Catálogo de mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, "Bernardino Rivadavia" (Ciencias Zoológicas)* 4: 1-732.
- Candela, A.M. 1999. The evolution of the molar pattern of the Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) and the validity of *Parasteiromys* Ameghino, 1904. *Palaeovertebrata* 28: 53-73.
- Candela, A.M. 2000. [Los Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) fósiles de Argentina. Sistemática e historia evolutiva y biogeografía. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, 352 p. Inédita.]
- Candela, A.M. 2001. First cladistic analysis of the extinct and living porcupines (Rodentia, Erethizontidae). *Abstracts Sixth International Congress of Vertebrate Morphology* (Jena, Germany). *Journal of Morphology* 248: 213.
- Candela, A.M. y Reguero, M. 1999. El primer registro de un puer-

- coespín (Rodentia, Hystricognathi, Erethizontidae) en la Formación Uquía, Provincia de Jujuy, Argentina. *Congreso Internacional Evolución Neotropical del Cenozoico*, Bolivia, (Mayo 1999). *Resúmenes*: 14.
- Candela, A.M. y Vucetich, M.G. 2002. *Hypsoseiomys* (Rodentia, Hystricognathi) from the early Miocene of Patagonia (Argentina), the only Erethizontidae with a tendency to hypsodonty. *Geobios* 35: 153-161.
- Cartelle, C. y Hartwig, W. C. 1996. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93: 6405-6409.
- Chébez, J.C. 1996. Fauna misionera. *Catálogo sistemático y zoogeográfico de los Vertebrados de la provincia de Misiones (Argentina)*. L.O.L.A., Buenos Aires, 318 p.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M. M., Bond, M., Carlini, A. A., Casciotta, J., Cozzuol, M., 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 Mio-neógeno Argentino*. Serie Correlación Geológica 14. pp. 191-237.
- Cox, C.B. y Moore, P.D. 1993. *Biogeography: An ecological and evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 298 p.
- Craw, R.C., Grehan, J.R. y Heads, M. J. 1999. *Panbiogeography, tracking the History of life*. Oxford University Press, 229 p.
- Crisci, J.V. y Morrone J.J. 1992. A comparison of biogeographic models: A response to Bastow Wilson. *Global Ecology and Biogeography Letters* 2: 174-176.
- Croizat, L., Nelson, G. y Rosen, D. E. 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology* 31: 291-304.
- Díaz, M., 1999. [Mamíferos de la provincia de Jujuy: sistemática, distribución y ecología. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán. Inédita].
- Emmons, L.H. 1997. *Neotropical rainforest mammals. A field guide*. The University of Chicago Press, Chicago, 307 p.
- Fleagle, J.G., Kay, R.F. y Anthony, M. R. L. 1997. Fossil New World monkeys. En: R. F. Kay, R. H., Madden, R. L. Cifelli, y J. J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics, the Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp. 473-495.
- Flynn, L.J. y Swisher, C. 1995. Cenozoic South American land mammal ages: correlation to global geochronologies. En: W. A. Berggren, D. V. Kent, M. P. Aubry, y J. Hardenbol, (eds.), *Geochronology, Time Scales, and Global Stratigraphic Correlation*, Special Publ., Tulsa, Society for Sedimentary Geology. 54: 317-333.
- Gaudin, T. J. 1995. The ear region of Edentates and phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 672-705.
- George, W. 1993. Appendix: The history of the problem. En: W. George y R. Lavocat (eds.), *The Africa-South America connection*, Clarendon Press, Oxford, pp. 151-161.
- Goin, F. J. 1997. New clues for understanding neogene Marsupial radiations. En: R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp. 187-206.
- Gonzalez, E. M. y Saragueli, A. 1996. Ampliación de la geonemia de algunas especies de mamíferos (Didelphimorphia, Rodentia y Carnivora) del Uruguay. *CIPE CLAES Congreso Nacional sobre Áreas Protegidas. Contribuciones en Biología (Uruguay)* 16: 1-16.
- Hartwig, C. W. y Cartelle C. 1996. A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. *Nature* 381: 301-311.
- Hershkovitz, P. 1958. A geographic classification of Neotropical mammals. *Fieldiana (Zoology)* 36: 581-620.
- Hirschfeld, S. E. 1976. A new fossil anteater (Edentata, Mammalia) from Colombia. S. A. and evolution of the Vermilingua. *Journal of Paleontology* 50: 419-432.
- Hoffstetter, R. 1963. La faune pléistocène de Tarija (Bolivie). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris* 35: 194-203.
- Horovitz, I. A. 1999. Phylogenetic study of living and fossil Platyrrhines. *American Museum Novitates* 3269: 1-40.
- Humphries, C. J. 1992. Cladistics biogeography. En: P. L. Forey (ed.), *Cladistics: A practical course in Systematics*. Oxford University Press, pp. 137-159.
- Kay, R. F. y Frailey, C.D. 1993. Large fossil platyrrhines from the Río Acre local fauna, late Miocene, western Amazonia. *Journal of Human Evolution* 25: 319-327.
- Kay, R. F. y Madden, R. H. 1997. Paleogeography and paleoecology. En: R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, Smithsonian Institution Press, pp. 520-550.
- Kay, R. F. y Meldrum, J. 1997. A new small platyrrhine and the phylogenetic position of Callitrichinae. En: R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, Smithsonian Institution Press, pp. 435-458.
- Kay, R. F., Johanson, D. y Meldrum, J. 1998. A new Pitheciin primate from the Miocene of Argentina. *American Journal of Primatology* 45: 317-336.
- Kramarz, A. G. 1998. Un nuevo Dasyproctidae (Rodentia, Caviomorpha) del Mioceno temprano de Patagonia. *Ameghiniana* 35: 181-192.
- Kramarz, A. G. 2001. [La fauna de roedores de la Formación Pinturas, Mioceno Medio - Inferior de la provincia de Santa Cruz. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, 183 p. Inédita.]
- Lund, P. M. 1839. Coup d'œil sur les espèces éteintes de mammifères du Brésil, extrait de quelques mémoires presents à l'Académie Royal des Sciences de Copenhague. *Annales des Sciences Naturelles* 11: 214-234.
- Massoia, E. y Vaccaro, O. B. 1991. El estado sistemático de los géneros *Sphiggurus* F. Cuvier, 1825 y *Coendou* Lacepede, 1799 (Mammalia, Rodentia, Histricomorpha, Erethizontidae). *Boletín Científico de la Asociación para la Protección de la Naturaleza (APRONA)* 19: 47-52.
- Moojen, J. 1952. *Os roedores do Brasil*. Ministerio de Educacao e Saúde, Instituto Nacional do Livro, Brazil, 214 p.
- Moraes dos Santos, H. M., 1994. [Descrição do sincrânio de *Coendou prehensilis* (Erethizontidae) e comparação com *Proechimys guyannensis* guyannensis (Echimyidae) (Rodentia, Caviomorpha). Curso de pos-graduação em Biociências-Maestrado em Zoologia em convênio com a Fundação Zoobotânica do Rio Grande Do Sul. Porto Alegre, Brasil, 110 p. Inédito].
- Morrone, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 42: 438-441.
- Morrone, J. J. 2001a. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa, 3, Zaragoza, 144 p.
- Morrone, J. J. 2001b. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7: 297-300.
- Morrone, J. J. y Crisci, J. V. 1990. Panbiogeografía: fundamentos y métodos. *Evolución Biológica (Bogotá)* 4: 119-140.
- Morrone, J.J. y Crisci J.V. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373-401.
- Ortiz Jaureguizar, E. 1997. Análisis cladístico, paleoecología y extinción de la subfamilia Pichipilinae (Marsupialia, Caenolestidae). *Estudios Geológicos* 53: 55-67.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, E.O. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. *Actas del 5º Congreso Geológico Argentino* 3: 293-338.

- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Munchner Geowiss. Abhandlungen* 30: 265-319.
- Patterson, B. 1958. A new genus of erethizontid rodents from the Colhuehuapian of Patagonia. *Breviora* 92: 1-4.
- Platnick, N. y Nelson, G. 1988. Spanning-tree biogeography: shortcut, detour or dead-end? *Systematic Zoology*, 37: 410-419.
- Räsänen, M.E., Linna A. M., Santos J.C.R. y Negri, F.R. 1995. Late Miocene Tidal Deposits in the Amazonian Foreland Basin. *Science* 269: 386-390.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 12-24.
- Scillato-Yané, G. J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *Actas del 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 155-151.
- Scillato-Yané, G. J. y Carlini, A. A. 1998. Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno Medio) de Argentina. *Studia Geologica Salamanticensis* 34: 43-67.
- Tonni, E. P y Cione, A. L. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European Vertebrate-Bearing units. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 40: 167-173.
- Ubilla, M. 1994. *Coendou cf. magnus* (Rodentia, Erethizontidae) en el Pleistoceno superior (Fm. Sopas) de Uruguay. 6º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Resúmenes: 45.
- Voss, R. S. y Angermann, R. 1997. Revisionary notes on Neotropical porcupines (Rodentia: Erethizontidae). 1. Type Material described by Olfers (1818) and Kuhl (1820) in the Berlin Zoological Museum. *American Museum Novitates* 3214: 1-44.
- Voss, R. S. y Emmons, L. H. 1996. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: A preliminary assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 230: 1-115.
- Voss, R. S., Lunde, D. P. y Simmons, N. B. 2000. The mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical lowland rainforest fauna Part 2. Nonvolant species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 263: 1-263.
- Vucetich, M. G. 1984. Los roedores de la Edad Friasense (Mioceno medio) de Patagonia. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)* 8. *Paleontología* 50: 47-126. La Plata.
- Vucetich, M. G. y Candela, A. M. 2001. *Paradoxomys cancrivorus* Ameghino, 1885 (Rodentia, Hystricognathi, Erethizontidae): The first porcupine from the "Mesopotamian" (Late Miocene). *Ameghiniana* 38: 147-150.
- Vucetich, M. G., Mazzoni, M. M. y Pardiñas, U. J. 1993. Los roedores de la Formación Collón Cura (Mioceno Medio), y la Ignimbrita Pilcaniyeu. Cañadón del Tordillo, Neuquén. *Ameghiniana* 30: 361-381.
- Vucetich, M.G., Verzi, D.H. y Hartenberger, J.L. 1999. Review and analysis of the radiation of the South American Hystricognathi (Mammalia, Rodentia). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 392: 763-769.
- Walton, A.H. 1997. Rodents. En: R. Kay, R. Madden, L. Cifelli, y J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp.392-409.
- Webb, D. 1985. Late mammals dispersal between the Americas. En: F.G. Stheli y S.D. Webb (eds.), *The Great American Biotic Interchange*, Plenum Press, New York y Londres, pp. 357-386.
- Webb, D. 1995. Biological Implications of the Middle Miocene Amazon seaway. *Science* 269: 361-362.
- Wilson, D. E. y Reeder, D. M. 1993. (eds.) *Mammal species of the World*. Smithsonian Institution, Washington D.C., 1206 pp.
- Wyss, A. E., Flynn, J. J., Norell, M. A., Swisher III, C. C., Charrier R., Novacek M. J. y McKenna, M. C. 1993. South American's earliest rodent and the recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature* 365: 434-437.
- Wood, A. E. y Patterson, B. 1959. The rodents of the Deseadan of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 120: 281-482.

Recibido: 11 de febrero de 2002.

Aceptado: 14 de noviembre de 2002.

Apéndice 1. Lista de materiales examinados y sus localidades de procedencia. / List of surveyed materials and their localities of provenance.

Coendou prehensilis (Linnaeus): MPEG 4647, Óbidos, Pará; MPEG 4741, Taperinha-Santarém, Pará; MPEG 4742, Taperinha-Santarém, Pará; MPEG 12494, Capitariguará-Tucuruí, Pará; MPEG 12495, Capitariguará-Tucuruí, Pará; MZUSP 3115, Pirarora, Minas Gerais; MZUSP 4273, Cana Brava, Goiás; MZUSP 5040, Silves, Amazonas; MZUSP 5042, Bravo, Pará; MZUSP 6357, Palmeiras, Mato Grosso; MZUSP 6983, Dumbá, Mato Grosso; MZUSP 5731, Manibu, Alagoas; MZUSP 8456, Uruba, Pernambuco; MZUSP 13486, Santo Antônio-río Tocantino, Goiás; MZUSP 21302, Cachoeira do Espelho-río Xingu; MZUSP 21303, Cachoeira do Espelho-río Xingu, Pará; MZUSP 25229, Igarapé Grande, Amazonas; MZUSP 25230, Parque Nacional de Amazônia, Uruá, Km 65, Pará; MZUSP 25232, Barreira-río Tapajós, Pará; MNRJ 34504, Ouro Pacoti, Baturité, Ceará; MNRJ 4923, Anapolis, Goiás; MNRJ 4925, Anapolis, Goiás; MNRJ 4937, Anapolis, Goiás; MNRJ 2667, Ipú, Ceará; MNRJ 2670, río Sao Miguel; MNRJ 2671, Vila Braga, río Tapajoz, Pará; MNRJ 2672, Santo Domingos.

Coendou spinosus (Lichtenstein): MNRJ 1365, Viçosa, Alagoas, Brasil.

Coendou bicolor Tschudi: MNRJ 4916, Currallinho; MNRJ 4915, Currallinho. MNRJ 8240, Pedra Paranca, Paratí, Rio de Janeiro.

Coendou spinosus: MNRJ 8241, Pedra Branca, Paratí, Rio de Janeiro.

Coendou spinosus: MCN 00043, Passo Fundo, Rio Grande do Sul. *Coendou* sp. MCN 592, Tupanciretá Rio Grande do Sul; MCN 196, Sao Sepé, Rio Grande do Sul; MCN 2586, Sapucararia do Sur, Rio Grande do Sul.

Coendou sp. MCN 377, Km 15 entrada Canela a Sao Francisco, Rio Grande do Sul. *Coendou* sp. MCN 377, Ami Velho, Bajos Jesus, Rio Grande do Sul; MCN 335, Barrucnos, Sao Borjas, Rio Grande do Sul; Brasil MACN 50.275, MACN 50 276, MACN 50. 277, MACN 50.278, Santa Cruz, Provincia Ichilo, Buena Vista, Bolivia; MACN 17919, San Ignacio, Teyú cuaré, Misiones; MACN 14.159, Departamento de Concepción Mártires, Misiones, MACN 40203, San Ignacio, Teyú cuaré, Misiones.

Myrmecophaga: MACN 33.220, San Ignacio Pastoreo Chico, Misiones; MACN 36.684, El Quebrachal, Salta; MACN 49.405, río Uruguay 30 km pto. Bemberg, Misiones; MACN 50105, Santa Cruz, Buena Vista, Ichilo, Bolivia.

Tamandua: MACN 31.168, Concepción, Ecuador; MACN 33.255, Reyes, Jujuy; MACN 236.179, Agua Linda, Salta; MACN 36.271, Campamento, Salta; MACN 36. 491, Dragones, Salta; MACN 36.682, Aguaray, Salta; MACN 4522, Departamento Cesado, Paraguay; MACN 47 117, La Florencia, Formosa; MACN 50.149, Departamento Orón, río Santa María, Salta; MACN 14896, Saenz Peña, Chaco; MACN 20459, Parque Iguazú, Ruta 101, Misiones; MACN 20460, El Dorado, Misiones.

Cyclopes: MACN 32.141, Val de Coes, Belén, Brasil; MACN 50115, Buena Vista, Santa Cruz, Bolivia.