

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**OS ROEDORES CAVIOMORPHA (MAMMALIA, RODENTIA,
HYSTRICOGNATHI) DO PLEISTOCENO DO RIO GRANDE DO SUL,
BRASIL**

LEONARDO RODRIGO KERBER TUMELEIRO

ORIENTADORA: Prof^a Dra. Ana Maria Ribeiro

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**OS ROEDORES CAVIOMORPHA (MAMMALIA, RODENTIA,
HYSTRICOGNATHI) DO PLEISTOCENO DO RIO GRANDE DO SUL,
BRASIL**

LEONARDO RODRIGO KERBER TUMELEIRO

ORIENTADORA: Prof^a Dra. Ana Maria Ribeiro

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dra. Patrícia Hadler Rodrigues – Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil.

Prof. Dr. Francisco Ricardo Negri – Universidade Federal do Acre, Brasil

Prof. Dr. Martín Ubilla – Facultad de Ciencias, Universidad de la Republica, Uruguay

Dissertação de Mestrado apresentada
como requisito parcial para a obtenção do
título de Mestre em Geociências.

Tumeleiro, Leonardo Rodrigo Kerber
Os roedores Caviomorpha (Mammalia, Rodentia, Hystricognathi) do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. / Leonardo Rodrigo Kerber Tumeleiro. - Porto Alegre: IGEO/UFRGS, 2011.
[196 f.] il.

Dissertação (Mestrado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2011.

Orientação: Profª Dra. Ana Maria Ribeiro

1. Paleozoogeografia. 2. Paleoambientes. 3. Roedores.
4. Caviomorpha. 5. Pleistoceno. 6. Rio Grande do Sul. I. Título.

Catalogação na Publicação
Biblioteca Geociências - UFRGS
Renata Cristina Grun CRB 10/1113

“[...] La Paleontología no es, como piensan algunas personas, una ciencia restringida meramente a la tarea de catalogar, ordenar y describir los restos orgánicos conservados en los terrenos que forman la corteza terrestre, ni a la simple restauración de las características de los animales o plantas a que esos restos pertenecieron. Su campo de acción comprende dos derivaciones extraordinariamente más importantes y filosóficas, una relacionada con la historia de la vida y la otra con la historia de la Tierra [...] la paleontología no es, pues, una ciencia simplemente estática; es también, y sobre todo, una ciencia cinematográfica y dinámica [...]” Lucas Kraglievich, 1940, pg. 156).

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PPGEO UFRGS); e à Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZBRS), pela infraestrutura disponibilizada.

Ao CNPq por ter financiado este trabalho através da bolsa de mestrado e projetos Universal 474485/2008-0 e PROSUL 490299/2008-3.

Aos curadores e pesquisadores das coleções pelo acesso aos materiais sob sua supervisão: José Solovy (MHD), Márcia Jardim e Daniela Sanfelice (MCN/FZBRS), Maria Guiomar Vucetich, Cecília Deschamps, Itatí Olivares e Diego Verzi (MLP).

À minha orientadora Dra. Ana Maria Ribeiro, pela oportunidade de estudar sob sua supervisão e pelas responsabilidades assumidas.

Aos meus familiares, especialmente minha mãe, por todos os incentivos.

À Marilia Maldonado Vieira pelo companheirismo, apoio, compreensão e sinceridade durante os últimos anos em todos os momentos.

Aos professores do PPGEO UFRGS, especialmente ao Dr. Cesar L. Schultz.

Ao amigo profº. Dr. Édison V. Oliveira, pelos ensinamentos e pelo incentivo ao ingresso no curso de pós-graduação.

Aos professores do Curso de Ciências Biológicas da PUCRS/Uruguiana, principalmente Enrique Querol, Édison V. Oliveira e Joceléia Koenneman; colegas da turma 2008/2, e aos amigos Débora Braga, Eduardo Castillo, Mariane Teixeira, Maurício Ávila, e Roberto Vieira da Silva, pela força e incentivo.

Ao profº Dr. Jorge Ferigolo por ter compartilhado sua experiência.

Aos colegas da Seção de Paleontologia da FZBRS: Annie Schmaltz Hsiou, Elizete C. Holanda, David da Silva, Marco Aurélio Gallo de França, Patrícia Braunn, Paulo Victor de Oliveira, Rodrigo Carrilho, Ricardo Bertoni, Sabrina Negrão e Vanessa G. Pitana.

Aos colegas pesquisadores do Projeto PROSUL: Aldo R. Prieto, Andrés Rinderknecht, Ana Maria Ribeiro, Andrea Corona, Andréia C. P. Evalt, Átila Augusto Stock da Rosa, Brenda Ferrero, César Goso, Daniel Perea, Esteban Soibelzon, Jorge I. Noriega, Leopoldo Soibelzon, Martín Ubilla, Soraia Bauermann, Vanessa G. Pitana, e “Seu Sérgio” o “piloto oficial” das expedições; por terem compartilhado a experiência e o conhecimento durante os trabalhos de campo realizados no oeste do Rio Grande do Sul, Uruguai e Argentina.

Aos colegas de mestrado da turma 2009/1.

Ao profº Dr. Átila Augusto Stock da Rosa, pelos ensinamentos sobre geologia.

Aos Drs. Álvaro Mones, Cecília Deschamps, Diego Verzi e Maria E. Pérez, pelas bibliografias disponibilizadas.

Ao colega Renato P. Lopes pelas fotografias do Balneário Hermenegildo.

Aos colegas Renato P. Lopes e Jamil Pereira pela oportunidade do estudo em conjunto do material de Dolichotinae e *Lagostomus*.

Aos colegas Annie S. Hsiou, David da Silva, Elizete Holanda e Marcel B. Santos que contribuíram com leitura crítica dos textos aqui apresentados.

À Maria Guiomar Vucetich e Cecília Deschamps pelas discussões sobre roedores em La Plata.

Ao Sr. Ricardo Duarte e a Sra. Nilza Dornelles (Cabanha Touro Passo) pelas recepções durante os trabalhos de campo no Arroio Touro Passo, sem as quais o trabalho seria duplamente dificultoso.

A Leopoldo Soibelzon e família por me receber em sua casa em La Plata.

À Dra. Maria E. Pérez pelas informações não publicadas sobre a homologia das cristas mandibulares de Cavioidea.

Ao Sr. Luiz Rota, que nos cedeu o material de *Myocastor* e *Hydrochoerus* do Balneário Hermenegildo.

Finalmente, aos revisores dos periódicos: C. Deschamps, A. Rinderknecht, M. G. Vucetich e M. M. Ballesteros pelos seus comentários que enriqueceram os manuscritos.

RESUMO

Os roedores Hystricognathi da América do Sul formam um grupo monofilético, os Caviomorpha. Estes roedores provavelmente são derivados de ancestrais africanos e chegaram ao continente sul-americano em algum momento do Eoceno. Devido ao longo período de isolamento geográfico, os caviomorfos atingiram uma grande diversidade fenotípica e ecológica, com mais de 160 gêneros fósseis e viventes. Neste trabalho, é revisado o conhecimento sobre o registro fóssil deste grupo no Pleistoceno do Rio Grande do Sul (RS), sul do Brasil; descrito novo material e discutido suas implicações paleoambientais e paleobiogeográficas. Desta forma, os principais resultados são: 1 – Reporta-se pela primeira vez a ocorrência de *Galea* e *Lagostomus* cf. *L. maximus* no Pleistoceno final do sul do Brasil, sendo que este último táxon representa o primeiro registro de um Chinchillidae no Brasil. 2 – Descreve-se materiais de *Hydrochoerus hydrochaeris*; 3 – Reporta-se novos materiais de Dolichotinae e *Myocastor* de depósitos continentais, confirmando sua presença durante o Pleistoceno final desta região; 4 – Os caviomorfos pleistocênicos do RS apresentam afinidade paleobiogeográfica mais acentuada com a paleofauna do Uruguai; 5 – Os indicativos paleoambientais dos caviomorfos suportam modelos previamente hipotetizados de áreas abertas durante o Pleistoceno final, substituídas por vegetação florestal durante o Holoceno. 6 – Durante a transição Pleistoceno final/Holoceno, observa-se a extinção regional de táxons com afinidade às áreas abertas, como *Microcavia*, *Galea*, Dolichotinae e *Lagostomus*, substituídos por uma predominância de táxons de afinidade florestal durante o Holoceno.

Palavras-Chave: Roedores, Caviomorpha, Caviidae, Hydrochoeridae, Chinchillidae, Myocastorinae, paleoambientes, Pleistoceno final, Rio Grande do Sul

ABSTRACT

The Caviomorpha (Mammalia, Rodentia, Hystricognathi) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil

The Hystricognathi rodents from South America are a monophyletic group, the Caviomorpha. These rodents are probably derived from African ancestors and they arrived in South America during the Eocene. Due to the long period of geographic isolation, the caviomorphs achieved great ecologic and phenotypic diversity, with more than 160 living and fossil genera. In this work, we revised the knowledge on the Pleistocene fossil record of caviomorphs from Rio Grande do Sul State (RS), southern Brazil; described new remains and discussed their paleobiogeographic and paleoenvironmental implications. Thus, the main results are: 1 – We reported, for the first time, the occurrence of *Galea* and *Lagostomus* cf. *L. maximus* in the late Pleistocene of the southern Brazil. The record of *Lagostomus* is the first occurrence of Chinchillidae in Brazil; 2 – We described remains of *Hydrochoerus hydrochaeris*. 3 – We reported new remains of Dolichotinae and *Myocastor* from continental deposits, confirming their presence in the late Pleistocene of this region; 4 – The RS caviomorphs show paleozoogeographic affinities with the late Pleistocene from Uruguay; 5 – The paleoenvironmental indicatives of caviomorphs corroborate the previous interpretations of open areas during the late Pleistocene substituted by forest areas in the Holocene; 6 – During the late Pleistocene/Holocene transition we observed a local extinction of taxa with open areas affinities, as *Microcavia*, *Galea*, Dolichotinae and *Lagostomus*, substituted by a predominance of taxa typical of forested areas during the Holocene.

Key words: Rodents, Caviomorpha, Caviidae, Hydrochoeridae, Chinchillidae, Myocastorinae, paleoenvironments, late Pleistocene, Rio Grande do Sul.

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO DA ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO	10
CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO.....	11
1.1 Rodentia Bowdich, 1821.....	12
1.2 Hystricognathi Tullberg, 1899 e a origem de Caviomorpha Wood & Patterson, <i>in</i> Wood, 1955	14
1.3 Caviomorpha Wood & Patterson <i>in</i> Wood 1955	19
1.4 Família Caviidae Fischer de Waldheim, 1817	21
1.4.1 O gênero <i>Galea</i> Meyen, 1892	22
1.4.2 O gênero <i>Dolichotis</i> Desmarest, 1820.....	24
1.5 Família Hydrochoeridae (Gray, 1825) Gill, 1872	24
1.5.1 O gênero <i>Hydrochoerus</i> Brisson, 1762	27
1.6 Família Chinchillidae Bennett, 1833	29
1.6.1 O gênero <i>Lagostomus</i> Brookes, 1908	30
1.7 Família Echimyidae Gray, 1825 e Subfamília Myocastorinae Ameghino, 1904 ..	30
1.7.1 O gênero <i>Myocastor</i> (Molina, 1782)	34
1.8 O registro fóssil de caviomorfos do Brasil	35
1.9 O atual conhecimento sobre os caviomorfos do Quaternário do Rio Grande do Sul	38
1.10 Objetivos	43
CAPÍTULO 2 – MATERIAL E MÉTODOS	44
2.1 Material, métodos, nomenclatura e abreviaturas.....	45
2.2 Geologia e Paleontologia das localidades de estudo	49
2.2.1 Arroio Touro Passo	50
2.2.2 Rio Ibicuí e Sanga da Cruz.....	57
2.2.3 Planície Costeira	59
2.2.3.1 Depósitos submersos da Plataforma continental	60
2.2.3.2 Arroio Chuí	64
CAPÍTULO 3 – ANÁLISE INTEGRADORA.....	67
3.1 Principais resultados	68
3.2 Discussão.....	70
3.2.1 Diversidade e sistemática.....	70
3.2.2 Afinidades paleozoogeográficas dos caviomorfos do Pleistoceno final do RS.	71
3.2.3 Caviomorfos e os paleoambientes do Pleistoceno final do RS	74

3.2.4 Caviomorfos do Quaternário do RS e a transição Pleistoceno/Holoceno	79
3.3 Conclusões.....	83
CAPÍTULO 4 – REFERÊNCIAS	85
CAPÍTULO 5 – ARTIGOS CIENTÍFICOS	105
Artigo I – Kerber, L.; Ribeiro, A.M. & Oliveira, E.V. The first record of <i>Galea</i> Meyen, 1832 (Rodentia, Hystricognathi, Caviidae) in the late Pleistocene of southern Brazil and its paleobiogeographic implications. <i>Alcheringa</i> , 35 (aceito para publicação)..	106
Artigo II – Kerber, L. & Ribeiro, A.M. Capybaras (Rodentia, Hystricognathi, Hydrochoeridae) from the late Pleistocene of southern Brazil. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen. (artigo aceito para publicação).	125
Artigo III – Kerber, L.; Lopes, R.P.; Vucetich, M.G.; Ribeiro, A.M. & Pereira, J. Chinchillid and Dolichotine rodents (Rodentia, Hystricognathi, Caviomorpha) from the late Pleistocene of southern Brazil. Revista Brasileira de Paleontologia. (Manuscrito em fase de finalização).	151
Material não incluído nos artigos científicos.....	172
ANEXOS.....	183

APRESENTAÇÃO DA ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

A presente dissertação objetiva realizar uma revisão do atual conhecimento sobre roedores caviomorfos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, sul do Brasil; descrever novos materiais e discutir suas implicações paleobiogeográficas e paleoambientais. A dissertação foi elaborada em forma de artigos científicos e sua estrutura está organizada de acordo com as normas vigentes do Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul¹.

No **Capítulo 1 – Introdução**, foi realizada uma revisão da literatura, ainda que de forma breve, sobre sistemática, paleontologia e biogeografia dos táxons aqui estudados. No **Capítulo 2 – Material e Métodos**, são apresentados os métodos empregados, materiais estudados e definição da área de estudo, com comentários sobre paleontologia e geologia das localidades de onde provêm os espécimes. No **Capítulo 3 – Análise integradora**, é apresentado uma suma dos principais resultados dos artigos e uma discussão onde são integrados os dados obtidos e as informações da literatura. Neste tópico, foi estabelecido um panorama geral sobre a sistemática, paleozoogeografia e paleoambientes do Pleistoceno final. No **Capítulo 4 – Referências**, estão as referências bibliografias utilizadas para a elaboração dos capítulos anteriores. No **Capítulo 5 – Artigos Científicos**, estão os manuscritos de dois artigos aceitos para publicação e um manuscrito em fase final de preparação, que será submetido à Revista Brasileira de Paleontologia. Também há um tópico onde são descritos preliminarmente alguns espécimes que não foram incluídos nos artigos uma vez que necessitam de mais comparações com táxons fósseis e viventes. No **Capítulo 6 – Anexos**, estão incluídas as medidas de espécimes comparativos, uma vez que nos manuscritos estão somente as médias, além de um artigo desenvolvido paralelamente ao tema central da dissertação.

¹ Normas para apresentação de dissertações de mestrado na forma de artigos (aprovada em 23 de agosto de 2010). Disponível em http://www.ufrgs.br/ppggeo/normas_dissertacao_forma_artigos.pdf. Acessado em 11 de setembro de 2010.

CAPÍTULO 1 - INTRODUÇÃO

1.1 Rodentia Bowdich, 1821

A Ordem Rodentia é a mais diversificada dentre os mamíferos viventes, com mais de 2.000 espécies (WILSON & REEDER, 2005) que exibem grande variação em tamanho, forma corporal e diversidade ecológica. A diferença de massa corporal entre as formas viventes varia de cerca 6 g (*Micromys* Dehne, 1841 e *Delanymys* Hayman, 1962) até mais de 60 kg (*Hydrochoerus* Brisson, 1762) (HAFNER & HAFNER, 1988), e alguns representantes fósseis do clado, como *Phoberomys* Kraglievich, 1926, *Josephoartigasia* Mones, 2007 e *Chapalmatherium* Ameghino, 1908 atingiram ou ultrapassaram as dimensões de um tapir (KRAGLIEVICH, 1941a; RINDERKNECHT & BLANCO, 2008, HOROVITZ *et al.*, 2006).

A origem de Rodentia é provavelmente laurásica e os táxons mais antigos são do Paleoceno (HARTENBERGER, 1998), todavia, estimativas de análises moleculares têm sugerido que o surgimento do clado é bem mais antigo, tendo ocorrido durante o Cretáceo médio (ver HONEYCUTT *et al.*, 2007 e referências). Rodentia é considerado monofilético, grupo irmão de Lagomorpha e ambos formam o clado Glires (ver HONEYCUTT *et al.*, 2007 e referências). Os roedores compartilham várias sinapomorfias, tal como crânio e porção rostral geralmente alongados com grande diastema, órbitas em comunicação com as fossas temporais, forame infraorbitário bem desenvolvido (em alguns casos), membros locomotores geralmente providos de garras e excepcionalmente de unhas semelhantes a “cascos”, plantígrados ou semiplantígrados. Não apresentam caninos, geralmente apresentam um pré-molar (P4/p4) e três molares (M1-3/m1-3, e os incisivos são bastante especializados (de crescimento contínuo), com esmalte somente na face labial, de modo que o uso frequente desgasta a região lingual, dando aspecto de cinzel à região de contato entre os superiores e inferiores (PAULA COUTO, 1979).

A ampla radiação do clado propiciou a colonização de diversos ambientes, e o desenvolvimento de diversos padrões corporais, modificados de acordo com o estilo de vida. De forma geral, existem roedores cursoriais, bípedes (saltadores), fossoriais, planadores, semiaquáticos, arborícolas e escansoriais (HAFNER & HAFNER, 1988). Segundo KOWALSKI (1981), muitos táxons adaptaram-se a vida subterrânea apresentando corpo em forma cilíndrica e cauda, pavilhão auditivo e olhos reduzidos. As formas semi-aquáticas apresentam membrana interdigital, e em alguns táxons achatamento dorso-ventral ou lateral da cauda. As espécies arborícolas possuem cauda bem desenvolvida, que auxilia no equilíbrio, e alguns

táxons, como os Anomaluridae, apresentam membranas entre os membros utilizadas para planar durante os saltos. Os roedores que habitam ambientes abertos, desérticos ou semidesérticos tendem a apresentar os membros posteriores bem desenvolvidos, com redução e fusão de dígitos e metacarpais, e os anteriores são reduzidos, o que propicia movimentos mais rápidos.

De acordo com KOWALSKI (1981), o amplo sucesso do grupo e ampla distribuição geográfica que desenvolveram, permitiram que surgissem várias tendências evolutivas nos distintos grupos, sendo que as principais são:

1. Desenvolvimento de vários tipos de sistema zigomassetérico.
2. Redução no número de pré-molares, sendo que nunca há mais de dois na série e frequentemente desaparecem todos.
3. Surgimento da hipselodontia²
4. Complexificação das estruturas dentárias por desenvolvimento adicional de cristas ou laços de esmalte; ou alternativamente a simplificação da estrutura dentária devido à hipsodontia.

A fauna de roedores da América do Sul é constituída por quatro grupos distintos, com histórias evolutivas e biogeográficas distintas: 1. os roedores *Hystricognathi* (*Caviomorpha*) chegados durante o Eoceno; 2. os roedores *sciurognatos* *Cricetidae*, que ingressaram durante o Mio-Plioceno vindos da América do Norte; 3. os *sciurognatos* *Sciuridae* e 4. os *sciurognatos* *Heteromyidae*, sendo estes últimos ingressados durante, ou após o Grande Intercâmbio Biótico Americano (GIBA) (REIG, 1981). De acordo com REIG (1984), cerca de 43% das espécies de mamíferos viventes da América do Sul são roedores, que totalizam mais de 450 espécies, entre caviomorfos, cricotídeos e sciurídeos.

Os *Hystricognathi* são roedores que compreendem formas asiáticas, africanas e sul-americanas. Estes últimos formam um grupo monofilético (*Caviomorpha*) e sua distribuição estratigráfica neste continente vai do Eoceno/Oligoceno ao Recente. *Hystricognathi* e *Caviomorpha* são discutidos mais profundamente nos próximos tópicos.

Os *Cricetidae* são roedores cosmopolitas e as formas sul-americanas são representadas pela subfamília *Sigmodontinae*. A origem e antiguidade dos *Sigmodontinae* é um tema intensamente debatido, (para discussões detalhadas sobre o tema ver REIG, 1981; 1984, PARDIÑAS *et al.*, 2002). Estes roedores teriam

² Euhipsodontia segundo a nomenclatura de MONES (1982).

adentrado a América do Sul durante o Mioceno, vindos da América do Norte. O estudo de relógios moleculares tem proposto que os Sigmodontinae diferenciaram-se há pelo menos 6.2 milhões de anos e os Cricetidae há pelo menos 7.7 milhões de anos (CARDOSO *et al.*, 2009).

Os Sciuridae da América do Sul estão representados somente pelos esquilos propriamente ditos, porém, o grupo compreende além destes, os esquilos terrestres e as marmotas. Sua distribuição estratigráfica vai do Oligoceno ao Recente, todavia, no Brasil (bem como em toda a América do Sul) seu registro fóssil é raro, restrito ao Pleistoceno final/Holoceno das cavernas de Minas Gerais (PAULA COUTO, 1971) e abismos do estado de São Paulo (CASTRO & LANGER, 2005).

Os Heteromyidae são os ratos e camundogos-canguru que habitam geralmente regiões desérticas e áreas de vegetação campestre na América do Norte, mas também habitam áreas florestais na América do Sul. São distribuídos estratigraficamente do Oligoceno ao Recente da América do Norte e Recente da América do Sul (WOOD, 1955). Na América do Sul estão atualmente restritos ao norte do continente e seu registro fóssil é desconhecido.

1.2 *Hystricognathi* Tullberg, 1899 e a origem de *Caviomorpha* Wood & Patterson, *in* Wood, 1955

Hystricognathi é um agrupamento que foi inicialmente proposto por TULLBERG (1889), onde os Rodentia foram divididos em dois grandes grupos baseado no processo angular da mandíbula: 1) *Hystricognathi*, onde o processo angular dirige-se lateralmente e se origina na borda externa do dentário (Fig. 1 A) e 2) *Sciurognathi*, onde o processo angular dirige-se medialmente e é um prolongamento da borda inferior do dentário (Fig. 1 B).

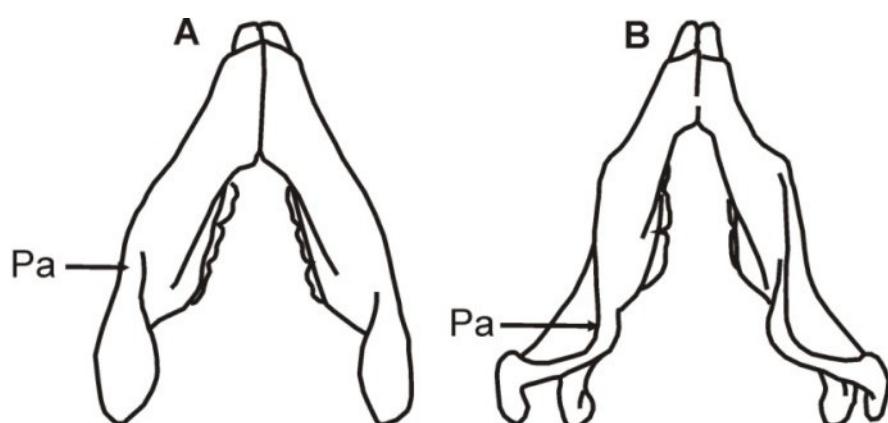


Figura 1. Mandíbulas de *Hystericognathi* (Erethizontidae) (A) e *Sciurognathi* (Sciuridae) (B). Pa: Processo angular.

Os Hystricognathi são considerados um clado monofilético por análises anatômicas, dados moleculares e parasitológicos (ver LAVOCAT, 1971; HOFFSTETTER, 1975; HUCHON & DOUZERY, 2001; VENIAMINOVA *et al.*, 2007; HUGOT, 2003) (Fig. 2). Segundo a classificação de PATTERSON & WOOD (1982), Hystricognathi engloba os Phiomorpha e Bathyergomorpha, da Ásia e África, os Caviomorpha da América do Sul, e ainda segundo estes autores, os Fanimorpha da América do Norte. Porém, a posição dos Fanimorpha³ é questionável, já que muitos autores sugerem que o clado não tenha relações diretas com os Hystricognathi (e.g. HOFFSTETTER, 1975; REIG, 1981). Estudos moleculares em representantes viventes de Hystricognathi permitiram reconhecer três grupos monofiléticos: Phiomorpha s.s. (incluindo Bathyergidae, Petromuridae e Thryonomyidae), Hystricidae e Caviomorpha (HUCHON & DOUZERY, 2001) (Fig. 2).

Relógios moleculares estimam que o grupo diferenciou-se entre 63 – 43 milhões de anos AP (HUCHON & DOUZERY, 2001) (Fig. 2). Atualmente considera-se que os Hystricognathi surgiram na Ásia (MARIVAUX *et al.*, 2002). O grupo é incluído em um clado maior, os Hystricognathiformes, que incluem formas sul-americanas, africanas e o estoque basal proveniente de depósitos terciários da Ásia (MARIVAUX *et al.*, 2004).

De acordo com REIG (1981), tanto as formas sul-americanas, quando as africanas compartilham, em maior ou menor grau, uma singular estrutura na miologia e osteologia craniana (histicomorfa), como forame infraorbitário desenvolvido, por onde passa o músculo masséter, e em quase todos os casos pelo padrão mandibular histicognato, desenvolvimento de um processo pós-condilar e redução do processo coronoide, exceto pela família Bathyergidae, que é histicognata, porém não histicomorfa. Os Hystricognathi também compartilham uma fossa pterigoide bastante profunda e geralmente perfurada que permite a extensão anterior do músculo pterigoideo até dentro da órbita, entretanto, esta característica não é exclusiva do clado, uma vez que também aparece em alguns Geomyioidea (HOFFSTETTER, 1975). O caviomorfo *Platypittamys* Wood, 1949 do Deseadense da Patagônia, apresenta o forame infraorbitário pouco desenvolvido, o que gerou

³ Segundo PATTERSON & WOOD (1982) os estágios iniciais da histicognatia são observados nos roedores Fanimorpha do Paleoceno da América do Norte, sendo esta, completamente desenvolvida em *Prolapsus* Wood, 1973 do Eoceno do Texas. Este fato levou os autores a defenderem a hipótese de que os caviomorfos são derivados dos táxons norte-americanos.

uma discussão sobre o surgimento de tal padrão; se esta característica seria plesiomórfica dentro de Hystricognathi ou se teria surgido independentemente nos distintos grupos. Em outros táxons basais também do Deseadense como *Branisamys* Hoffstetter & Lavocat, 1970, *Incamys* Hoffstetter & Lavocat, 1970, *Sallamys* Hoffstetter & Lavocat, 1970 e *Cephalomys* Ameghino, 1897, o forame infraorbitário se encontra bem desenvolvido (HOFFSTETTER, 1975).

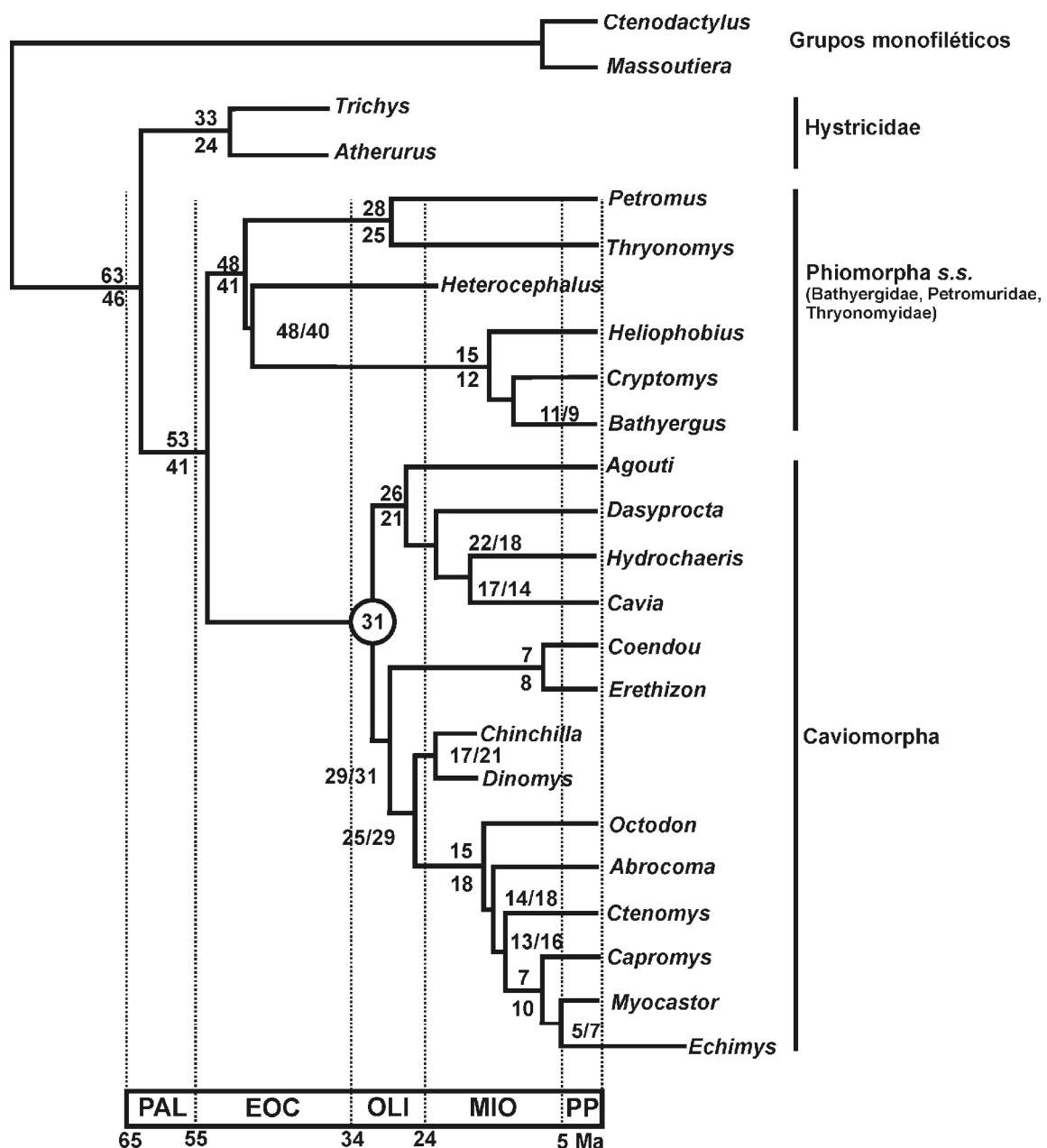


Figura 2. Relações filogenéticas e relógios moleculares de Hystricognathi viventes. Os números indicam milhões de anos. Pal: Paleoceno, Eoc: Eoceno, Oli: Oligoceno, Mio: Mioceno, PP, Plioceno/Pleistoceno. Modificado de HUCHON & DOUZERY (2001).

A semelhança entre os caviomorfos, fiomorfos e histricídeos, além dos fósseis de mandíbula histricognata da América do Norte, fez com que surgissem várias hipóteses de origem e biogeografia dos Caviomorpha, sendo duas as principais, uma argumentando pela origem deste grupo a partir de formas norte-americanas (defendida principalmente pelos paleontólogos Albert E. Wood e Bryan Patterson), e outra a partir de formas africanas (defendida principalmente pelos paleontólogos René Lavocat e Robert Hoffstetter) (Fig. 3).

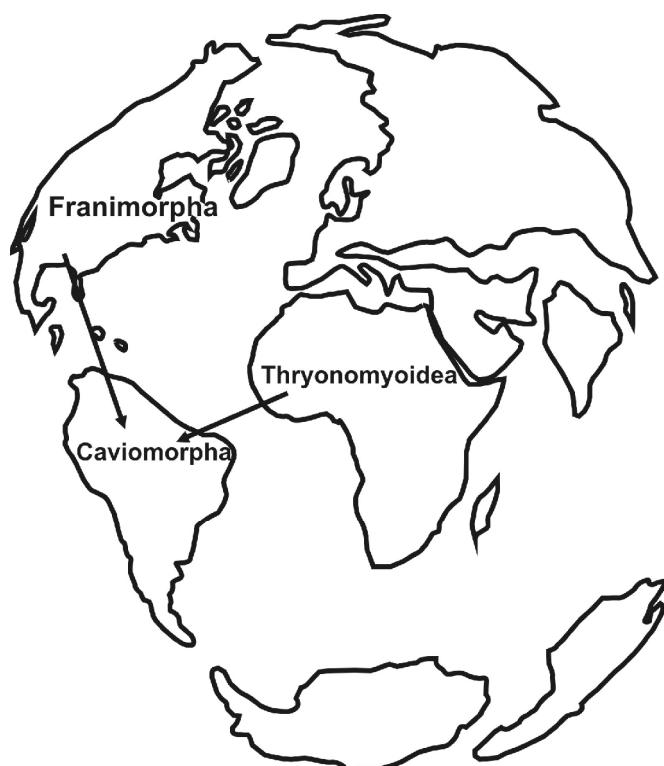


Figura 3. As duas principais hipóteses de origem dos Caviomorpha durante o Eocene. A partir dos Fanimorpha norte-americanos ou a partir dos Thryonomyoidea da África. Adaptado de WYSS et al., (1993).

A primeira propõe que os Hystricognathi surgiram no Paleoceno da América do Norte, representados pelos Fanimorpha. Os Caviomorpha seriam derivados de uma linhagem deste grupo que chegou a América do Sul durante o Eocene (WOOD, 1972; 1973; PATTERTON & WOOD, 1982). WOOD (1972, 1973) descreveu fósseis de roedores do Eocene do Texas que apresentam padrão histricognato. O autor interpretou estes materiais como evidência da origem dos caviomorfos a partir de formas norte-americanas como *Prolapsus*. PATTERTON & WOOD (1982), argumentaram que durante o período que precedeu a formação do istmo entre as Américas, devem ter surgido cadeias de ilhas vulcânicas entre ambos continentes que podem ter propiciado a colonização da América do Sul. Entretanto, segundo

REIG (1981), o material descrito por WOOD (1972; 1973) é bastante fragmentário, além da possibilidade de convergência evolutiva.

A segunda explicação propõe que um grupo de histicognatos africanos teria atravessado o oceano Atlântico através de balsas flutuantes durante o Paleógeno, dando origem aos Caviomorpha. Esta hipótese passou a ter mais evidências com o desenvolvimento da teoria da deriva continental a partir da década de 1960, onde a América do Sul e África estariam mais próximas do que mostra a atual configuração dos continentes (LAVOCAT, 1969). A análise de microestrutura do esmalte dentário de caviomorfos basais provenientes da Fauna de Santa Rosa (Eoceno?) realizada por MARTIN (2005), sugere uma ancestralidade em comum para Caviomorpha e Thryonomyoidea⁴. A colonização via África é plausível no sentido de que apesar dos continentes já estarem totalmente separados no Eoceno, as paleocorrentes vindas da África, e a presença de ilhas de extensão considerável, poderiam ter propiciado a travessia (ver OLIVEIRA *et al.*, 2009)

HUCHON & DOUZERY (2001) sugerem através de relógios moleculares que os Caviomorpha se diferenciaram rapidamente após o surgimento dos Hystricognathi. Supondo que os Hystricognathi surgiram na Ásia, os autores sugerem que os caviomorfos também poderiam ter se diferenciado neste continente e que a dispersão para a Amérida do Sul poderia ter ocorrido via Austrália e Antártida durante o Eoceno médio/final, tendo em vista que as condições ecológicas destes continentes eram plenamente favoráveis para o estabelecimento de comunidades de mamíferos, além do fato de que o continente antártico estava ligado à América do Sul⁵.

FRAILEY & CAMPBELL (2004) sugerem um cenário alternativo, baseado no alto grau evolutivo da fauna de Santa Rosa, no Peru (Eoceno?). Os autores defendem que os caviomorfos originaram-se bem mais cedo do que o previamente suposto, considerando-os como representantes de uma linhagem autóctone da América do Sul, derivados de ancestrais gondwânicos⁶.

Através de análise da microestrutura de esmalte de incisivos de fiomorfos do Eoceno/Oligoceno e caviomorfos do Deseadense da América do Sul, MARTIN

⁴ Ver PATTERSON & WOOD (1982) e HUCHON & DOUZERY (2001) sobre a composição taxonômica de Thryonomyoidea.

⁵ Esta hipótese de dispersão é pouco consistente com o registro fóssil, uma vez que não há registros de roedores nestas regiões durante o intervalo de tempo considerado.

⁶ HOFFSTETTER (1975) observa que diversas localidades do Paleoceno da América do Sul exibem uma grande quantidade de micromamíferos, porém nenhum roedor. Este fato estaria de acordo com uma colonização a partir do Eoceno.

(1994) observou que ambos os grupos apresentavam os mesmo tipos de bandas multiseriais de *Hunter-Schreger*, ao passo que nas formas norte-americanas foram encontradas bandas pauciseriais, que seriam mais primitivas. A partir deste fato, o autor sugeriu que os caviomorfos seriam derivados das formas africanas.

A hipótese de colonização via África atualmente parece ser a mais parcimoniosa, em vista de que a similaridade entre roedores sul-americanos e africanos tem sido corroborada por características anatômicas (ver HOFFSTETTER, 1975), filogenias moleculares (HUCHON & DOUZERY, 2001) e análises da microestrutura de esmalte dentário (MARTIN, 1994), assim como as reconstruções paleogeográficas do Paleógeno (ver OLIVEIRA *et al.*, 2009). A hipótese também ganhou força com a descoberta de um roedor na fauna local de Tinguiririca (Eoceno final/Oligoceno inicial) que apresentava provavelmente dentes superiores pentalofodontes (uma vez que foram encontrados somente dentes inferiores), como as formas africanas do Oligoceno e Mioceno e diferenciando-se das formas norte-americanas que apresentam molares superiores tetralofodontes (WYSS *et al.*, 1993). Recentemente um novo táxon, *Gaudeamus lavocati* Coster *et al.* 2010, proveniente do Oligoceno inicial da Líbia, foi interpretado como o primeiro roedor encontrado em território africano com características muito semelhantes aos mais antigos caviomorfos sul-americanos (COSTER *et al.*, 2010). Na análise filogenética realizada pelos autores, *G. lavocati* é posicionado em um clado monofilético com as formas sul-americanas. Apesar destas novas evidências, a total elucidação da problemática envolve a descoberta de materiais mais completos no Paleógeno destes continentes.

1.3 Caviomorpha Wood & Patterson *in* Wood 1955

Os Caviomorpha formam um grupo monofilético de acordo com estudos moleculares (e.g. HUCHON & DOUZERY, 2001; HONEYCUTT *et al.*, 2007 e referências), entretanto, estudos parasitológicos sugerem que os Phiomorpha e os Caviomorpha não seriam monofiléticos (HUGOT, 2003), sendo que estes dados suportam um clado formado por Erethizontidae, Hystricidae e Dinomyidae.

Os representantes do clado apresentam forame infraorbitário bem desenvolvido, quase do tamanho da órbita e possuem fórmula dentária I/i 1/1, P/p 1/1, M/m 3/3 (PAULA COUTO, 1979). O grupo apresenta uma grande radiação adaptativa, ocupando vários tipos de ambientes, totalizando pelo menos 160

gêneros fósseis e viventes, em 16 famílias das quais 12 estão representadas na atualidade (VUCETICH *et al.*, 1999).

Os Caviomorpha dividem-se em quatro superfamílias: Cavioidea, Octodontoidea, Chinchilloidea e Erethizontoidea. HUCHON & DOUZERY (2001) através de estudos moleculares agruparam Caviidae, Hydrochoeridae, Agoutidae e Dasyprotidae em Cavioidea; Dinomyidae e Chinchillidae em Chinchiloidea; Octodontidae, Abrocomyidae, Ctenomyidae, Capromyidae, Echimyidae e Myocastoridae [Myocastorinae] em Octodontoidea; e Erethizontidae em Erethizontoidea.

O registro mais antigo de Caviomorpha provém do Eoceno final/Oligoceno inicial) da fauna de Tinguiririca do Chile, datada em cerca de 31 milhões de anos, representado por materiais de Chinchillidae e Dasyprotidae ainda não descritos (WYSS *et al.*, 1993; FLYNN *et al.*, 2003). Entretanto, a fauna de Santa Rosa (Eoceno?) descrita por FRAYLEY & CAMPBELL (2004) é bastante diversificada. Os autores distinguiram oito gêneros e 17 espécies de Echimyidae, Agoutidae⁷ e Erethizontidae, o que indicaria que os caviomorfos já estariam bem diversificados. Porém, ainda não existem datações absolutas para corroborar a idade destes depósitos, e, além disso, VUCETICH *et al.* (2010) sugerem que devido às semelhanças destes roedores com os do Oligoceno de Salla na Bolívia, a fauna de Santa Rosa poderia não ser tão antiga como suposto. Relógios moleculares estimam que surgimento dos Caviomorpha ocorreu entre 54 – 43 milhões de anos AP (HUCHON & DOUZERY, 2001) (Fig. 2).

De acordo com o modelo proposto por VUCETICH *et al.* (1999), a história evolutiva dos caviomorfos foi marcada por dois grandes períodos de diversificação (Fig. 4). A primeira radiação adaptativa ocorreu no Oligoceno inicial. A partir deste momento, o registro fóssil que era pouco diversificado torna-se bastante diverso, surgindo no registro fóssil as primeiras formas com dentes de crescimento contínuo. Neste momento surgiram as famílias Dasyprotidae, Echimyidae, Eocardiidae, Cephalomyidae, Chinchilidae, Neoepiblemidae e Erethizontidae. O segundo grande evento ocorreu no Mioceno médio/final, onde surgem as famílias Dinomyidae, Abrocomyidae, Caviidae, Hydrochoeridae, Octodontidae e Ctenomyidae. Os autores compararam os eventos de diversificação com eventos climático/ambientais globais, sendo que a primeira radiação foi contemporânea ao evento denominado “*Grande Coupure*”, ocorrido durante o Eoceno/Oligoceno, onde aconteceram extinções e

⁷ Os autores incluem os Dasyprotidae em Agoutidae.

surgimento de vários táxons, e a segunda, durante a transição faunística do Oligoceno/Mioceno os caviomorfos parecem não terem sido afetados de modo significativo.

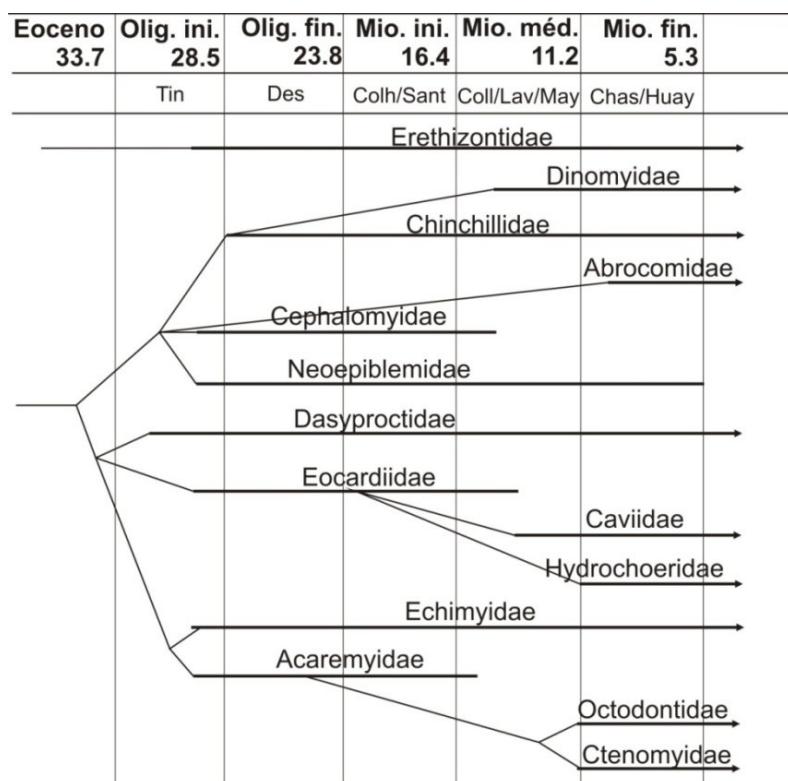


Figura 4. Diversificação de Caviomorpha. Modificado da figura 1 de VUCETICH *et al.* (1999). Tin: Tinguiririquense; Des: Deseadense; Colh: Colhuehuapense; Sant: Santacruzense; Coll: Colloncurense; Lav: Laventense; Chas: Chasiquense; Huay: Huaiquerense. Os números indicam milhões de anos.

1.4 Família Caviidae Fischer de Waldheim, 1817

Os Caviidae são um grupo de roedores caviomorfos que apresentam distribuição geográfica exclusivamente sul-americana e grande diversidade taxonômica. Os Caviidae diferenciaram-se provavelmente no Mioceno médio/final (VUCETICH *et al.*, 1999), sendo que a maior diversidade genérica da família foi atingida durante o Plioceno final (QUINTANA, 1997). Os táxons mais antigos da família são *Prodolichotis* Kraglievich, 1932 e *Orthomyctera* Ameghino, 1889 (WALTON, 1997; CHICK, 2009). A família apresenta uma subfamília extinta no Plioceno, os Cardiomyninae, e duas ainda viventes, os Caviinae e os Dolichotinae.

Os Cardiomyninae apresentam a morfologia do M3 mais complexa do que as demais subfamílias, apresentando entre quatro e sete prismas e o p4 triprismático (PAULA COUTO, 1979).

Os Dolichotinae apresentam molariformes como nos Caviinae, porém, seu crânio é modificado para a postura ereta, sendo que o forame magno é deslocado para sua base, diastema mais longo do que a série P4-M3, forame nasolacrimal ausente na lateral da maxila e a fossa mesopterigoide atingindo o M2 (PAULA COUTO, 1979; QUINTANA, 1998, UBIILA & RINDERKNECHT, 2003). O registro fóssil de Dolichotinae é conhecido em várias localidades do Neógeno e Quaternário da América do Sul, mas de modo geral é escasso e pouco estudado⁸ (UBILLA & RINDERKNECHT, 2003).

Os Caviinae são um grupo monofilético formado por *Dolicavia* Ameghino, 1916, *Paleocavia* Ameghino, 1889, *Cavia* Pallas, 1776, *Microcavia* Gervais & Ameghino, 1880, *Galea* Meyen, 1832, *Kerodon*⁹ Cuvier, 1825 e *Orthomyctera* (QUINTANA, 1998) (Fig.5). Apresentam molariformes biprismáticos, M3 algumas vezes triprismático, flexo adicional de M3 com bordas divergentes, canal nasolacrimal exposto lateralmente na maxila, ausência de forame supraorbital, cimento entre os prismas em algumas formas, pré-molar inferior com um prolongamento anterior adicional, molares inferiores com somente um fléxido externo simples (PAULA COUTO, 1979; QUINTANA, 1998).

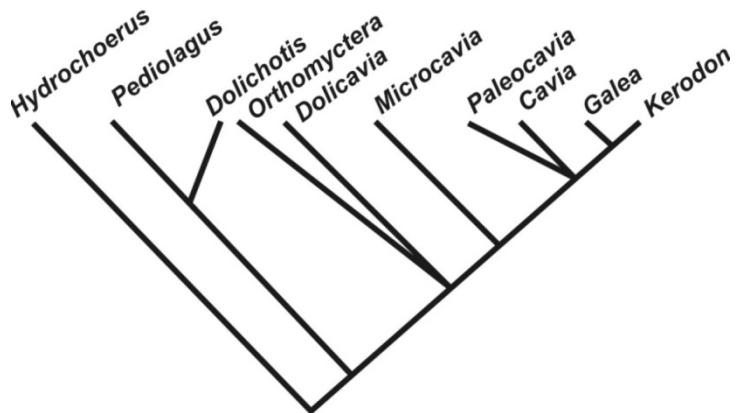


Figura 5. Filogenia de Caviinae obtida por QUINTANA (1998) utilizando Dolichotinae e *Hydrochoerus* como grupo externo.

1.4.1 O gênero *Galea* Meyen, 1892

Galea é um pequeno roedor cursorial que habita normalmente as áreas abertas da América do Sul. Classicamente, *Galea* apresenta quatro espécies viventes, *G. musteloides* Meyen 1892, *G. spixii* Wagler, 1831, *G. flavidens* Brandt, 1935, *G.*

⁸ Ver tópico 1.4.2.

⁹ Todavia, a posição de *Kerodon* junto aos Caviinae não tem sido mantida, e sim relacionado aos Hydrochoeridae (ROWE & HONEYCUTT, 2007; PÉREZ, 2010).

monasterensis Salmsdorff *et al.*, 2004 e duas fósseis, *G. ortodonta* Ubilla & Rinderknecht, 2001 do Pleistoceno do Uruguai e Bolívia, e *G. tixiensis* Quintana, 2001 do Pleistoceno-Holoceno da Província de Buenos Aires. De acordo com a análise morfométrica dos táxons atuais de BEZERRA (2008), a situação taxonômica do gênero parece bastante complexa. A autora observou que existem dois grandes grupos que denomina ‘*spixii*’, que se distribui no norte e nordeste do Brasil, e ‘*musteloides*’, que se distribui na Argentina, Bolívia e Peru. Dentro do grupo ‘*spixii*’ existem pelo menos duas espécies distintas e dentro do grupo ‘*musteloides*’ pelo menos três. O recente estudo molecular de DUNNUM & SALAZAR-BRAVO (2010) propôs que *G. musteloides* está restrito as áreas altas do noroeste da Bolívia, sudeste do Peru e extremo nordeste do Chile, e reconheceu a validade de *G. leucoblephara* Burmeister, 1861 para as populações da Bolívia, Paraguai e região central da Argentina, e *G. comes* Thomas, 1919, para populações dos Andes do sul da Bolívia e norte da Argentina. Além disso, os autores também reconheceram uma espécie inédita da Bolívia, ainda não descrita.

Fósseis pleistocênicos de *Galea* eram provenientes exclusivamente da Argentina, Bolívia, Uruguai e nordeste do Brasil. O primeiro registro pleistocênico do gênero provém do Ensenadense de Punta Negra, Província de Buenos Aires (VUCETICH & VERZI, 1999). Ainda na Argentina, PRADO *et al.*, (1987) registraram *G. musteloides* para o Pleistoceno final de Paso Otero, Província de Buenos Aires. DESCHAMPS & BORROMEI (1992) citaram *Galea* sp. para o Ensenadense de Bajo San Jose, Província de Buenos Aires e QUINTANA (2001) descreveu *G. tixiensis* dos sítios arqueológicos Cueva Tixi e Cueva El Abra, do Pleistoceno final/Holoceno da Província de Buenos Aires. Para a Bolívia e Uruguai, UBILLA & RINDERKNECHT (2001) descreveram *G. ortodonta* do Pleistoceno de Tarija, na Bolívia e do Pleistoceno médio e final da Formação Libertad do Uruguai. Para as localidades uruguaias, os autores ainda reportaram *Galea* sp. para o Pleistoceno final de Arroyo Malo, Departamento de Tacuarembó e Pleistoceno de San Luis, Departamento de Canelones.

Para o Pleistoceno do Brasil, *G. spixii* é citado para o Pleistoceno final/Holoceno de São Raimundo Nonato, no Piauí (GUERIN *et al.*, 1993), Pleistoceno final/Holoceno de Toca da Raposa (município de Simão Dias) Sergipe (DANTAS, 2009) e Pleistoceno final/Holoceno de Lagoa Santa, Minas Gerais (WINGE, 1888).

1.4.2 O gênero *Dolichotis* Desmarest, 1820¹⁰

Os Dolichotinae estão representados por um gênero vivente (incluindo *Pediolagus*) com duas espécies: *Dolichotis patagonum* (Zimmermann, 1870) e *D. salinicola* Burmeister, 1876. Ambos são roedores cursoriais de grande porte em relação aos demais cavídeos e possuem distribuição restrita a ambientes áridos e semiáridos da Argentina, Paraguai e sul da Bolívia (EINSENBERG & REDFORD, 1989; CAMPOS *et al.* 2001). O registro fóssil dos Dolichotinae durante o Quaternário é exclusivo do gênero *Dolichotis* e bastante escasso. Este táxon é reconhecido, pelo menos, desde o Plioceno final (VERZI & QUINTANA, 2005). Durante o Pleistoceno, *D. sanicola* é referido para o Pleistoceno final da Província de Buenos Aires (TONNI, 1981); *Dolichotis* sp. é reportado para o Pleistoceno do Arroio Toropí, na Província de Corrientes (SCILLATO-YANÉ *et al.*, 1998) e *Dolichotis* aff. *patagonum* para o Lujanense da Província de Córdoba (SARRAT, 2009). No Uruguai, *Dolichotis* cf. *D. patagonum* para o Pleistoceno final da Formação Dolores (UBILLA *et al.*, 2009) e *Dolichotis* sp. para a Formação Sopas (UBILLA *et al.*, 2004).

No Brasil, o único registro até então é um P4 atribuído a Dolichotinae indet. que foi reportado para a plataforma continental do RS (RODRIGUES & FERIGOLO, 2004),

1.5 Família Hydrochoeridae (Gray, 1825) Gill, 1872

Os Hydrochoeridae são roedores caviomorfos de médio a grande porte que juntamente com os Dinomyidae e Neoepiblemididae, representam os maiores representantes da ordem (MONES, 1991). De acordo com MONES (1984; 1991), apresentam o crânio longo, comprimido lateralmente (sem levar em consideração os arcos zigomáticos), com os processos paraoccipitais bastante desenvolvidos, dentário com processo coronoide reduzido e crista massetérica¹¹ bem desenvolvida. Apresentam dentes euhipsodontes, elasmodontia do M3 com uma tendência de incremento de prismas ao longo da filogenia. Sobre este fato KRALIEVICH (1941b, p. 443) comenta: “Los molares corresponden al tipo cávido, pero están profundamente modificados por una evolución *sui generis*, originada por una

¹⁰ Apesar de que o material aqui estudado ser identificado somente como um Dolichotinae, este é muito semelhante aos dentes de *Dolichotis*.

¹¹ Crista horizontal *sensu* PÉREZ (2010).

tendencia a la elasmodontia, es decir, a la formación de muelas constituidas por láminas de dentina envueltas por esmalte y reunidas en un manojo por intermedio de otras láminas de cemento.”

Atualmente, o táxon mais antigo reconhecido é *Cardiatherium chasicoense* (Pascual & Bondesio, 1968) de Arroyo Chasicó, Mioceno final da Argentina (DESCHAMPS *et al.*, 2007). A diversidade da família foi sem dúvida maior durante o Mioceno/Plioceno. Entretanto, muitos táxons foram descritos a partir de espécimes fragmentados. Trabalhos recentes têm demonstrado que vários destes táxons representavam a variabilidade, principalmente ontogenética de um número reduzido de espécies (VUCETICH *et al.*, 2005; DESCHAMPS *et al.*, 2007).

Classicamente a família é composta por quatro subfamílias: Cardiatheriinae, Protohydrochoerinae, Anatochoerinae e Hydrochoerinae (MONES, 1991). Entretanto, na filogenia proposta por PRADO *et al.*, (1998), Cardiatheriinae e Anatochoerinae aparecem como grupos parafilético e polifilético respectivamente, e Protohydrochoerinae e Hydrochoerinae como grupos monofiléticos (Fig. 6).

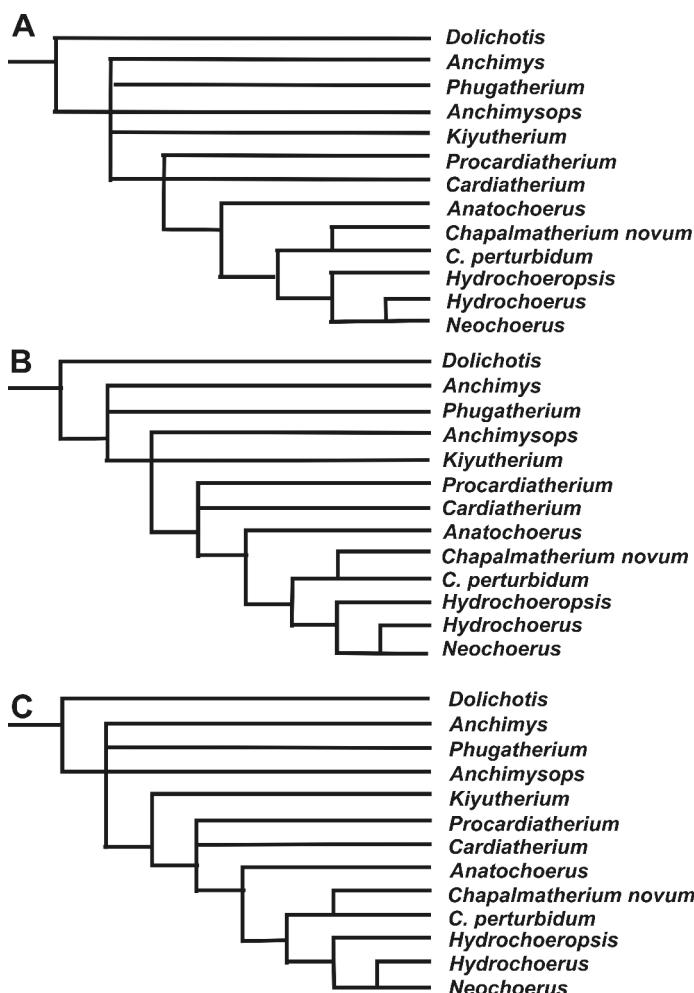


Figura 6. Cladogramas obtidos para Hydrochoeridae por PRADO *et al.*, (1998), considerando *Dolichotis* (Caviidae) como grupo externo. **A.** Árvore de consenso estrito e **B.** e **C.** cladogramas alternativos da análise.

Os “Cardiatheriinae” são as capivaras mais basais, sendo suas características principais: presença de molariformes cordiformes ou laminares, unidos entre si, M3 com 6 a 11 prismas, unidos labialmente, m3 com 3 ou 4 prismas, incisivos sem sulco labial ou pouco marcado e rostro estreito (MONES, 1991). Apresentam distribuição temporal do Mioceno médio/final ao Plioceno. MONES (1991) considerou válidos os seguintes gêneros: *Anchimys* Ameghino, 1885, *Anchimysops* Kraglievich, 1927, *Phugatherium* Ameghino, 1887, *Kiyutherium* Francis & Mones, 1968, *Procardiatherium* Ameghino, 1885 e *Cardiatherium* Ameghino, 1883. Porém, atualmente *Anchimysops* e *Phugatherium* são considerados espécimes juvenis, provavelmente de *Chapalmatherium perturbidum* (Ameghino, 1888) (Protohydrochoerinae), e *Kiyutherium* é considerado sinônimo de *Cardiatherium* (VUCETICH et al., 2005). Segundo estas autoras, a subfamília “Cardiatheriinae” não tem significado filogenético e deve ser abandonada.

Os Protohydrochoerinae apresentam tamanho médio a grande; rosto comprido e estreito; incisivos sem sulco labiomedial; M3 com 12 a 18 prismas separados labialmente, com H.E.E. (fléxido externo extraordinário do M3) em alguns prismas; e membros bastante desenvolvidos em relação à Hydrochoerinae (MONES, 1991). São distribuídos temporalmente durante o Plioceno, sendo que MONES (1991) considerou válidos *Protohydrochoerus* Rovereto (1914) e *Chapalmatherium* Ameghino, 1880. PRADO et al. (1998) sinonimizaram *Protohydrochoerus* à *Chapalmatherium*.

Os “Anatochoerinae” distribuem-se estratigraficamente do Mioceno final ao Plioceno e são caracterizados pelo rosto alargado, teto craniano elevado em relação à posição da fossa massetérica e da órbita, raiz ventral do processo zigomático da maxila orientada em sentido posterior, e não perpendicularmente como em Hydrochoerinae, e prismas de M3, posteriores a Pr. I unidos labialmente (MONES, 1991). MONES (1991) considerou como membros desta subfamília: *Anatochoerus* Mones & Vucetich (in Mones, 1991), *Contracavia* Burmeister, 1885 e *Hydrochoeropsis* Kraglievich, 1930, todavia, PRADO et al. (1998) demonstraram que este último possui uma relação mais estreita com os Hydrochoerinae. De acordo com VUCETICH et al. (2005), esta subfamília deve ser revista.

Os Hydrochoerinae distribuem-se do Plioceno final ao recente. Apresentam tamanho médio a grande, M3 com um número variável de prismas, cerca de 11 a 14, todos separados labialmente, m2-3 com h.p.i. (fléxido primário interno) sempre

aberto labialmente, m3 composto por três prismas, incisivos com sulco longitudinal na face medial, entretanto, inconstante em alguns casos de *Neochoerus* Hay, 1926 (MONES, 1991). Os Hydrochoerinae são os únicos membros da família a se dispersarem pelas três Américas, sendo que após a formação do Istmo do Panamá durante o Plioceno, ingressaram na América do Norte, sendo que os registros mais antigos da família neste continente são do Plioceno final (AHEARN & LANCE, 1980).

De acordo com a revisão da família de MONES (1991), Hydrochoerinae apresenta dois gêneros: *Neochoerus* e *Hydrochoerus* Brisson, 1762. Entretanto, na filogenia de PRADO *et al.* (1998) *Hydrochoeropsis* forma um grupo monofilético com *Neochoerus* e *Hydrochoerus*. *Neochoerus* e *Hydrochoerus* são muito semelhantes morfologicamente, excetuando-se pelo maior tamanho de *Neochoerus*, quase um terço maior (PAULA COUTO, 1979), e seu M3 que apresenta entre 14 e 17 prismas, enquanto o de *Hydrochoerus* apresenta entre 11 e 14 (MONES, 1975; DESCHAMPS, 1998).

Devido à grande semelhança morfológica entre *Neochoerus* e *Hydrochoerus* (VUCETICH & VERZI, 1999), alguns autores questionam a independência genérica dos táxons (e.g. ALVAREZ, 1971). MONES (1991) considerou ambos os gêneros como independentes, reconhecendo cinco espécies válidas para *Neochoerus*: *N. aesopi* Leidy, 1854, *N. tarjensis* Ameghino, 1902, *N. sulcidens* (Lund, 1839), *N. dichroplax* Ahearn & Lance, 1980 e *N. fontanai* Rusconi, 1933. UBILLA (1996) através de análise dos componentes principais, com 23 variáveis crânio-dentárias observadas, corroborou a independência dos táxons.

Usualmente, os representantes do grupo são conhecidos como roedores de hábitos semiaquáticos baseado na ecologia das espécies viventes, todavia, os Protohydrochoerinae do Plioceno final da Argentina possuíam membros alongados, sendo interpretados por KRAGLIEVICH (1941a) como adaptações à vida terrestre.

1.5.1 O gênero *Hydrochoerus* Brisson, 1762

Hydrochoerus é considerado o maior roedor vivo, apresentando uma redução caudal, como nos demais Cavioidea, e “cascos” cobrindo as falanges distais (NOWAK, 1999). O gênero é representado por duas espécies viventes, *H. hydrochaeris* (Linnaeus, 1766), cuja distribuição cobre grande parte da América do Sul, excluindo áreas onde a água é um fator limitante, como a região andina, a Patagônia e o Bioma Caatinga no nordeste brasileiro; e *H. ishtmius* Goldman, 1912

que se distribui ao norte da América do Sul e sul da América Central (MONES & OJASTI, 1986). As espécies fósseis remontam ao Plioceno final, sendo que *H. ballesterensis* foi descrita por RUSCONI (1934), proveniente da Província de Buenos Aires, e recentemente MACPHEE *et al.*, (2000) descreveram *H. gaylordi* do Plioceno final/Pleistoceno de Grenada (norte da América do Sul).

Em comparação com *Neochoerus*, o registro fóssil do gênero *Hydrochoerus* é bastante escasso, e restrito a América do Sul, sendo que de acordo com MONES (1991) os espécimes da América Central e do Norte, citados pela literatura, são atribuídos a *Neochoerus*. *Hydrochoerus* distribui-se temporalmente do Plioceno final/Pleistoceno inicial ao Recente (PASCUAL *et al.*, 1966). Ao norte da América do Sul, são conhecidos espécimes provenientes de ilhas, relativamente próximas à costa. HOOIJER (1959) descreveu dentes atribuídos a *H. hydrochaeris* para o Pleistoceno de Curaçao. MACPHEE *et al.* (2000) descreveram para o Plioceno/Pleistoceno de Grenada, *H. gaylordi*, baseado em uma série dentária superior, onde Prisma I e Prisma II do M2 estão conectados labialmente por um istmo de esmalte. Na Argentina, *H. ballesterensis* foi reconhecido do Plioceno final de Villa Ballester, Província de Buenos Aires. No norte do Uruguai, UBILLA (1996) descreveu *Hydrochoerus hydrochaeris* e *Neochoerus cf. N. aesopi* do Pleistoceno final da Formação Sopas. Na Colômbia, *Hydrochoerus* sp. é referido para Santander, Curiti (PORTA, 1969). Na Bolívia, HOFFSTETTER (1968) referiu *Hydrochoerus* sp. para Quebrada de Ñapua e WERDELIN (1991) para Tarija.

Seguindo a norma geral, no Brasil são escassos os registros do gênero. No nordeste do país, OLIVEIRA *et al.* (1985) reportou *H. hydrochaeris* através de um dentário fragmentado proveniente de depósito pleistocênico das cavernas de Lageado da Escada, em Baraúna no Rio Grande do Norte. Em Goiás, SALLES *et al.* (2006) listaram *H. hydrochaeris* em sedimentos quaternários de cavernas Serra da Bodoquena no Mato Grosso do Sul, porém, não descreveram ou referiram o material. Em Minas Gerais, Peter Lund descreveu materiais como *H. sulcidens*, entretanto, atualmente o material é atribuído a *N. sulcidens* Lund, 1839 (MONES & OJASTI, 1986). No Rio Grande do Sul, *H. hydrochaeris* e *H. cf. hydrochaeris* foram referidos para a Formação Touro Passo (OLIVEIRA, 1992; KERBER & OLIVEIRA, 2008a) e Rio Quaraí (OLIVEIRA, 1992).

O registro fóssil de *Neochoerus*, apesar de ser predominantemente baseado em fragmentos, é melhor representado do que *Hydrochoerus*, sendo registrado na América do Sul para Bolívia, Uruguai, Argentina, Venezuela, Colômbia, Peru e no

Brasil, em Lagoa Santa, Minas Gerais, e Formação Rio Madeira, Rondônia (MONES, 1991; DESCHAMPS, 1998; COZZUOL *et al.*, 2006).

1.6 Família Chinchillidae Bennett, 1833

Os Chinchillidae incluem as chinchilas, viscachas das montanhas e viscachas dos pampas. Possuem molariformes euhipsodontes formados por prismas laminares, oblíquos, podendo ser unidos labialmente, ou lingualmente, com cemento interlaminar, bula auditiva bem desenvolvida e locomoção parcialmente saltatória (WOOD, 1955; BONDESIO *et al.*, 1975). A distribuição estratigráfica do clado vai do Oligoceno até o Recente (VUCETICH *et al.*, 1999), sendo que há registros desde Eoceno/Oligoceno de Tinguiririca, representado por um Chinchillidae ainda não descrito (FLYNN *et al.*, 2003). Além deste material de Tinguiririca, o táxon descrito mais antigo de Chinchillidae, é *Eoviscaccia* Vucetich, 1989 do Deseadense (VUCETICH & VERZI, 1999). Estudos moleculares demonstram que Chinchillidae é um grupo monofilético (SPOTORNO *et al.*, 2004) e sugerem uma estreita relação com os Dinomyidae (HUCHON & DOUZERY, 2001).

De acordo com BONDESIO *et al.* (1975) os Chinchillidae possuem duas subfamílias, os Chinchillinae, com dois gêneros viventes, *Lagidium* Meyen, 1833 e *Chinchilla* Bennett, 1829 e os Lagostominae, com um gênero vivo, *Lagostomus* Brookes, 1828. Segundo CHICK (2009), os Chinchillinae possuem um padrão oclusal mais complexo do que os Lagostominae. Os Chinchillinae geralmente com dois flexos/fléxidos, e os Lagostominae possuem dois lofos/lófidos separados somente por um fléxico. Dois gêneros de Lagostominae foram referidos para o Plioceno/Pleistoceno, *Lagostomopsis* do Montehermosense e Chapadmalalense e *Lagostomus* do Barrancalobense ao Recente (VUCETICH & VERZI, 1995). Todavia, de acordo com os estes últimos autores, as diferenças entre os táxons estão baseadas no tamanho, e de acordo com este critério, os autores sugerem que o único gênero válido é *Lagostomus*.

Devido à complexa situação taxonômica, os Chinchillidae necessitam de uma revisão taxonômica bem como de uma análise filogenética utilizando formas fósseis e recentes.

1.6.1 O gênero *Lagostomus* Brookes, 1908

O gênero *Lagostomus* é representado por somente uma espécie vivente, *L. maximus* (Desmarest, 1817). Este táxon é distribuído no oeste do Paraguai, sul da Bolívia e Argentina (ver JACKSON *et al.*, 1996). O dimorfismo sexual no tamanho de *Lagostomus* é bastante acentuado, uma vez que o macho é maior do que a fêmea (EINSENBEG & REDFORD, 1989). Este táxon geralmente habita áreas abertas com vegetação campestre ou arbustiva, frequentemente com pouca chuva, e possui hábitos coloniais e escavadores (EINSENBEG & REDFORD, 1989).

Considerando *Lagostomopsis* como sinônimo de *Lagostomus*, o táxon é registrado desde o Mioceno. Para o Pleistoceno, o gênero foi previamente reportado somente para Argentina e Uruguai. Segundo a compilação de CIONE *et al.* (1999), durante o Quaternário, *Lagostomus* sp. é registrado desde o Ensenadense, sendo *L. maximus* considerado um marcador estratigráfico da Idade Platense (CIONE & TONNI, 1999), porém, PRADO *et al.* (1987) citaram *L. maximus* para Pleistoceno final de Paso Otero. Para Cueva Tixi (Pleistoceno final/Holoceno), TONNI *et al.* (1988) citam *L. maximus*. *Lagostomus* sp. foi citado para o Pleistoceno médio de Bajo San José (DESCHAMPS, 2005). CHIMENTO (2007) citou a presença de *Lagostomus* sp. para o Pleistoceno final da localidade Dolores, na Província de Buenos Aires. *Lagostomus* sp. e *L. maximus* são referidos para o Pleistoceno final da Província de Córdoba (CRUZ *et al.*, 2009; SARRAT, 2009) e no Uruguai, UBILLA *et al.* (2009) referiram *Lagostomus* sp. para localidade El Caño, Colonia.

1.7 Família Echimyidae Gray, 1825 e Subfamília Myocastorinae Ameghino, 1904

Os Echimyidae representam o clado mais diversificado dentre os caviomorfos (PATTERSON & PASCUAL, 1968) e são distribuídos estratigraficamente do Oligoceno ao Recente (VUCETICH *et al.*, 1999), sendo que, de acordo com a compilação elaborada por estes autores, os táxons mais antigos são *Sallamys* Patterson & Pascual, 1968, *Xylechimys* Patterson & Pascual, 1968 e *Deseadomys* Wood & Patterson, 1959 do Deseadense. Segundo WOOD (1955), os Echimyidae são semelhantes aos Octodontidae, porém, seus molares têm profundas fossetas e fossétidas, cristas mais oblíquas, e uma marcada tendência à redução e perda do metalófido, e exceto em formas basais, os DP4 e dp4 são mantidos por toda a vida do animal.

A maioria dos Echimyidae viventes habita as florestas tropicais da América do Sul e Central e as áreas da região central do Brasil. Na região mais austral do continente, o único táxon encontrado é *M. coypus* (Molina, 1782) (GALEWSKI et al., 2005) (Fig. 7).

No trabalho de PATTERSON & WOOD (1982) os Echimyidae são divididos em oito subfamílias, os Echimyinae, Adelphomyinae, Dactylomyinae, Chaetomyinae, Heteropsomyinae, Plagiodontinae, Capromyinae, e Myocastorinae (Fig. 8). Recentes análises cladísticas têm demonstrado que alguns destes agrupamentos não são naturais. Na filogenia de CARVALHO & SALLES (2004) os Adelphomyinae, Eumysopinae, Echimyinae e Myocastorinae não formam grupos monofiléticos, ao passo que Dactylomyinae é considerado um grupo monofilético (Fig. 9).

Segundo PAULA COUTO (1979) os Myocastorinae apresentam crânio com fortes cristas, processos paroccipitais com tendência a alongar-se, atingindo alongamento extremo em *Myocastor*. A mandíbula apresenta crista massetérica ampla, estendida posteriormente ao longo do processo angular. De acordo com a diagnose proposta por PATTERSON & PASCUAL (1968), os Myocastorinae apresentam dentes braquiodontes a hipsodontes¹², com flexos labiais e fléxidos linguais em forma de fossetas e fossétidas após um período de desgaste; as formas mais derivadas tendem a aumentar em tamanho e em obliquidade dos lofos e lófidos em sentido posterior, o dp4 com uma pequena fossética anterior com cinco lófidos em algumas formas, e M3 com quatro lófidos. Todavia, cabe ressaltar que nesta diagnose estão incluídos *Spaniomys* Ameghino, 1887 e *Prospaniomys* Ameghino, 1877, cuja posição filogenética não permite atribuí-los aos Myocastorinae (CARVALHO & SALLES, 2004).

¹² Protohipsodontes sensu MONES (1982).

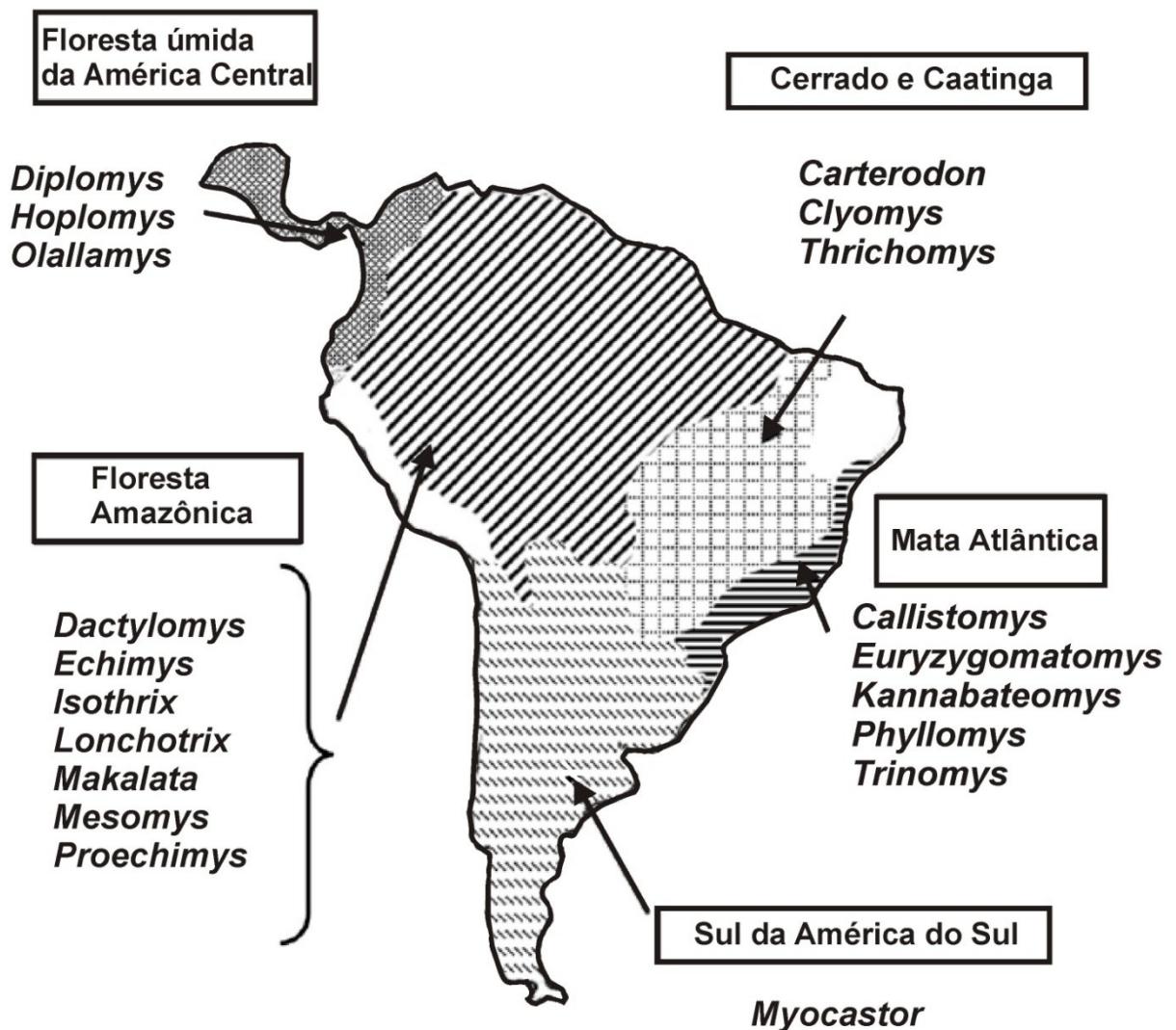


Figura 7. Distribuição atual dos Echimyidae. Modificado da figura 1 de GALEWSKI et al. (2005).

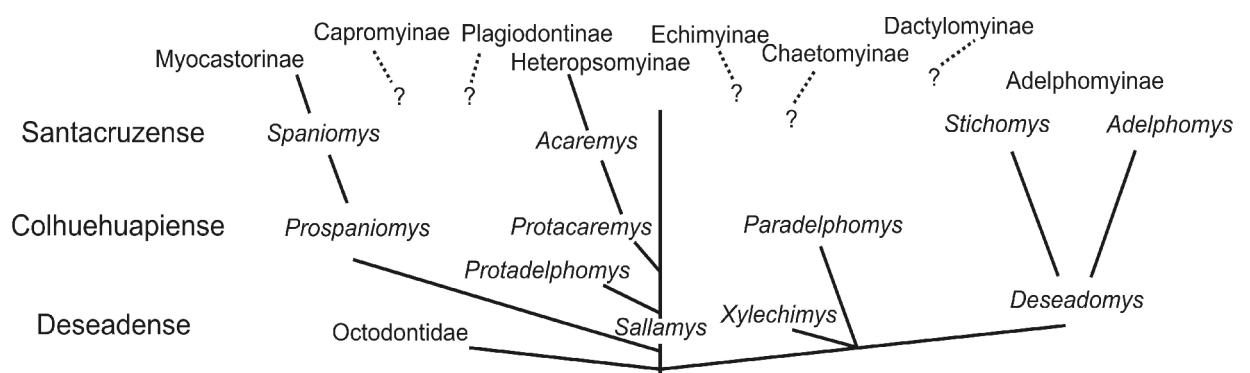


Figura 8. Relações filogenéticas de echimyideos basais. Modificado da figura 6 de PATTERTON & WOOD (1982).

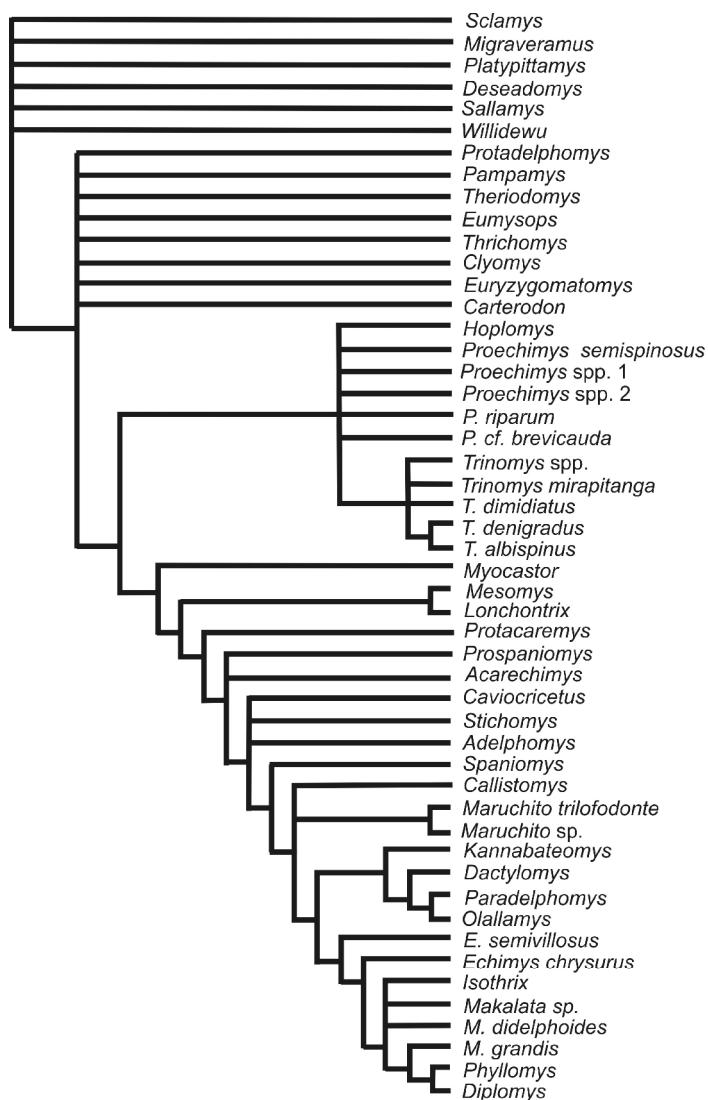


Figura 9. Relações filogenéticas de Echimyidae fósseis e viventes de CARVALHO & SALLES (2004).

AMEGHINO (1904) propôs a família Myocastoridae, o que foi mantido por LANDRY (1957), porém esta vem sendo considerada uma subfamília de Echimyidae (PATTERSON & WOOD, 1982). A posição de Myocastorinae junto aos demais Echimyidae ainda não é consenso, necessitando-se de uma análise filogenética com mais táxons fósseis deste grupo. Na filogenia de PATTERSON & WOOD (1982), os Myocastorinae aparecem como derivados dos táxons terciários *Spaniomys* e *Prospaniomys* (Fig. 8), entretanto a análise cladística de CARVALHO & SALLES (2004) não confirmou esta situação (Fig. 9). Na filogenia molecular de LEITE & PATTON (2002), *Myocastor coypus* foi considerado grupo-irmão de *Capromys* Desmarest, 1822, dentro de Echimyidae. A filogenia molecular proposta por GALEWSKI *et al.* (2005) incluiu *Myocastor* em Echimyidae, formando um clado com *Hoplomys* Allen, 1908, *Thrichomys* Thomas, 1897 e *Proechimys* J. A. Allen, 1899.

Na filogenia de táxons fósseis e viventes de CARVALHO & SALLES (2004), *Myocastor*, *Mesomys* Wagner, 1845 e *Lonchotrix* Thomas, 1920 formam um grupo monofilético.

Tradicionalmente, os Myocastorinae foram constituídos por *Prospaniomys*, *Spaniomys*, *Strophostephanos* Ameghino, 1891, *Haplostropha* Ameghino, 1891, *Proatherura* Ameghino, 1906, *Tribodon* Ameghino, 1887, *Isomyopotamus* Rovereto, 1914, *Paramyocastor* Ameghino, 1904, *Matyoscors* Ameghino, 1902, *Myopotamus* Ameghino, 1988, *Colpostemma* Ameghino, 1891, *Tramyocastor* Rusconi, 1936 e *Myocastor*. Todavia, esta diversidade tem sido em parte reduzida, uma vez que diversos táxons foram descritos com base em fragmentos. VERZI *et al.* (2002) revisaram os materiais de *Myopotamus diligens* Ameghino, 1988, *Isomyopotamus affinis* Rovereto, 1914, *I. albaniri* Reig, 1950 e *Paramyocastor intactus* Ameghino, 1904, concluindo que todos estes táxons representam a variabilidade, principalmente ontogenética de *P. intactus*. De acordo com CANDELA & NORIEGA (2004), o gênero *Colpostemma* apresenta somente um dente isolado conhecido, e que, segundo os autores, não difere do de *M. coypus*, sendo que no momento não existem informações suficientes para manter ou sinonimizar o táxon.

1.7.1 O gênero *Myocastor* (Molina, 1782)

Os Myocastorinae apresentam somente uma espécie vivente, *M. coypus* e outras fósseis, sendo *Myocastor*, o gênero com maior amplitude temporal dos Caviomorpha da América do Sul, estando presente pelo menos desde o Mioceno final (Mesopotamiense) (CANDELA & NORIEGA, 2004). *M. coypus* é um herbívoro/pastador e habita banhados e corpos d'água de baixa intensidade do sul da América do Sul, ocorrendo na Argentina, Chile, Bolívia, Paraguai e sul do Brasil (WOODS *et al.*, 1992).

Na revisão do gênero *Myocastor*, RUSCONI (1929) reconheceu cinco espécies: *M. columnaris* Rusconi, 1929, *M. priscus* Gervais & Ameghino, 1880, *M. obesus* Ameghino, 1880, *M. paranaensis* Ameghino, 1885 e *M. minor* Rusconi, 1929. As ocorrências de fósseis do gênero são bastante escassas para o Pleistoceno da América do Sul, sendo que grande parte dos táxons descritos é proveniente do “Conglomerado osífero”, (base da Formação Ituzaingó), do Mioceno final (Mesopotamiense), de onde se conhecem *M. paranensis*, *M. obesus* e *M. priscus* (CANDELA & NORIEGA, 2004). No Pleistoceno *Myocastor* é conhecido do

Ensenadense de Tarija, Bolívia, porém, sua identificação específica é controversa. Alguns autores sustentam que o material seja atribuído a *M. coypus* (e.g. HOFFSTETTER, 1963), todavia, FRAILEY *et al.* (1980) sustentam que o material seria melhor atribuído a uma espécie distinta da atual, *M. pertidus* Ameghino, 1902. Segundo FRAILEY *et al.* (1980), o material apresenta características mais robustas, divergindo da espécie atual pela presença de incisivos menos curvados, arco zigomático mais robusto, séries dentárias divergindo posteriormente num ângulo maior, e mandíbula com crista massetérica mais desenvolvida. No Uruguai, a presença de *M. coypus* é confirmada ao norte do Uruguai, Formação Sopas (UBILLA *et al.*, 2004). Na Argentina são conhecidos durante Lujanense, *M. priscus* na Província de Buenos Aires (CIONE *et al.*, 1999) e *M. coypus* na região Mesopotâmica (FERRERO & NORIEGA, 2009).

No Brasil, CARTELLE & LESSA (1989) reportaram *M. coypus* para cavernas do Pleistoceno/Holoceno do interior da Bahia. RODRIGUES & FERIGOLO (2004) reportaram *M. coypus* para os depósitos da planície costeira do Rio Grande do Sul, e PEREIRA *et al.* (2009) reportaram *Myocastor* sp. para o Arroio Chuí.

1.8 O registro fóssil de caviomorfos do Brasil

De acordo com VUCETICH & VERZI (1999), o conhecimento sobre os roedores brasileiros ainda é escasso em relação ao de países limítrofes. Todavia, nos últimos anos novos trabalhos vêm contribuindo para a compreensão desta temática no Brasil. No Brasil existem fósseis de roedores provenientes do Oligoceno final, Mioceno final, Pleistoceno final e Holoceno (Fig. 10).

Os roedores mais antigos do Brasil provêm de sedimentos do Oligoceno final da Formação Tremembé em São Paulo. Desta localidade, VUCETICH *et al.* (1993) descreveram *Paulacoutomys paulista* Vucetich *et al.* 1993, e VUCETICH & RIBEIRO (2003) descreveram *Sallamys minutus* Vucetich & Ribeiro, 2003; ambos táxons da família Echimyidae.

Na Formação Solimões (Mioceno final) do Acre, é reconhecida uma importante fauna de roedores caviomorfos. De acordo com NEGRI *et al.* (2010), esta é mais jovem fauna prévia à chegada dos imigrantes norte-americanos durante o GIBA. Para esta região são citados *Neoepiblema horridula* (Ameghino, 1886) e *N. ambrosettianus* (Ameghino, 1908), *Phoberomys* Kraglievich, 1926, *Eumegamys paranensis* Kraglievich, 1926, *Tetrastylus* sp. Ameghino, 1886, *Gyriabrus* sp.

Ameghino, 1891, *Simplimus* sp. Ameghino, 1904, *Potamarchus murinus* Burmeister, 1885 e *P. sigmodon* Ameghino, 1891, *Telycomys amazonensis* Frailey, 1986, *Scleromys colombianus* Fields, 1957, *Kiyutherium orientalis* Francis & Mones, 1965 e Hydrochoeridae indet., Eumysopinae indet. e Erethizontidae indet. (PAULA COUTO, 1978a; FRAILEY, 1986; SANT'ANNA, 1994; NEGRI & FERIGOLO, 1999; RANZI, 2000).

Os depósitos brasileiros que contêm mamíferos mais jovens do que a Formação Solimões são todas atribuídas ao Quaternário, mais especificamente ao final do Pleistoceno final e Holoceno, localizadas nos estados de Minas Gerais, Espírito Santo, São Paulo, Pará, Rondônia, Sergipe, Rio Grande do Norte, Piauí, Pernambuco, Bahia, Mato Grosso do Sul, Goiás, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Neste intervalo de tempo, os três grupos de roedores principais (caviomorfos, sciurídeos e sigmodontíneos) já se encontram mesclados no registro fóssil.

Das localidades quaternárias, a fauna melhor representada tem sido reconhecida dos sistemas cársticos de Lagoa Santa em Minas Gerais. De acordo com PAULA COUTO (1971), além de sigmodontíneos e sciurídeos, os caviomorfos desta localidade incluem: *Carterodon* Waterhouse, 1848, *Isothrix* Wagner, 1845, *Proechimys*, *Clyomys* Thomas, 1916, *Euryzygomatomys* Goeldi, 1901, *Echimys* G. Cuvier, 1809, *Dicolpomys* Winge, 1888, *Myocastor*, *Dasyprocta azarae* Lichtenstein, 1823, *Cavia*, *Galea*, *Hydrochoerus*, *Neichoerus*, *Coendou* Lacépède, 1799 e *Tetrastylus walteri* Paula Couto, 1951. Este último táxon descrito por PAULA COUTO (1951) é bastante peculiar, uma vez que este gênero desaparece no Plioceno da Argentina, e só aparece novamente em Lagoa Santa.

O Espírito Santo apresenta um único registro feito por PAULA COUTO (1978) para Serra do Gronda, que referiu material de *Dasyprocta* cf. *D. azarae*.

Em São Paulo, roedores cricetídeos, sciurídeos e caviomorfos são reportados para o Abismo Iguatemi do Pleistoceno/Holoceno, onde são conhecidos restos de Echimyidae (CASTRO & LANGER, 2005) e para o Abismo Ponta de Flecha, onde são listados *Kannabateomys* Waterhouse, 1848, *H. hydrochaeris* e *A. paca* (CHAHUD, 2005).

No Pará existem depósitos holocénicos associados a sítios arqueológicos onde foram reportados sciurídeos, sigmodontíneos e caviomorfos (TOLEDO *et al.*, 1999). Os caviomorfos reportados por estes autores são: *Coendou prehensilis* (Linnaeus, 1758), *Dasyprocta* spp. Illiger, 1811, *H. hydrochaeris*, *Agouti paca*

Linnaeus, 1766, *Proechimys* sp., *Echimys* spp., e *Dactylomys dactylinus* Emmons, 1997.

Em Rondônia há um único registro do gênero *Neichoerus*, proveniente da Formação Rio Madeira do Pleistoceno final (COZZUOL *et al.*, 2006).

Em todo o nordeste do país existem depósitos do tipo tanque, de onde importantes assembleias de mamíferos têm sido coletadas (e.g. PORPINO *et al.*, 2004), todavia, a ocorrência de roedores é escassa. Outro tipo de ambiente sedimentar encontrado no nordeste do Brasil são os ambientes cársticos, que formam complexos de cavernas em rochas calcárias. Caviomorfos são encontrados neste tipo de ambiente no Rio Grande do Norte, onde são conhecidos restos de *H. hydrochaeris* (OLIVEIRA *et al.*, 1985); Sergipe, na Toca da Raposa, onde se conhece o registro de *Galea spixii* (DANTAS, 2009); e Ceará, nas grutas calcárias do Parque Nacional de Ubajara do Pleistoceno/Holoceno, de onde foram recentemente descritos materiais de *Kerodon* sp., *Coendou prehensilis* e *Thrichomys* sp. (OLIVEIRA, 2010).

No Piauí, importantes materiais são descritos para o Quaternário, provenientes de depósitos arqueológicos, principalmente da Serra da Capivara, São Raimundo Nonato. Para esta localidade são citados: *Thrichomys apereoides* (Lund, 1839), *Kerodon rupestris* Wied, 1820, *Galea spixii* e *Agouti paca* (GUERIN *et al.*, 1993).

Na Bahia os registros são provenientes do Pleistoceno/Holoceno de sistemas cársticos de várias localidades, sendo as principais a Toca da Boa Vista, Toca dos Ossos, Gruta dos Brejões, Toca da Barriguda, Grutas de Iraquara e Toca das Onças. Para estas localidades são referidos: *Galea* sp., *Kerodon rupestris*, *Myocastor coypus*, *Dasyprocta* sp., *Neichoerus sulcidens* e *Coendou magnus* (Lund, 1839) (CARTELLE & LESSA, 1989; LESSA *et al.*, 2008).

No Mato Grosso do Sul, uma importante fauna quaternária é listada para Serra da Bodoquena, onde são conhecidos *Carterodon sulcidens* (Lund, 1841), *Clyomys* sp., *Thrichomys apereoides*, *Cavia* sp., *H. hydrochaeris* e *Dasyprocta* sp. (SALLES *et al.*, 2006).

Em Goiás são conhecidos caviomorfos provenientes do Quaternário de sistemas cársticos de Serra da Mesa, onde são conhecidos *Agouti paca*, *Dasyprocta* sp., *Carterodon sulcidens*, *Proechimys* sp., e *Thrichomys aperoides* (SALLES *et al.*, 1999).

Em Santa Catarina, o registro de caviomorfos é exclusivo holocênico proveniente de sítios arqueológicos, onde se conhecem materiais atribuídos a *H. hydrochaeris* (CASTILHO & SIMÕES-LOPES, 2001).

No Rio Grande do Sul, os depósitos pleistocênicos são de origem fluvial (Rio Quaraí, Arroio Touro Passo, Arroio Chuí e Sanga da Cruz), além dos depósitos submersos da plataforma continental, enquanto que os holocênicos são todos provenientes de sítios arqueológicos (HADLER, 2008; HADLER *et al.*, 2008). O registro fóssil destas localidades é discutido no próximo tópico.



Figura 10. Principais localidades com registros de caviomorfos fósseis do Brasil.

1.9 O atual conhecimento sobre os caviomorfos do Quaternário do Rio Grande do Sul

No Quaternário do Rio Grande do Sul os caviomorfos e sigmodontineos são registrados no Pleistoceno e Holoceno, e os sciurideos, até o momento, não apresentam registro fóssil, sendo conhecidos somente na atualidade. De acordo com JARDIM (2007), atualmente são conhecidos no Rio Grande do Sul os caviomorfos: *Ctenomys torquatus* Lichtenstein, 1830, *C. flamarioni* Travi, 1981, *C. minutus* Nehring, 1887 e *C. lami* Freitas, 2001, *Cuniculus paca*, *Dasyprocta azarae*, *H. hydrochaeris*, *Cavia aperea* Erxleben, 1777 e *C. magna* Ximenes, 1980, *Sphiggurus villosus* (F. Cuvier, 1825), *Myocastor coypus*, *Kannabateomys*

amblyonyx Wagner, 1845, *Phyllomis dasythrix* Hensel, 1872 e *P. medius* Thomas, 1909.

Segundo a recente compilação de BENCKE et al. (2009), a fauna atual de roedores do RS apresenta uma variedade de formas e hábitos. Existem táxons de distribuição exclusiva de ambientes florestais (Mata Atlântica), como *K. amblyonix*, associados a ambientes terrestres e outros arborícolas como *S. villosus*. *C. paca* e *D. azarae* são encontrados em ecossistemas florestais, principalmente do norte do estado. Os táxons de hábitos semiaquáticos incluem *H. hydrochaeris* e *M. coypus*. Os Ctenomyidae são restritos aos ambientes arenosos do RS. No caso de *C. torquatus*, este é vinculado a ecossistemas abertos da região da campanha, e as outras espécies do gênero *Ctenomys* são encontradas na PCRS.

Os fósseis de caviomorfos são reportados, previamente e neste trabalho, para depósitos pleistocênicos do Arroio Touro Passo, Rio Quaraí, Sanga da Cruz, Arroio Chuí e plataforma continental (Planície Costeira) e no Holoceno para sítios arqueológicos da região central do estado (Fig. 11).

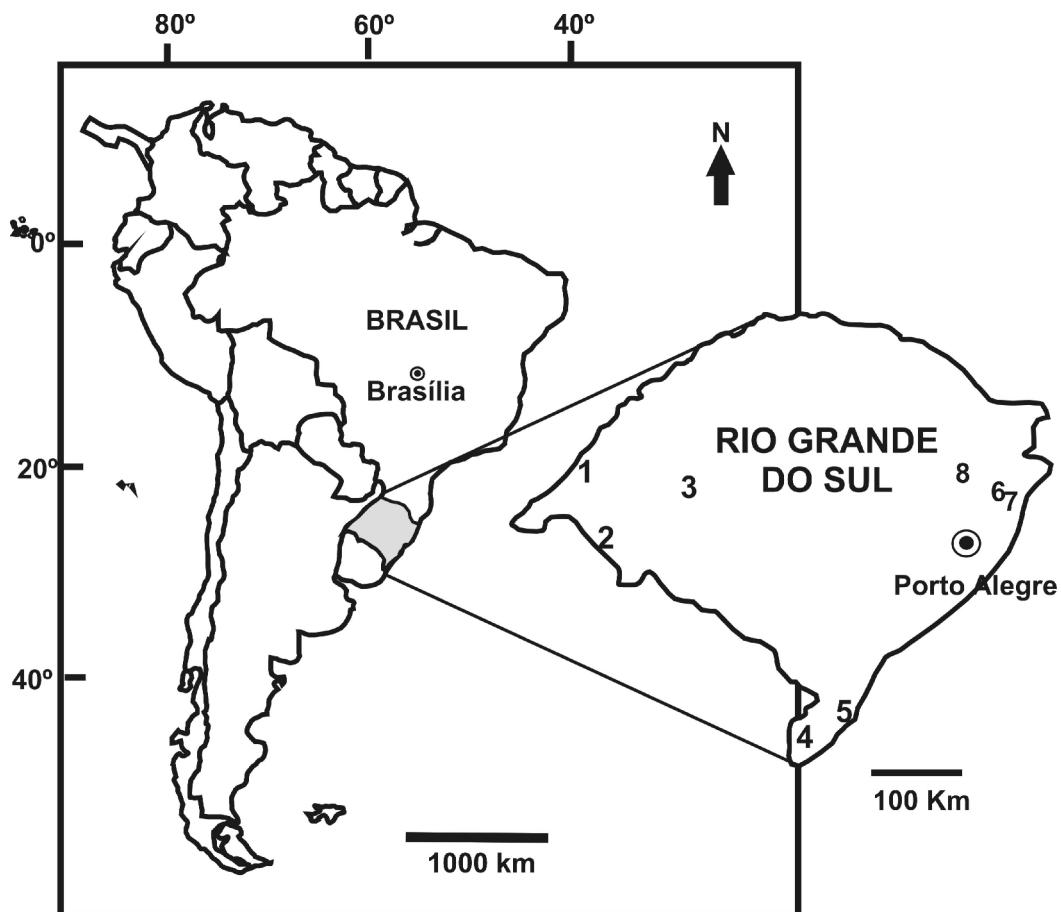


Figura 11. Localidades com fósseis de caviomorfos do Quaternário do Rio Grande do Sul referidas no texto. Pleistoceno 1-5 e Holoceno 6-8. **1.** Arroio Touro Passo; **2.** Rio Quaraí; **3.** Sanga da Cruz; **4.** Arroio Chuí; **5.** Planície costeira; **6.** Sítio Sangão; **7.** Sítio Deobaldino Marques; **8.** Sítio Garivaldino.

De modo geral, o conhecimento sobre caviomorfos do Pleistoceno do sul do Brasil é bastante escasso em relação aos países limítrofes, como o Uruguai e Argentina. Para a Formação Touro Passo, OLIVEIRA (1992) reportou uma porção palatal para o Arroio Touro Passo e KERBER & OLIVEIRA (2008a) reportaram um crânio de *Hydrochoerus* cf. *H. hydrochaeris* (material aqui revisado) e um fragmento de dente de Caviidae indet. Para o Rio Quaraí, OLIVEIRA (1992) reportou uma pré-maxila de *H. hydrochaeris*. Para a plataforma continental, RODRIGUES & FERIGOLO (2004) reportaram diversos dentes e um fragmento de dentário de *Myocastor coypus*, um molariforme de Dolichotinae indet. e um dentário sem dentes de Eumysopinae indet. (Fig. 12). Para o Arroio Chuí, UBILLA *et al.* (2008) reportaram fragmentos cranianos e dentário e elementos pós-cranianos de *Microcavia* sp. (Fig. 13) e PEREIRA *et al.* (2009) reportaram molariformes isolados de Caviidae indet. e *Myocastor* sp.

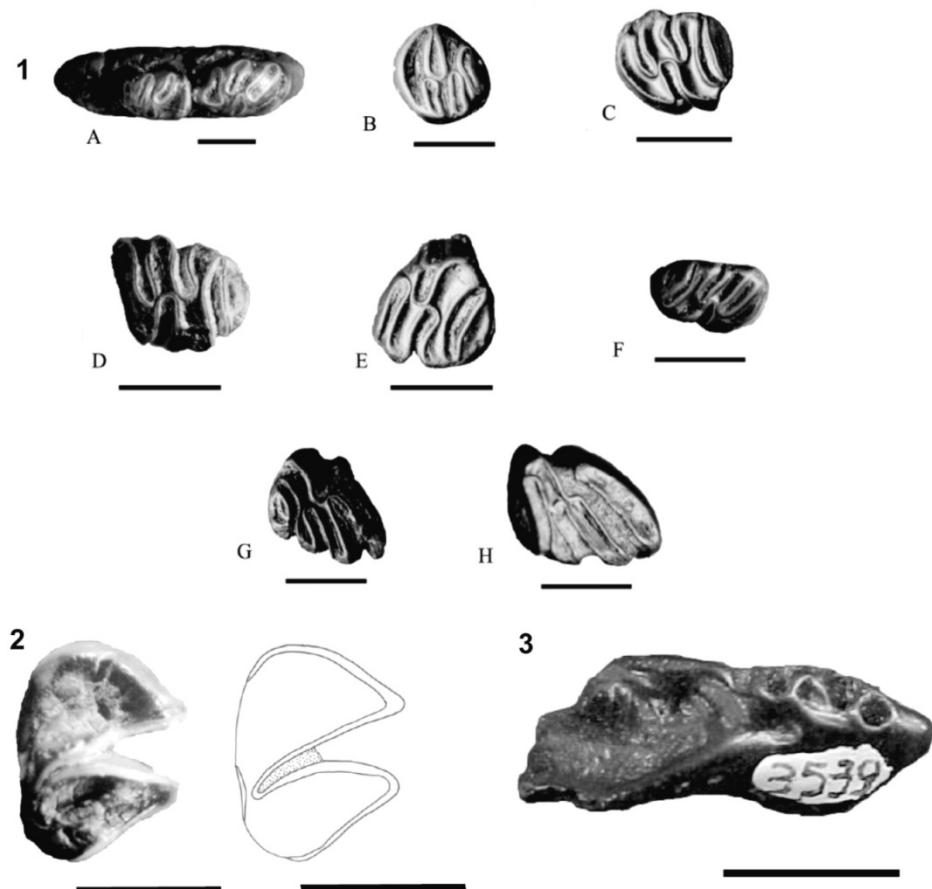


Figura 12. Roedores pleistocênicos reportados por RODRIGUES & FERIGOLO (2004). 1. *Myocastor coypus*, **A.** fragmento de dentário esquerdo com m1 e m2, **B.** DP4 direito; **C.** M1 esquerdo, **D.** M2 esquerdo, **E.** M3 direito, **F.** dp4 esquerdo, **G.** m2 esquerdo; **H.** m3 esquerdo; 2. Dolichotinae indet., PM4 direito; 3. Eumysopinae indet., dentário direito. Escala de 5 mm.

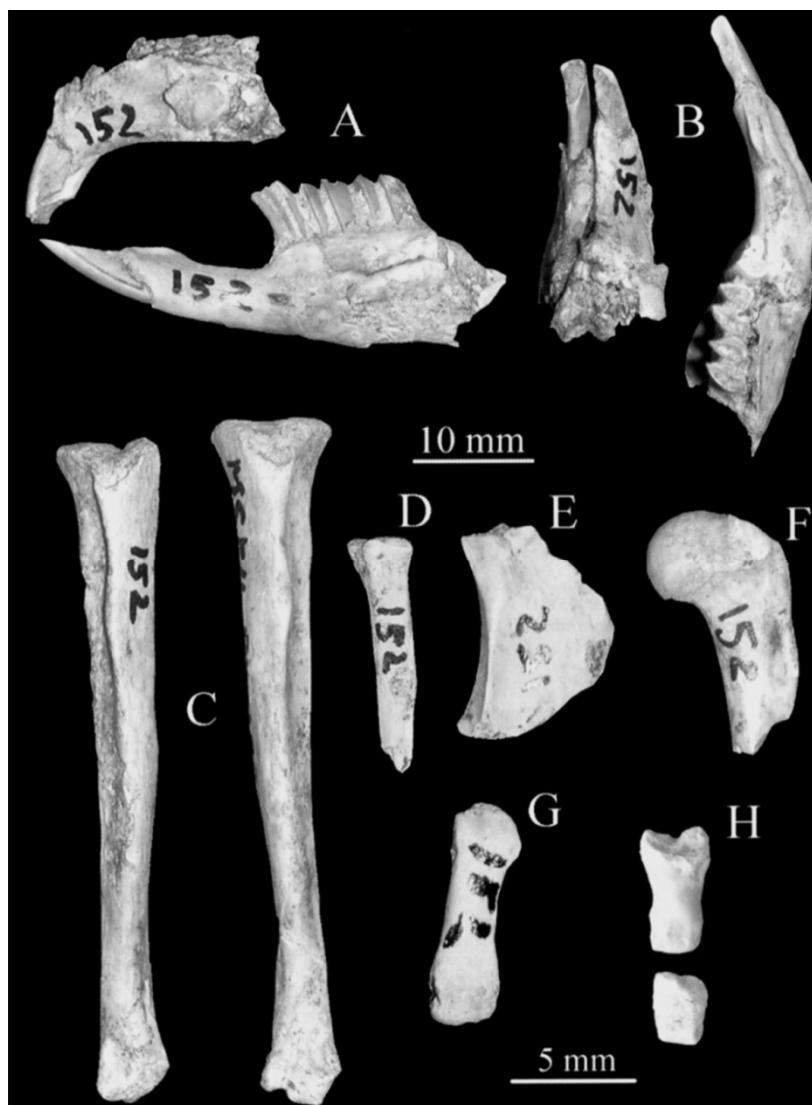


Figura 13. Restos cranianos e pós-cranianos de *Microcavia* sp. reportados por UBILLA et al. (2008). **A-B.** parte anterior do crânio e mandíbula esquerda em vista lateral **A.** e oclusal **B.;** **C.** tíbias esquerda e direita, em vista anterior; **D.** Região proximal do rádio, em vista anterior; **E.** ílio esquerdo, em vista externa; **F.** região proximal do úmero, em vista interna; **G.** McIV direito; **H.** I e II falanges.

Para o Holoceno, uma importante fauna de caviomorfos foi descrita por HADLER et al. (2008) (Fig. 14). Os autores reportaram para sítios arqueológicos nos municípios de Montenegro e Santo Antônio da Patrulha, os caviomorfos *Cavia* sp., *C. aperea*, *C. magna*, *Ctenomys* sp. Blainville, 1896, *Phyllomys* sp. Lund, 1839, *Myocastor coypus*, *Euryzygomatomys mordax* (Winge, 1888), *Dicolpomys fossor* Winge, 1888, e descreveram um novo táxon, *Clyomys riograndensis* Hadler et al. (2008). De acordo com a compilação de ROSA & JACOBUS (2009), para os sítios arqueológicos do Rio Grande do Sul, cujas datações variam de 9.430 a 280 anos AP são registrados *Phyllomys* sp., *Ctenomys* sp., *Sphiggurus villosus*, *Cavia* sp., *C. aperea*, *C. magna*, *H. hydrochaeris*, *D. azarae*, *Agouti paca*, e *Myocastor coypus*.

Recentemente ROTH *et al.* (2008) reportaram uma fauna de roedores provenientes do sítio arqueológico RS-S-395: Deobaldino Marques, em Santo Antônio da Patrulha, sem datações absolutas, todavia, tentativamente correlacionado aos sítios arqueológicos RS-S337: Monjolo e RS-S-327: Sangão, (com datações de 8.800 a 3.730 anos AP) baseado na presença, nestes sítios, de material arqueológico da Tradição Umbu. Os autores reportaram a presença de *Phyllomys* sp., *Euryzygomatomys* sp. e *Dicolpomys* aff. *fossor*.

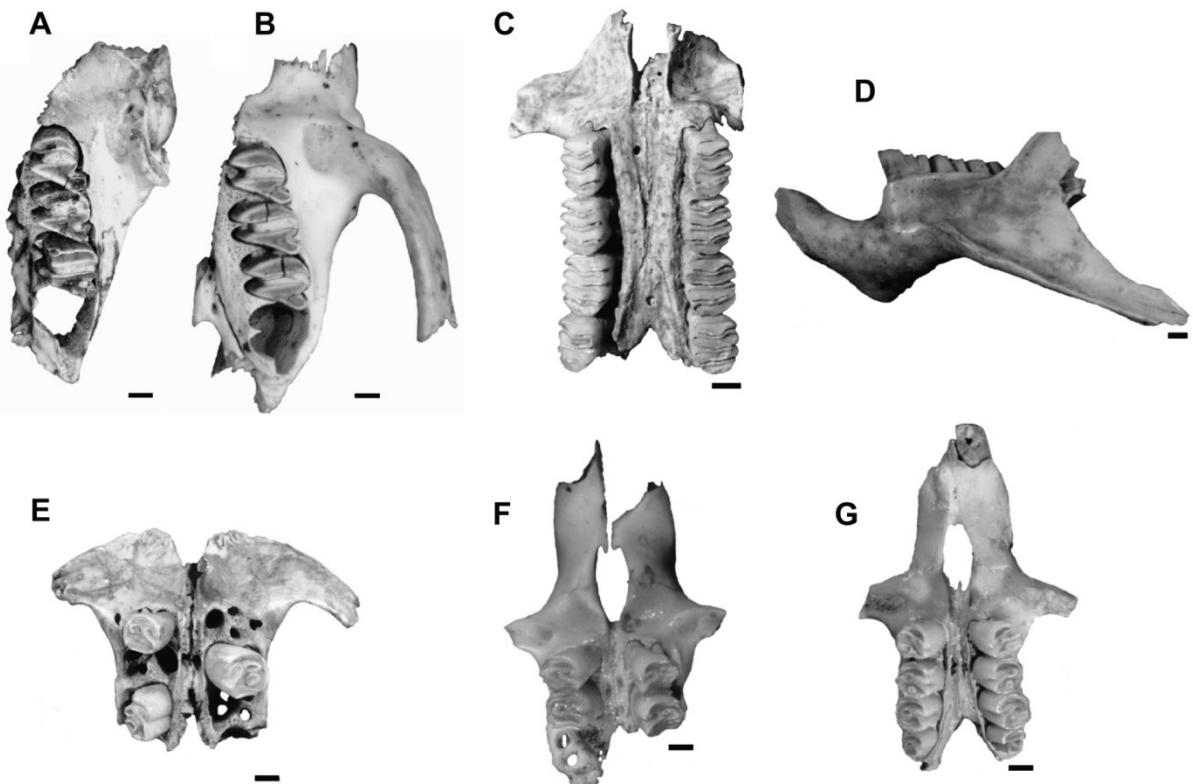


Figura 14. Alguns dos materiais descritos por HADLER *et al.* (2008). **A.** *C. aperea*, maxila esquerda em vista ventral; **B.** *C. magna*, maxila esquerda em vista ventral; **C.** *Phyllomys* sp., fragmento palatal em vista ventral; **D.** *Phyllomys* sp., dentário esquerdo em vista lateral, **E.** *E. mordax*, fragmento palatal em vista ventral **F.** *D. fossor*, fragmento palatal em vista ventral; **G.** *C. riograndensis*, fragmento palatal em vista ventral. Escalas: 1 mm.

1.10 Objetivos

A sistemática de roedores é complexa em virtude da grande diversidade do grupo. Isto faz com que muitas vezes as identificações sejam equivocadas, ou realizadas sem a descrição de estruturas diagnósticas. Espécimes de roedores têm sido reportados para o Pleistoceno final do Rio Grande do Sul, porém alguns permanecem com sua identificação mal definida, ou foram apenas listados, sem descrição e comparação, além de existir material inédito em coleções do estado. Para futuras interpretações, sejam paleobiogeográficas, bioestratigráficas ou paleoecológicas é necessário que a identificação dos espécimes apresente critérios satisfatórios, sendo este o objetivo principal deste trabalho. Muitos táxons de roedores são considerados bons indicativos paleoclimáticos e paleoambientais, o que também permite fazer inferências sobre estes aspectos durante o período que compreende a deposição dos pacotes sedimentares aqui envolvidos. Desta forma, o presente trabalho tem os seguintes objetivos:

- Realizar descrição osteológica e identificação taxonômica de espécimes roedores Caviomorpha, provenientes de depósitos pleistocênicos do Rio Grande do Sul;
- Discutir as implicações paleobiogeográficas dos táxons estudados;
- Inferir aspectos paleoambientais.

CAPÍTULO 2 – MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Material, métodos, nomenclatura e abreviaturas

O material aqui descrito pertence às coleções da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Uruguaiana (MCPU-PV), Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN-PV) e Museu Coronel Tancredo Fernandes de Melo (MCTFM-PV).

Os espécimes atribuídos neste trabalho à *H. hydrochaeris* e o crânio de *Myocastor* (MCN-PV 9712) apresentavam-se totalmente incrustados, não permitindo a visualização das estruturas. Então foram preparados com auxílio de um martelo pneumático e agulhas histológicas, utilizando-se de “camas” de gesso cobertas por papel alumínio, a fim de manipular os espécimes de forma mais segura, como sugerido por NEGRI & FERIGOLO (1999).

A nomenclatura dentária segue MONES (1991) para Hydrochoeridae, KRALIEVICH (1930) e QUINTANA (1996) para Caviidae e as recomendações de VUCETICH & VERZI (1994) para Myocastorinae; e MONES (1982) para a hipsodontia.

As unidades bioestratigráficas utilizadas seguem o esquema proposto por CIONE & TONNI (2005) proposto com base na Província de Buenos Aires, porém válida, para América do Sul austral.

As subdivisões geocronológicas empregadas seguem as recomendações de RIOS-NETTO *et al.* (2001).

Abreviaturas institucionais

MCN-PV, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, coleção de Paleovertebrados;

MCN-M, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, coleção de Mastozoologia;

MCN-PV. DM, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, coleção de Paleovertebrados, Coleção Didática Mamíferos;

MCPU-M, Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Uruguaiana, coleção de Mastozoologia;

MCPU-PV, Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Uruguaiana, coleção de Paleovertebrados;

MCTFM-PV, Coleção de paleovertebrados do Coronel Tancredo Fernandes de Melo;

MDJ-Mr, Coleção de Mamíferos recentes do Laboratório de Paleontologia do Museu Dom José (SOBRAL-CE);
 MLP, Coleção de Paleontologia de Vertebrados e Coleção de Mastozoologia, Museo de La Plata;
 MHD-P, Museo Histórico Departamental de Artigas;
 UNSGH, Universidad Nacional del Sur, Geología Histórica;
 MN, Museu Nacional, Rio de Janeiro.

Material referido:

Hydrochoerus hydrochaeris

MCPU-PV 047, Crânio bastante fraturado faltando os arcos zigomáticos e os nasais.
MCN-PV 9574, Porção craniana faltando a porção rostral. Este espécime demonstra uma alteração, na qual uma parte da região direita lateroventral da maxila (região do p4 e m1, e raiz ventral do processo zigomático da maxila) encontra-se esmagada e um fragmento da pré-maxila com um fragmento do incisivo está soldado a parede lateral da maxila.

MCN-PV 9573, dentário direito faltando a porção posterior. A série dentária está preservada, com exceção do incisivo em que se preservou somente dentro do alvéolo.

MCPU-PV 043, m1 esquerdo.

MCN-PV 1978, pré-maxila direita.

MCN-PV 2072, pré-maxila esquerda.

MCN-PV 9572, fragmento de dentário.

MCN-PV 9723, m1 ou m2 esquerdo.

MCTFM-PV 0756, M1 ou M2 direito.

Galea sp.

MCPU-PV 221, dentário esquerdo, faltando a porção distal, com a série p4-m3 preservada.

Dolichotinae indet.

MCTFM-PV0736, m1 ou m2 isolado.

LGP-V0001, molariforme isolado fragmentado.

Lagostomus sp.

MCTFM-PV 0769, dentário esquerdo faltando a parte posterior

Myocastor sp.

MCN-PV 10070, m2 direito.

MCN-PV 9712, crânio incompleto.

MCN-PV 9721, região palatal com P4, M1 e M2

MCN-PV 9719, fragmento de dentário esquerdo com m2 e m3.

MCN-PV 9720, fragmento de dentário esquerdo com m1, m2 e m3.

MCN-PV 9722, fragmento de dentário direito com m2.

Procedência geográfica e estratigráfica:

MCPU-PV 047, Localidade Barranca Grande, Arroio Touro Passo; MCPU-PV 043, MCPU-PV 221, Localidade Ponte Velha I, Arroio Touro Passo; MCN-PV 9574; MCN-PV 9573; MCN-PV 1978; MCN-PV 2072; MCN-PV 9572, Arroio Touro Passo, Formação Touro Passo, afloramento desconhecido. MCN-PV 9712, Localidade *Myocastor*, Arroio Touro Passo; MCN-PV 10.070, Sanga da Cruz, Alegrete. MCTFM-PV 0769, MCTFM-PV0736, Arroio Chuí. MCN-PV 9721; MCN-PV 9719; MCN-PV 9720; MCN-PV 9722, Balneário Hermenegildo, Planície costeira.

Espécimes comparativos:

Espécimes recentes

Hydrochoeridae

H. hydrochaeris: MCPU-M 041, 046, 047, MCN-M 3217, MCN-M 0502, MCN-M 1696, MCN-M 3206, MCN-M 1766, MCN-M 1639, MCN-M 3205, MCN-M 3208, MCN-M 3219, MCN-M 3026, MCN-M 1699, MCN-M 3221, MCN-M 3239, MCN-M 3207, MCN-M 3224, MCN-M 1691, MCN-M 3223, MCN-M 3222, MCN-M 1698, MCN-M 1697, MCN-M 2652, MCN-M 2679, MCN-M 2721, MCN-M 2830, MCN-M 1098, MCN-M 2727, MCN-M 2812, MCN-D0-0350.

Caviidae

Cavia aperea: MCPU-M 007, MCPU-M 034.

Kerodon rupestris: MDJ/Mr 002, MN 263 (41-44).

Kerodon acrobata: MN-227 (28-30).

Microcavia australis: MLP 683 (1-10, 12, 13, 15-18, 24, 25), MLP 684 (1-23).

Microcavia sp.: MLP 15-X-98.2, MLP 382, MLP 386, MLP 391.

Galea musteloides: MLP 5.VII.45.1, MLP II.49.5, MLP 738 (2, 4, 6, 7), MLP 15.X.28.5, MLP 22.VI.99.2, MLP 676, MLP 14-IX-98-3, MLP 1665, MLP 553, MLP 6-XII-35.2, MLP 22.VI.99.1, MLP 22.VI.8.

Galea spixii: MN 2607, MN 2031, MN 101 (16-18), MN 10122, MN 10126, MN 10135, MN 10141, MN 10145, MN 10147, MN 10149, MN 10151, MN 10153, MN 10156, MN 10158, MN 34546, MN 345 (69-70), MN 34573, MN 34577, MN 34580, MN 34585, MN 35427, MN 35433, MN 354 (35-36), MN 35444, MN 354 (46, 52), MN 35445, MN 35454, MN 35613, MN 35623, MN 35625, MN 35628, MN 35737, MN 34833, MN 34837, MN 34842.

Dolichotis patagonum: MLP 371, MLP 8.XI.95.5, MLP 488, MLP 247, MLP 371 (Juvenil), MLP 5.II.49.2 (Juvenil), MLP 1418.

D. salinicola: MLP 672, MLP 673.

Chinchillidae

Lagostomus maximus: MCPU-M 013, MLP 2-VI-60-7, MLP 1657, MLP 1656, MLP 5-II-49-4, MLP 359, MLP 1773, MLP 1617, MLP 1659, MLP 26-V-99-5, MLP 1728, MLP 1639, MLP 1599, MLP 30-V-97-1, MLP 1636, MLP 30-XII-02-3, MLP 1781, MLP 1601, MLP 05-IX-97-01, MLP 19-V-98-1, MLP 1654, MLP 19-IX-47-3, MLP 1729, MLP 1649, MLP 19-V-98-3, MLP 19-V-98-2, MLP 1637, MLP 1598, MLP 19-IX-47-4, MLP 1650, MLP 25-X-95-2, MLP 1602, MLP 1774, MLP 1642, MLP 26-V-99-6, MLP 1597, MLP 693.

Chinchilla laniger MCN-M 2805, MLP-M 1767.

Lagidium viscacia: MLP 1429, MLP 1432, MLP 20-V-96-1.

Lagidium sp.: MLP 22-IV-47-4; MLP 377, MLP 343.

Myocastorinae

Myocastor coypus: MCN-M 3038, MNC-M 2519, MCN-M 3215, MCN-M 2958, MCN-M 1023, MCN-M 3212, MCN-M 2829, MCN-M 3216, MCPU-M 010, MCPU-M 006,

MCPU-M 012, MCN-M 2860, MCN-PV.DM 0004, MCN-PV.DM 0005, MCN-M 3210, MCPU-M 049, MCN-M 3213, MCN-M 3037, MCN-M 3209, MCN-M 1022, MCN-M 3214, MCN-M 2758, MCN-M 2859, MCN-M 2719, MCN-M 1704, MCN-M 2719, MCN-M 2672, MCN-M 2737.

Espécimes fósseis

Neochoerus cf. *N. aesopi*: MHD-P 273

Neochoerus sp.: UNSGH 645

Galea sp. de Paso Otero: MLP- 80-VIII-139

G. musteloides de Arroyo Calchini, Holoceno: MLP-IX-29-55

G. musteloides de Córdoba, Holoceno: MLP-52-IX-27-61

Galea sp. de Cueva Tixi Pleistoceno/Holoceno: MLP 84.X.20-(40-48, 50-55).

2.2 Geologia e Paleontologia das localidades de estudo

As localidades fossilíferas pleistocênicas do Rio Grande do Sul que contêm roedores fósseis são de origem fluvial e foram depositadas durante o Pleistoceno final, com exceção da Planície Costeira, que apresenta uma variação de idades do Ensenadense ao Lujanense, proporcionadas pelos eventos de regressão e transgressão ocorridos durante o Pleistoceno (LOPES *et al.*, 2010). Os depósitos do Holoceno que contêm restos de vertebrados são exclusivamente sítios arqueológicos (HADLER, 2008).

Neste capítulo discutimos aspectos geológicos paleontológicos do Arroio Touro Passo, Sanga da Cruz, Arroio Chuí, plataforma continental, de onde provêm os materiais aqui estudados (Fig. 15).

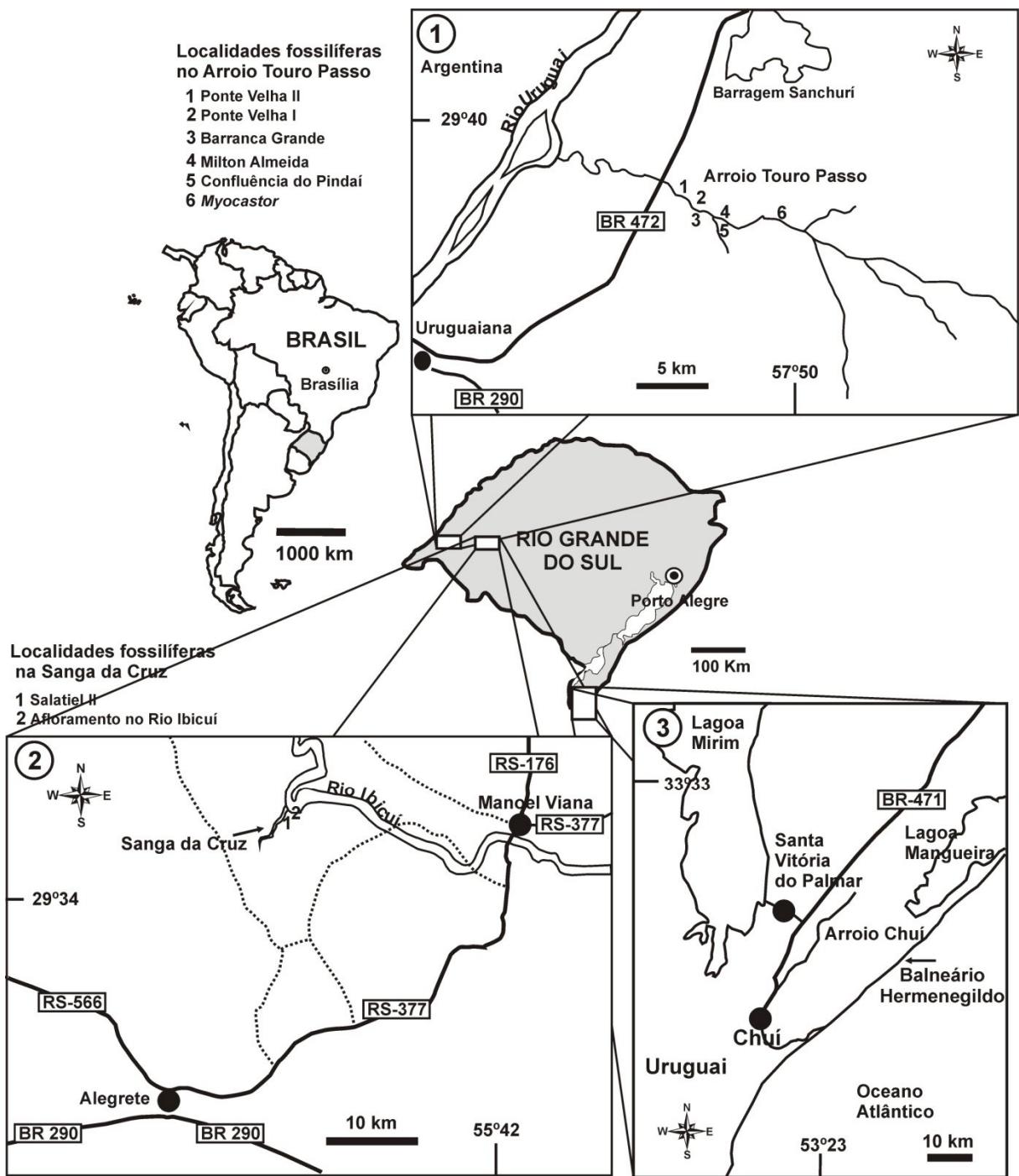


Figura 15. Mapa com as localidades fossilíferas deste estudo. 1. Arroio Touro Passo, 2. Sanga da Cruz e 3. Planície Costeira (Arroio Chuí e Balneário Hermenegildo).

2.2.1 Arroio Touro Passo

O Arroio Touro Passo localiza-se no oeste do RS, no município de Uruguaiana (57°50' S e 29°40' O) (Fig. 15.1), e é uma das localidades melhor estudadas do Quaternário do Rio Grande do Sul (RIBEIRO *et al.*, 2007). A Formação Touro Passo foi definida por BOMBIN (1976), na bacia hidrográfica do Arroio Touro Passo como depositada durante o Pleistoceno final. BOMBIN (1976) dividiu esta

Formação em dois membros: o Membro Rúdaceo, depositado sobre o embasamento basáltico da Formação Serra Geral, que teria se depositado num período de 13.000 - 12.000 anos AP, e sobre este, estaria o Membro Lamítico, que teria sua deposição entre 12.000 - 3.500 anos A.P.

OLIVEIRA & LAVINA (2000) criticaram o modelo do autor supracitado, argumentando que devido ao fato de que os pacotes sedimentares do Arroio Touro Passo possuem pouca espessura, estes não seriam apropriados para a definição de uma unidade formacional, pois os membros definidos por BOMBIN (1976) caracterizariam apenas um episódio local de sedimentação e que somente um estudo mais abrangente, considerando os demais cursos de água, permitiriam uma melhor definição estratigráfica para a sedimentação do Quaternário do oeste do RS. Além disso, posteriores datações radiométricas (Tabela 1), utilizando diversas técnicas, demonstraram que os fósseis e sedimentos são mais antigos do que suposto por BOMBIN (1976). Recentemente DA-ROSA (2009) sugeriu que a Formação Touro Passo pode ser reconhecida, não só no Arroio Touro Passo, como também em outros afluentes e drenagens da bacia hidrográfica do Rio Uruguai.

Atualmente, as litofácies encontram-se expostas somente em pequenas barrancas ao longo do arroio, (Fig. 16; 17) sendo que as localidades melhor estudadas são: Ponte Velha I ($29^{\circ}39'56.16''$ S e $56^{\circ}52'13.74''$ O) e II ($29^{\circ}39'45.46''$ S e $56^{\circ}52'48.35''$ O), Milton Almeida ($29^{\circ}40'20.57''$ S e $56^{\circ}51'59.20''$ O), Barranca Grande ($29^{\circ}40'31.98''$ S e $56^{\circ}51'46.14''$ O), e Confluência do Pindaí ($29^{\circ}40'47.66''$ S e $56^{\circ}51'20.48''$ O) (KERBER & OLIVEIRA, 2008a). Nestas localidades são encontrados restos de vertebrados (principalmente mamíferos), moluscos e troncos carbonificados (Fig. 16 C, D, G; 17 E, F). KERBER (2008), em uma análise tafonômica de fósseis de vertebrados concluiu que nenhuma das tafocenoses analisadas apresentou padrão de mortalidade em massa por eventos catastróficos, sendo que os elementos ósseos indicaram acumulação de seres mortos de modo natural.

A Formação Touro Passo tem sido interpretada, com base em sua fauna como de deposição temporalmente correlata à Formação Sopas no norte do Uruguai e Formação Toropí/Yupoí, na Província de Corrientes, Argentina (DA ROSA, 2003; OLIVEIRA & KERBER, 2009).

Tabela 1. Datações radiométricas realizadas na Formação Touro Passo¹³.

Idade	Método	Referência
11.010 ± 190	C ¹⁴	BOMBIN (1976)
10.810 ± 275	C ¹⁴	MILLER (1987)
42.600	TL	MILDER (2000)
15.400	TL	MILDER (2000)
16.327	TL	MILDER (2000)
15.970 ± 90	AMS	KOTZIAN <i>et al.</i> (2005)
16.650 ± 203	AMS	KOTZIAN <i>et al.</i> (2005)
34±6	RSE ¹⁴	KERBER <i>et al.</i> (<i>no prelo</i>) ¹⁵
28±3	RSE	KERBER <i>et al.</i> (<i>no prelo</i>)
23±5	RSE	KERBER <i>et al.</i> (<i>no prelo</i>)
19±3	RSE	KERBER <i>et al.</i> (<i>no prelo</i>)

Até o momento poucos são os dados publicados sobre a microestratigrafia das barrancas aflorantes no Arroio Touro Passo. Na localidade *Myocastor*¹⁶¹⁷ (Fig. 16 A-D) ocorrem fósseis isolados e semiarticulados em um nível siltoso com concreções carbonáticas no topo. Os fósseis exibem feições tafonômicas semelhantes aos fósseis encontrados na localidade Barranca Grande. Na localidade Barranca Grande¹⁸ (Fig. 16 E-G) ocorre uma litofácie siltosa, onde ocorrem restos semiarticulados e totalmente desarticulados de vertebrados, e abundantes concreções carbonáticas (OLIVEIRA & KERBER, 2009). KERBER (2008) abordou aspectos tafonômicos desta localidade e, baseado na composição politípica e poliespecífica das assembleias, sem um padrão de grupos de transportabilidade de VOORHIES (1969), interpretou-a como representativa de processos de baixa seleção hidráulica em um ambiente de planície de inundação. Embora o padrão de fraturas apoie a ocorrência de um transporte prévio, este não foi suficiente para selecionar os restos e causar abrasão física. KERBER (2008) sugeriu que os fósseis

¹³ KERBER & OLIVEIRA (2008a) referiram equivocadamente duas datações para o Arroio Touro Passo de MILLER (1987). Estas datações correspondem aos Rios Quaraí e Ibicuí.

¹⁴ Idades em *Kiloannum* (Ka).

¹⁵ Este trabalho encontra-se no capítulo de anexos.

¹⁶ A localidade que aqui chamamos *Myocastor* foi preteritamente chamada por BOMBIN (1976) como um dos pontos com “Maior frequência de mamíferos fósseis”.

¹⁷ Segundo o Dr. Átila Augusto Stock da Rosa (comunicação pessoal), este nível foi datado por termoluminescência (TL), revelando uma data de cerca de 16 mil anos AP.

¹⁸ BOMBIN (1976) mapeou esse sítio como um dos pontos com “Maior frequência de mamíferos fósseis”.

sofreram exposição subaérea prévia ao recobrimento. Todos os fósseis coletados na Barranca Grande apresentam intensa incrustação por Carbonato de Cálcio.

Na localidade Ponte Velha I (Fig. 17 A) os fósseis são encontrados em um nível de arenito conglomerático depositado sobre o basalto. Em termos tafonômicos, os restos da localidade Ponte Velha I inserem-se no Grupo I de VOORHIES (1969). Os bioclastos pequenos e bem classificados, fragmentados e com feições indicativas de transporte, suportam o caráter seletivo da água e um ambiente de alta energia, indicado pelo padrão de fratura dos ossos.

A paleontologia do Arroio Touro Passo foi pioneiramente estudada por BOMBIN (1976). Este autor realizou um estudo multidisciplinar abrangendo estudos sobre geologia e paleoecologia, e listou espécies de vertebrados e moluscos fósseis encontrados no arroio. Porém, esta lista de vertebrados não deveria ser utilizada devido ao fato de que o autor não referiu material, e diversos dos táxons listados não foram mais encontrados¹⁹ (ver KERBER & OLIVEIRA, 2008a). Posteriormente, diversos autores reportaram fósseis de moluscos (OLIVEIRA & MILDNER, 1990; OLIVEIRA, 1996; SANTOS, 1997; KOTZIAN & SIMÕES, 2006), vertebrados, principalmente mamíferos e em algumas exceções répteis e aves (OLIVEIRA, 1992; 1996; 1999; OLIVEIRA *et al.*, 1999; OLIVEIRA *et al.*, 2003; RIBEIRO *et al.*, 1995; MACIEL *et al.*, 1996; FACCIN *et al.*, 2004; SCHERER, 2006; SCHERER *et al.*, 2007; HSIOU, 2007; 2009; KERBER & OLIVEIRA 2008a, 2008b; OLIVEIRA & PEREIRA, 2009; SCHERER *et al.*, 2009; GASPARINI *et al.*, 2009) (Tabela 2). Até o momento, o único icnofóssil proveniente do Arroio Touro Passo, foi um coprólito reportado por KERBER & OLIVEIRA (2008a).

¹⁹ É interessante ressaltar que o estudo dos vertebrados não era o objetivo principal do trabalho de BOMBIN (1976), e sim, a definição da unidade geológica.

Tabela 2. Lista de vertebrados do Arroio Touro Passo. Baseada nas referências do texto e materiais aqui descritos.

Répteis	
Família Teiidae	<i>Macrauchenia patachonica</i>
<i>Tupinambis uruguaiensis</i>	Ordem Proboscidea
Família Chelidae	Proboscidea indet.
<i>Hydromedusa tectifera</i>	Ordem Perissodactyla
Aves	Família Equidae
Família Ciconiidae	<i>Equus (Amerhippus) neogaeus</i>
<i>Mycteria cf. M. americana</i>	<i>Hippidion</i> sp.
Mamíferos	Família Tapiridae
Ordem Xenarthra	<i>Tapirus</i> sp.
Família Dasypodidae	Ordem Artiodactyla
<i>Propraopus grandis</i>	Família Tayassuidae
<i>Propraopus aff. sulcatus</i>	<i>Tayassu</i> sp.
<i>Propraopus</i> sp.	<i>Catagonus stenocephalus</i>
Família Pampatheriidae	Família Cervidae
<i>Pampatherium typum</i>	<i>Antifer</i> sp.
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	<i>Morenelaphus</i> sp.
Família Glyptodontidae	Família Camelidae
“ <i>Neothoracophorus</i> aff. <i>elevatus</i> ”	<i>Hemiauchenia paradoxa</i>
<i>Glyptodon clavipes</i>	<i>Lama guanicoe</i>
<i>Glyptodon reticulatus</i>	<i>Lama gracilis</i>
<i>Panochthus tuberculatus</i>	Ordem Carnivora
<i>Panochthus</i> sp.	Família Canidae
Família Mylodontidae	Canidae indet.
<i>Glossotherium</i> sp.	Ordem Rodentia
Família Megatheriidae	Família Echimyidae
Megatheriidae indet.	<i>Myocastor</i> aff. <i>M. coypus</i> *
Ordem Notoungulata	Família Caviidae
Família Toxodontidae	<i>Galea</i> sp. *
<i>Toxodon</i> sp.	Família Hydrochoeridae
Ordem Litopterna	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> *
Família Macraucheniidae	Família Cricetidae
	Cricetidae indet.

* Materiais aqui descritos.

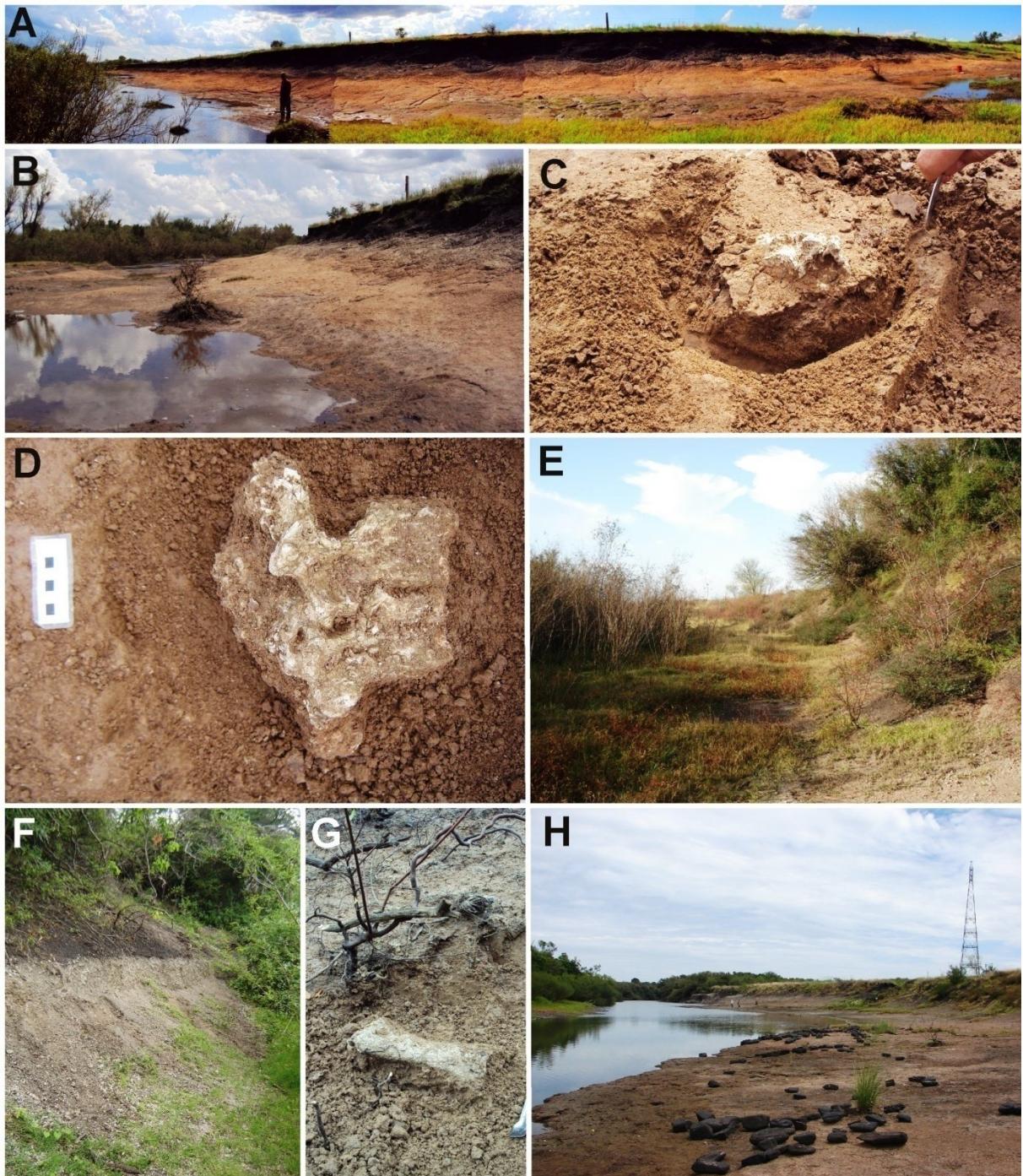


Figura 16. Localidades fossilíferas do Arroio Touro Passo. Localidade *Myocastor* (**A**, **B**); crânio de *Myocastor* (**C**) e vértebras articuladas de mamífero na localidade *Myocastor*; Localidade Barranca Grande (**E**, **F**), fóssil de mamífero na localidade Barranca Grande (**G**) e Localidade Milton Almeida (**H**).

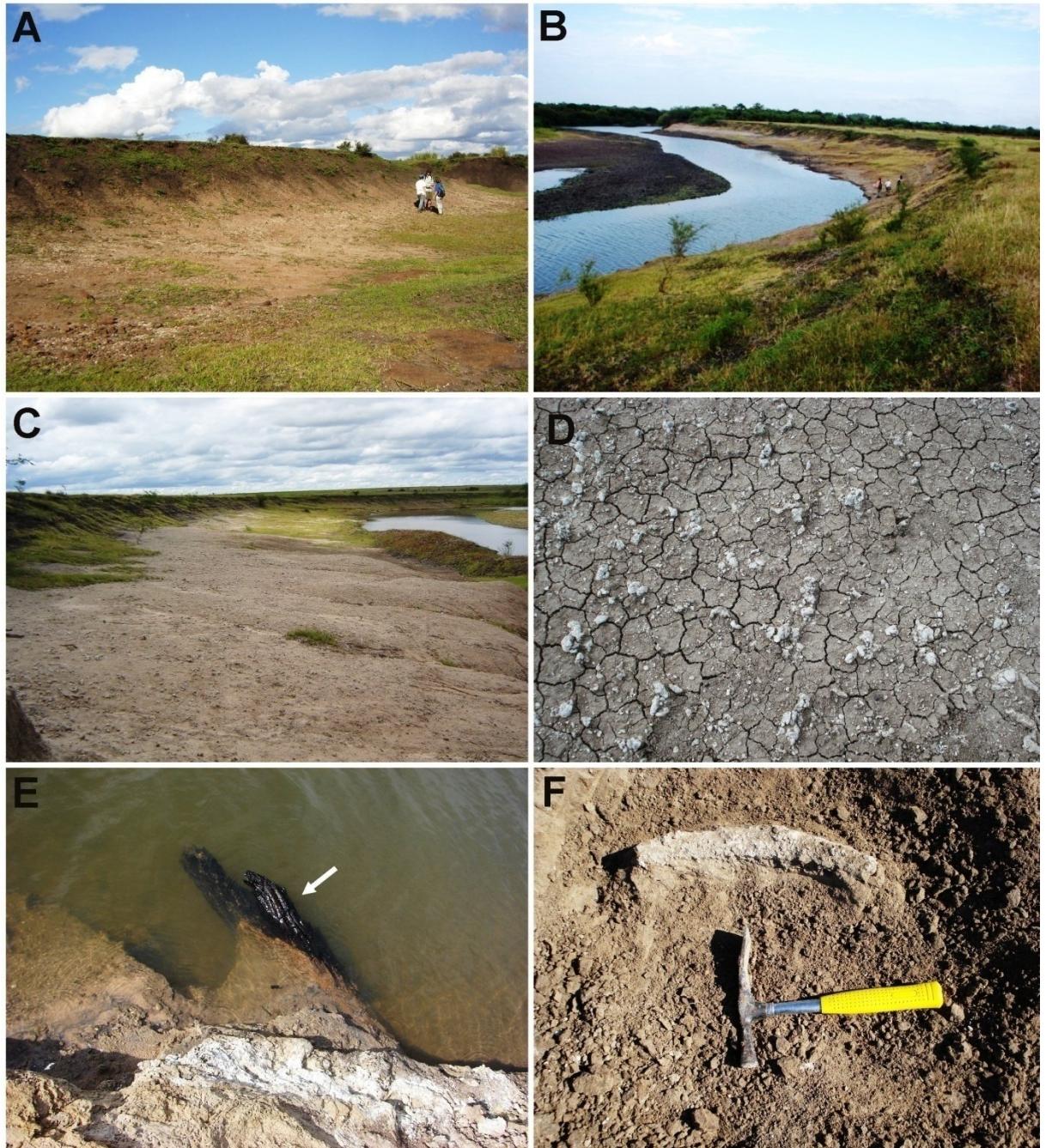


Figura 17. Localidades fossilíferas do Arroio Touro Passo. Localidade Ponte Velha I (A); Localidade Ponte Velha II (B, C); nódulos carbonáticos na localidade Ponte Velha II (D); tronco carbonificado (E) e costela de mamífero na localidade Ponte Velha II. Foto A, D, F por Carolina S. Scherer e B, C, E por Édison V. Oliveira.

2.2.2 Rio Ibicuí e Sanga da Cruz

A Sanga da Cruz é um pequeno córrego, a cerca de 23 km da sede do município de Alegrete (Fig. 15.2), que deságua no Rio Ibicuí, expondo rochas pleistocênicas, de onde provém uma grande quantidade de fósseis com aspecto ferruginoso de origem fluvial (DA-ROSA, 2003) (Fig. 18). A Sanga da Cruz fora estudada inicialmente pelo arqueólogo Eurico Miller que realizou datações radiométricas por C¹⁴ em um crânio de *Glossotherium* (MILLER, 1987). A localidade melhor conhecida em termos fossilíferos e estratigráficos da Sanga da Cruz, definida por MILDÉR (2000) como afloramento Salatiel II, localiza-se próximo a foz do córrego, e seu nível fossilífero também é exposto no Rio Ibicuí, sendo que é deste nível que provém o material aqui estudado. Os níveis fossilíferos aflorantes ao longo da Sanga da Cruz e Rio Ibicuí são formados por fácies de siltitos argilosos, siltitos arenosos, níveis arenoso-conglomeráticos ricos em óxido de ferro e conglomerados de seixos (OLIVEIRA & KERBER, 2009).

Os depósitos encontrados nesta localidade apresentam datações do final do Pleistoceno, Idade Lujanense (Tabela 3). O nível fossilífero do afloramento Salatiel II, apresenta arenito conglomerático, rico em óxido de ferro. MILDÉR (2000) referiu, para esse nível, duas datações pelo método termoluminescência (TL), que resultaram em cerca de 14 mil anos AP. Vertebrados foram reportados para a Sanga da Cruz por OLIVEIRA, (1992); SCHERER & DA-ROSA (2003); SCHERER *et al.* (2007) e KERBER & OLIVEIRA (2008c) (Tabela 4)

Tabela 3. Datações de níveis fossilíferos da Sanga da Cruz.

Idade	Método	Referência
12.770±220	C ¹⁴	MILLER (1987)
11.740±600	TL	MILDÉR (2000)
13.880±800	TL	MILDÉR (2000)
14.830±750	TL	MILDÉR (2000)

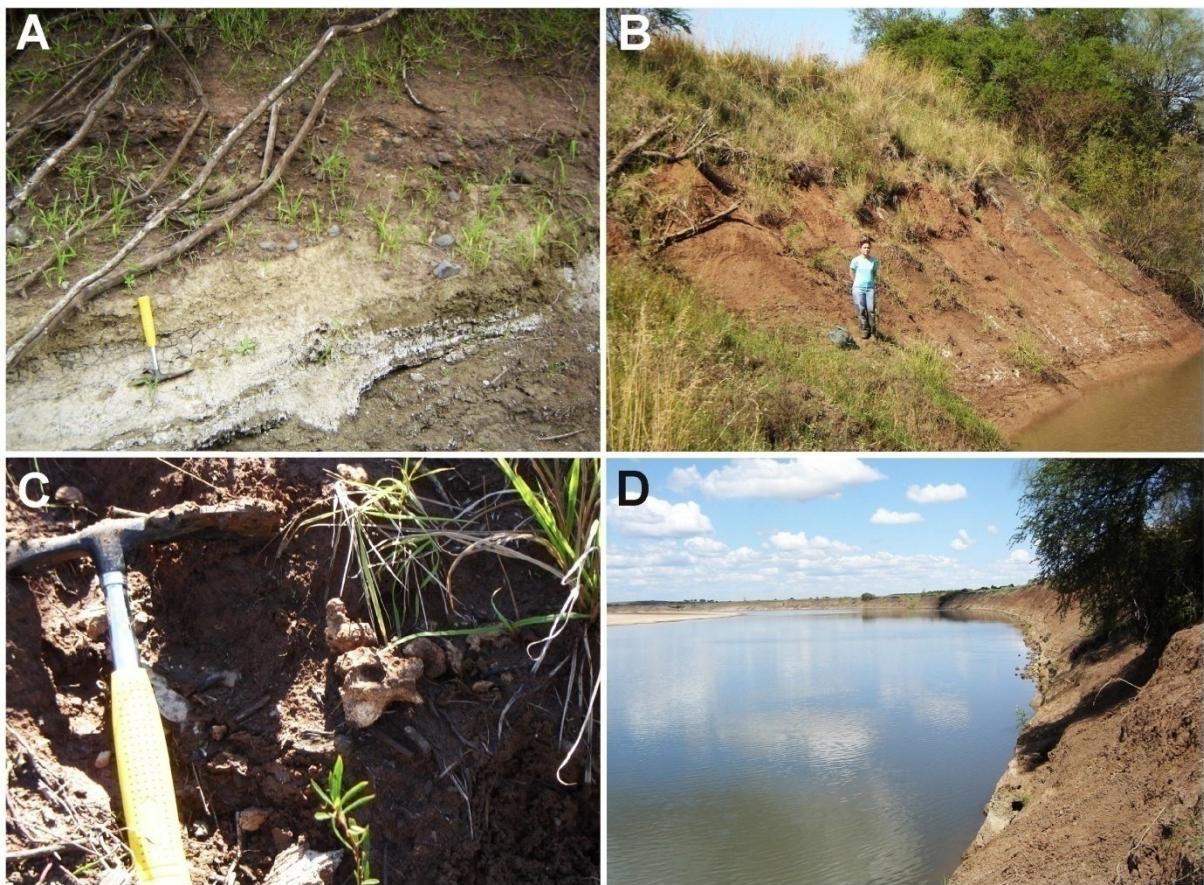


Figura 18. (A, B) Níveis sedimentares expostos na Sanga da Cruz. A foto B mostra a localidade em que o crânio de *Glossotherium* referido em MILLER (1987) foi coletado; (C) fóssil de mamífero na Sanga da Cruz; (D) afloramento no Rio Ibicuí de onde provém o espécime aqui estudado.

Tabela 4. Lista de vertebrados da Sanga da Cruz. Baseada nas referências do texto e materiais aqui descritos.

Répteis	Família Macrauchiidae <i>Macrauchenia patachonica</i>
Testudines indet.	
Mamíferos	Ordem Perissodactyla
Ordem Xenartha	Família Equidae <i>Hippidion</i> sp.
Família Dasypodidae	Ordem Artiodactyla
<i>Propraopus grandis</i>	Família Cervidae <i>Morenelaphus</i> sp.
Família Pampatheriidae	Família Camelidae <i>Hemiauchenia paradoxa</i>
<i>Pampatherium aff. typum</i>	Ordem Rodentia
Família Glyptodontidae	Família Echimyidae
<i>Glyptodon</i> sp.	<i>Myocastor</i> sp.*
Família Mylodontidae	
<i>Glossotherium</i> sp.	
Ordem Litopterna	

*Material aqui descrito.

2.2.3 Planície Costeira

A Planície Costeira do Rio Grande do Sul (PCRS) possui uma linha de costa aproximadamente retilínea, entre a latitude de 29°S e 34°S, no sudeste do RS (Fig. 15.3). Esta região cobre uma área de aproximadamente 33.000 km² e sobre esta estão corpos d'água de grande dimensão, como a Laguna dos Patos e Lagoa Mirim (TOMAZELLI & VILLWOCK, 2000; TOMAZELLI *et al.*, 2000; BUCHMANN *et al.*, 2009). A PCRS abriga afloramentos que vem revelando diversos fósseis. Basicamente, os fósseis estão presentes em depósitos continentais, que é o caso do Arroio Chuí, e depósitos formados durante os eventos regressivos, que hoje se encontram submersos na plataforma continental.

A PCRS corresponde à parte superior da Bacia de Pelotas. Esta região é formada mais ao oeste por depósitos de leques aluviais, formados pela erosão de unidades geológicas mais antigas, e mais ao leste pelos Sistemas Laguna-Barreira. A formação dos leques aluviais iniciou-se no Terciário e continuou por todo o Quaternário (TOMAZELLI *et al.*, 2000). Este sistema erode as rochas mais antigas do RS, o Escudo Cristalino Sul-Riograndense mais ao sul, e as rochas mesozóicas da Formação Botucatu e Serra Geral mais ao norte. Durante o Quaternário, a porção superior destes depósitos foi erodida durante pelo menos quatro eventos transgressivos, e redepositados na forma dos Sistemas Laguna-Barreira (TOMAZELLI *et al.*, 2000). De acordo com BUCHMANN *et al.* (2009), estes depósitos são caracterizados pela presença de extensos depósitos arenosos dispostos paralelos à linha de costa que isolam corpos lagunares conectados com o oceano por um ou mais canais de ligação.

Os Sistemas Laguna-Barreira foram formados pelas oscilações glácio-eustáticas do Quaternário, sendo que as variações do nível do mar provocaram variações na linha de praia e cada barreira corresponde ao pico máximo de um evento transgressivo (TOMAZELLI *et al.*, 2000). Quatro sistemas foram identificados na PCRS, três pleistocênicos e um holocênico (Fig. 19). Apesar da dificuldade de se datar estes sistemas, principalmente os dois mais antigos, se estabeleceu uma correlação com alguns dos maiores picos das curvas de isótopos de oxigênio do Quaternário (TOMAZELLI *et al.*, 2000). Desta forma, de acordo com TOMAZELLI & VILLWOCK (2000), o Sistema Laguna-Barreira I é o mais antigo, tendo se formado durante o estágio isotópico 11, em torno de 400 mil anos AP. O Sistema Laguna-Barreira II se formou durante o estágio isotópico 9, em torno de 325 mil anos AP. O

Sistema Laguna-Barreira III corresponde ao último interglacial, em torno de 120 mil anos, e o Sistema Laguna-Barreira IV corresponde ao evento transgressivo holocênico, em torno de 5 e 6 mil anos AP.

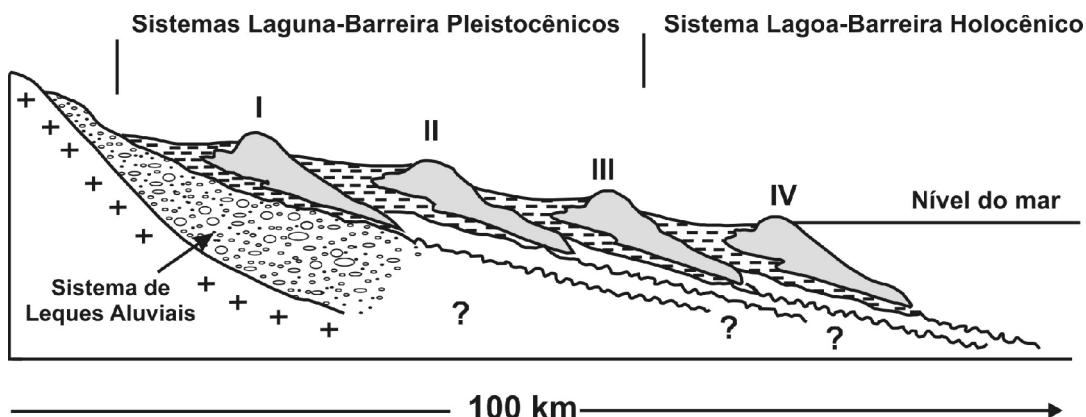


Figura 19. Perfil esquemático de um corte transversal da PCRS. Modificado da figura 9 de TOMAZELLI & VILLWOCK (2000).

2.2.3.1 Depósitos submersos da Plataforma continental

A plataforma continental do RS contém uma grande quantidade de fósseis de mamíferos, aves, peixes, répteis, crustáceos e equinodermos (BUCHMANN *et al.*, 2009). Estes fósseis estão em depósitos submersos na plataforma continental, originados durante os eventos regressivos, e com o movimento das ondas, estes são transportados até a linha de praia (Fig. 20). O fato de estarem submersos, não permite um estudo estratigráfico dos fósseis, sendo que a fauna até então descrita corresponde à Idade Lujanense. Entretanto, dentes de megamamíferos foram datados por LOPES *et al.* (2010) através de Ressonância do Spin do Elétron (RSE) revelando uma grande variação, que vai do Pleistoceno médio ao final (Tabela 5), sendo que estas idades são compatíveis aos eventos regressivos. Devido ao transporte que os materiais sofrem até a linha de praia, estes são geralmente encontrados exibindo feições de desgaste e fraturas (LOPES *et al.*, 2008). Os fósseis ocorrem principalmente entre os municípios de Rio Grande e Barra do Chuí, onde ocorrem elevadas concentrações de cascalho biodetrítico, que formam depósitos conhecidos como “Concheiros” (BUCHMANN *et al.*, 2009). Uma das principais localidades onde os fósseis são coletados é o Balneário Hermenegildo, cujos materiais aqui estudados procedem (Fig. 15, 20).

Tabela 5. Datações de mamíferos provenientes da plataforma continental.

Idade	Método	Referência
650±105	RSE ²⁰	LOPES <i>et al.</i> (2010)
464±165	RSE	LOPES <i>et al.</i> (2010)
397±10	RSE	LOPES <i>et al.</i> (2010)
207±28	RSE	LOPES <i>et al.</i> (2010)
165±18	RSE	LOPES <i>et al.</i> (2010)
146±9	RSE	LOPES <i>et al.</i> (2010)
18±3	RSE	LOPES <i>et al.</i> (2010)

Segundo o estudo tafonômico dos fósseis submersos da PCRS de LOPES *et al.* (2008), os fósseis da plataforma continental e do Arroio Chuí possuem algumas características semelhantes, o que levou os autores a sugerir que possivelmente os fósseis da plataforma continental foram depositados e fossilizados em ambientes continentais do Sistema Laguna-Barreira III, tal como os fósseis do Arroio Chuí. Em posteriores eventos de oscilação do nível do mar, os fósseis foram retrabalhados, fazendo com que fossem novamente submetidos aos processos diagenéticos, adquirindo desta forma, maior peso e coloração mais escura do que os fósseis do Arroio Chuí.

Os autores supracitados agruparam os fósseis em três Taofácies. A Taofácie 1, caracterizada por fósseis bem preservados que foram recentemente expostos ao ambiente marinho, Taofácie 2, com fósseis com carbonatos recristalizados e evidentes sinais de abrasão e fraturas promovidas pela exposição e retrabalhamento nos ambientes praiais pretéritos, e Taofácie 3, com fósseis bem preservados, semelhante a Taofácie 1, porém colonizados por organismos marinhos.

Apesar de revelarem uma grande variação de datações, até o momento não foram encontradas diferenças taxonômicas dos vertebrados da plataforma continental em comparação com os depósitos lujanenses do RS. Diversos trabalhos têm reportados fósseis de vertebrados desta localidade (OLIVEIRA, 1992; DREHMER & RIBEIRO, 2008; RIBEIRO *et al.*, 1998; RODRIGUES & FERIGOLO, 2004; RODRIGUES *et al.*, 2004, HOLANDA *et al.*, 2005; SCHERER, 2006; PITANA & RIBEIRO, 2007; HSIOU, 2009; HSIOU & FORTIER, 2007; GADENS-MARCON,

²⁰ Idades em Ka.

2008; SCHERER *et al.*, 2009; RIBEIRO & SCHERER, 2009; LOPES & PEREIRA, 2010) (Tab. 6).

Tabela 6. Lista de vertebrados da plataforma continental do RS.

Répteis	
Ordem Crocodylia	Ordem Litopterna
Família Alligatoridae	<i>Macrauchenia patachonica</i>
<i>Caiman</i> sp.	
Testudines	Ordem Proboscidea
<i>Chelonoidis</i>	<i>Stegomastodon waringi</i>
<i>Trachemys</i>	Ordem Perissodactyla
<i>Phrynops</i>	Família Equidae
<i>Caretta</i>	<i>Equus (Amerhippus) neogeus</i>
Aves	<i>Hippidion</i> sp.
Ordem Procellariiformes	Família Tapiridae
<i>Thalassarche melanophrys</i>	<i>Tapirus</i> sp.
Mamíferos	Ordem Artiodactyla
Ordem Xenarthra	Família Cervidae
Família Dasypodidae	<i>Antifer</i> sp.
<i>Propraopus grandis</i>	<i>Morenelaphus</i> sp.
Família Pampatheriidae	Família Camelidae
<i>Pampatherium humboldti</i>	<i>Hemiauchenia paradoxa</i>
<i>Pampatherium</i> aff. <i>typum</i>	Ordem Carnivora
Família Glyptodontidae	Família Canidae
“Neothoracophorus” sp.	<i>Dusicyon</i> cf. <i>D. avus</i>
<i>Glyptodon clavipes</i>	cf. <i>Theriodictis</i> sp.
<i>Glyptodon reticulatus</i>	Família Felidae
<i>Doedicurus</i> sp.	<i>Smilodon populator</i>
<i>Panochthus tuberculatus</i>	Família Otariidae
<i>Neuryurus</i> cf. <i>rudis</i>	<i>Otaria</i> cf. <i>O. byronia</i>
Família Mylodontidae	Ordem Rodentia
<i>Glossotherium robustum</i>	Família Echimyidae
<i>Mylodon</i> sp.	<i>Myocastor coypus</i>
<i>Lestodon</i> sp.	Eumysopinae indet.
<i>Catonyx</i> cf. <i>C. cuvieri</i>	Família Caviidae
Família Megatheriidae	Dolichotinae indet.
<i>Megatherium americanum</i>	Família Cricetidae
Ordem Notoungulata	<i>Reithrodon auritus</i>
Família Toxodontidae	Ordem Cetacea
<i>Toxodon</i> sp.	Família Pontoporiidae
	<i>Pontoporia blainvilie</i>



Figura 20. Fósseis de mamíferos provenientes da plataforma continental redepositados na linha de praia. Fotos por Renato P. Lopes.

2.2.3.2 Arroio Chuí

O Arroio Chuí localiza-se no extremo sul da Planície Costeira do Rio Grande do Sul, próximo a fronteira entre Brasil e Uruguai (Fig. 15.3). Este arroio nasce como uma drenagem dos banhados localizados ao sul do Banhado de Taim e estende-se por cerca de 25 Km, fluindo sobre o Sistema Lagunar III (BUCHMANN *et al.*, 2009). Nesta localidade são encontrados restos de vertebrados pleistocênicos, principalmente mamíferos atribuídos à Idade Lujanense (OLIVEIRA *et al.*, 2005). Os fósseis são encontrados em um nível de cerca de 1 metro de sedimentos de coloração bege clara, com areia e lama (Fig. 21) (LOPES *et al.*, 2001). De acordo com LOPES *et al.* (2001) os fósseis encontrados ao longo das barrancas do arroio são encontrados articulados ou isolados com evidências de transporte, que provavelmente foram depositados e retrabalhados em um sistema fluvial. Estes autores referem que os fósseis encontrados no Arroio Chuí, muitas vezes ocorrem em partes corporais desarticuladas, mas preservadas em proximidade física entre si, indicando pouco retrabalhamento e transporte dos elementos ósseos após a sua deposição. Este contexto tafonômico poderia ter origem na baixa dinâmica do local original de deposição, suficiente para concentrá-los, mas não para transportá-los para muito longe após a decomposição das partes moles. Os aspectos tafonômicos dos fósseis encontrados ao longo das barrancas do arroio Chuí sugerem que esses restos passaram por pelo menos um ciclo de deposição, exposição e transporte após a morte (LOPES *et al.*, 2005). Segundo BUCHMANN *et al.* (2009) a presença da camada fossilífera, sedimentos associados a meandros fluviais abandonados, a elevada proporção de fósseis quebrados após a fossilização e ocorrência de fósseis a considerável distância do curso atual do arroio sugerem que o depósito surgiu pela acumulação e retrabalhamento em uma ampla planície fluvial meandrante.

Previvamente, a idade dos fósseis do Arroio Chuí era estimada em pelo menos 120 mil anos AP, por estarem sobre o Sistema Laguna-Barreira III (LOPES *et al.*, 2005). Todavia, posteriormente demonstrou-se que estes fósseis são bem mais recentes. LOPES *et al.* (2010) dataram dentes de megamamíferos provenientes da camada fossilífera deste arroio através de RSE que revelaram idades de 42 a 33 mil anos AP (Tabela 7); e um dente proveniente da fácies marinha rasa, que está abaixo do nível fossilífero, revelou uma datação de cerca de 260 mil anos AP.

Tabela 7. Datações do nível fossilífero do Arroio Chuí.

Idade	Método	Referência
42.000±3.000	RSE	LOPES <i>et al.</i> (2010)
38.000±2.000	RSE	LOPES <i>et al.</i> (2010)
33.500±8.000	RSE	LOPES <i>et al.</i> (2010)

As assembleias fossilíferas do Arroio Chuí contêm uma grande quantidade de mamíferos fósseis, porém como os demais depósitos sul-riograndenses, os grandes mamíferos são melhor estudados, enquanto os de pequeno porte são menos conhecidos. Vertebrados foram reportados por OLIVEIRA, (1992); OLIVEIRA *et al.* (2005); GADENS-MARCON (2008); UBILLA *et al.* (2008); SCHERER *et al.* (2009); OLIVEIRA & PEREIRA, (2003; 2009); PEREIRA *et al.* (2009), LOPES & PEREIRA (2010) (Tabela 8).

Tabela 8. Lista de vertebrados do Arroio Chuí. Baseado nas referências do texto e materiais aqui apresentados.

Mamíferos	
Xenarthra	Ordem Proboscidea
Família Dasypodidae	<i>Stegomastodon waringi</i>
<i>Dasypus</i> sp.	Ordem Perissodactyla
<i>Propraopus</i> aff. <i>sulcatus</i>	Família Equidae
Família Pampatheriidae	<i>Equus (Amerhippus) neogeus</i>
<i>Pampatherium humboldti</i>	<i>Hippidion</i> sp.
<i>Holmesina paulacoutoi</i>	Ordem Artiodactyla
Família Glyptodontidae	Família Tayassuidae
<i>Glyptodon clavipes</i>	<i>Catagonus</i> sp.
<i>Glyptodon reticulatus</i>	Família Cervidae
<i>Doedicurus</i> sp.	<i>Antifer</i> sp.
<i>Panochthus</i> sp.	<i>Morenelaphus</i> sp.
Família Mylodontidae	Família Camelidae
<i>Catonyx</i> cf. <i>C. cuvieri</i>	<i>Hemiauchenia paradoxa</i>
<i>Mylodon darwini</i>	Ordem Carnivora
<i>Lestodon</i>	Família Canidae
Família Megatheriidae	<i>Protocyon troglodites</i>
Megatheridae indet.	Ordem Rodentia
Ordem Notoungulata	Família Echimyidae
Família Toxodontidae	<i>Myocastor</i> sp.
<i>Toxodon</i> sp.	Família Caviidae
Ordem Litopterna	<i>Microcavia</i> sp.
Família Macraucheniidae	Dolichotinae indet.*
<i>Macrauchenia patachonica</i>	Família Chinchillidae
	<i>Lagostomus</i> cf. <i>L. maximus</i> *

*Materiais aqui descritos.

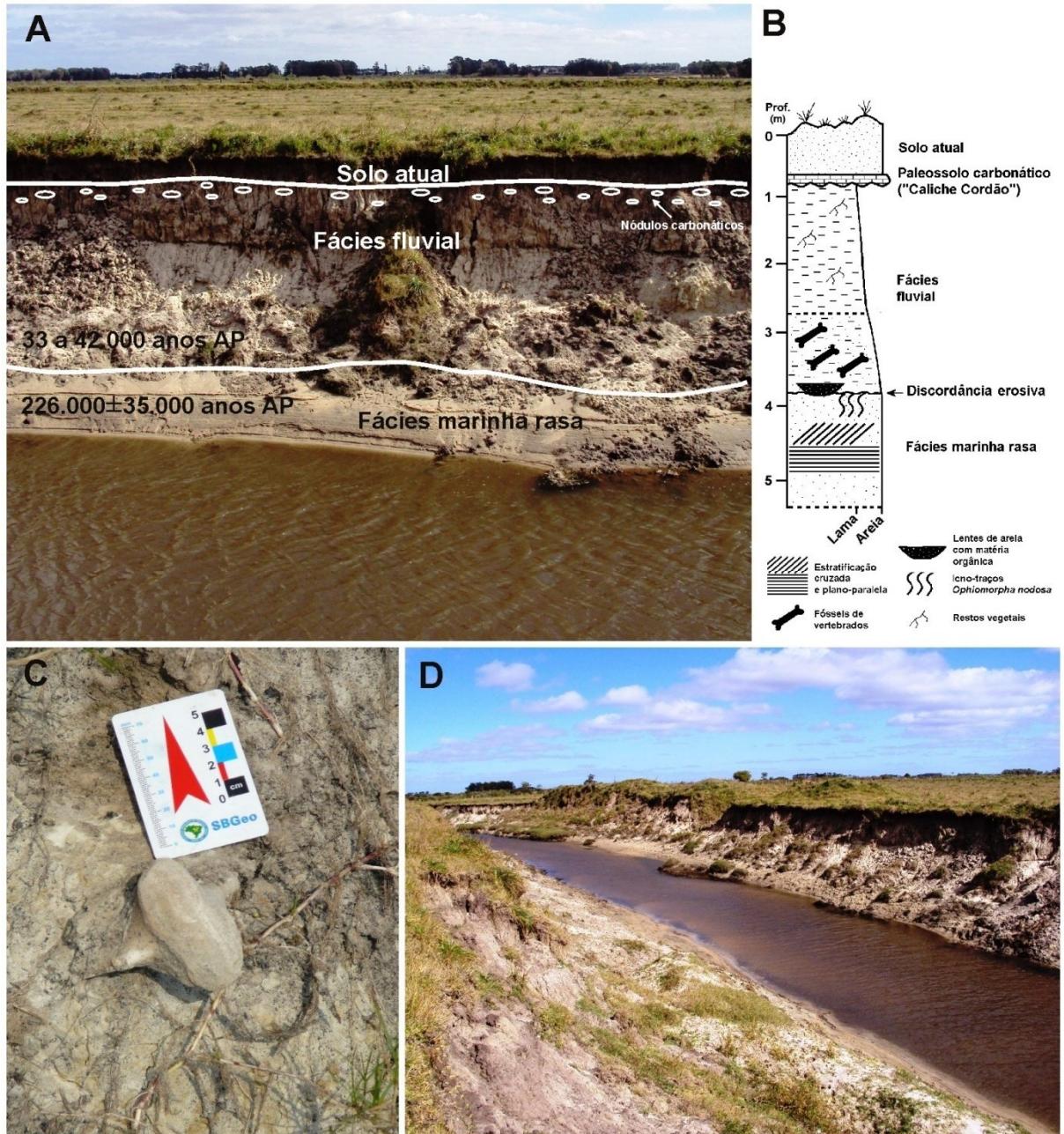


Figura 21. Arroio Chuí. **A.** e **D.** Litofácies expostas. Na figura A estão ilustrados as fácies e dados radiométricos apresentados por LOPES *et al.* (2010). **B.** perfil estratigráfico (de LOPES *et al.*, 2010), **C.** fóssil de mamífero no nível fossilífero. Foto C por Elizete Holanda.

CAPÍTULO 3 – ANÁLISE INTEGRADORA

3.1 Principais resultados

3.1.1 Artigo I - KERBER, L.; RIBEIRO, A. M. & OLIVEIRA, E. V. The first record of *Galea* Meyen, 1832 (Rodentia, Hystricognathi, Caviidae) in the late Pleistocene of southern Brazil and its paleobiogeographic implications. **Alcheringa**, 35. (no prelo). DOI: 10.1080/03115518.2011.533985.

Neste artigo é reportado pela primeira vez para o Pleistoceno do sul do Brasil, material atribuído ao roedor Caviidae *Galea* sp. Meyen, 1832. O material consiste de um dentário esquerdo com a série p4-m3, que foi coletado na localidade Ponte Velha I, Arroio Touro Passo (Formação Touro Passo, Pleistoceno final), oeste do Rio Grande do Sul. Os principais caracteres usados na atribuição taxonômica são: área anterior da crista horizontal no nível do pr. I. do p4; a área anterior da fossa massetérica é profunda; proeminência do alvéolo do incisivo na face medial do dentário entendida até o nível do pr. II do m2 e presença de cimento no fundo do hipofléxido. Atualmente, o gênero tem uma distribuição disjunta, com um grupo na Argentina, Bolívia e Peru e outro no norte e nordeste do Brasil. A presença deste táxon em depósitos temporalmente correlacionáveis do Rio Grande do Sul, Uruguai e Região Mesopotâmica da Argentina, onde hoje não há registros do gênero, providencia informação sobre sua paleobiogeografia, indicando uma maior distribuição durante o Pleistoceno final.

3.1.2 Artigo II - KERBER, L. & RIBEIRO, A. M. Capybaras (Rodentia, Hystricognathi, Hydrochoeridae) from the late Pleistocene of southern Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen**, (no prelo). DOI: 10.1080/03115518.2011.533985.

Neste trabalho foram descritos materiais atribuídos a *Hydrochoerus hydrochaeris* (Linnaeus, 1766). Os espécimes foram coletados em afloramentos do Arroio Touro Passo (Pleistoceno final, Idade Lujanense), no oeste do Rio Grande do Sul, sul do Brasil. O material está representado por dois crânios fragmentados, um dentário, um m1 isolado e um fragmento de um fêmur esquerdo. A atribuição taxonômica é baseada na presença dos seguintes caracteres: M3 com 13 prismas livres; m3 com seis prismas; diastema craniano menor do que a série P4-M3; rostro relativamente amplo; proporções menores do que *Neochoerus* Hay, 1926 e maiores

do que *H. isthmius* Goldman, 1912. A presença de *H. hydrochaeris* sugere que durante o Pleistoceno final do oeste do Rio Grande do Sul, havia ambientes com corpos d'água permanentes.

3.1.3 Artigo III - KERBER, L.; LOPES, R.P.; VUCETICH, M.G.; RIBEIRO, A.M.; PEREIRA, J. Chinchillid and dolichotine rodents (Rodentia, Hystricognathi, Caviomorpha) from the late Pleistocene of southern Brazil. (manuscrito em fase final de preparação).

Neste trabalho são reportados: um roedor Chinchillidae identificado como *Lagostomus* cf. *L. maximus*, e um roedor caviídeo Dolichotinae, ambos provenientes dos depósitos fossilíferos do Arroio Chuí (Pleistoceno final), Rio Grande do Sul. O material de *Lagostomus* constitui-se de um dentário esquerdo faltando sua região posterior, com o incisivo preservado e a série p4-m3 bastante fragmentada. O material atribuído a Dolichotinae indet. é representado por molariformes isolados. O registro fóssil prévio de *Lagostomus* durante o Pleistoceno era restrito a Argentina e Uruguai; e de Dolichotinae a Argentina, Uruguai e sul do Brasil. Desta forma, a presença de *Lagostomus* representa seu primeiro registro no sul do Brasil e de Dolichotinae confirma sua presença no Pleistoceno final desta região.

3.1.4 Materiais não incluídos nos artigos científicos

Além dos materiais descritos nos artigos científicos, descrevemos ainda, de forma preliminar, alguns espécimes que necessitam de mais estudos comparativos com táxons fósseis e viventes. Os táxons reportados neste tópico são: *Hydrochoerus* cf. *H. hydrochaeris*; *Myocastor* aff. *coypus*; *Myocastor* cf. *M. coypus*, provenientes da plataforma continental do RS e Sanga da Cruz; e *Myocastor* sp., proveniente do Arroio Touro Passo.

3.2 Discussão

3.2.1 Diversidade e sistemática

De acordo com os trabalhos prévios (ver tópico 1.8) e os materiais aqui apresentados, é possível reconhecer pelo menos sete gêneros de quatro famílias de caviomorfos do Pleistoceno do RS, e destes, pelo menos seis para os depósitos continentais com datações radiométricas entre 43 e 10 mil anos AP (Tabela 9). O conhecimento sobre os caviomorfos de pequeno porte, assim como sobre os sigmodontíneos, quirópteros, marsupiais e demais pequenos vertebrados, ainda é bastante escasso, provavelmente em virtude das maiores dificuldades de preservação em relação aos vertebrados de grande porte, em vista de que os depósitos pleistocênicos são em sua maioria fluviais, e da falta de métodos de coletada adequados, tais como o peneiramento de níveis conglomeráticos (*screen washing*), como já referido por RODRIGUES & FERIGOLO (2004), HSIOU (2009) e KERBER & OLIVEIRA (2008a). Porém, o estudo sobre os roedores caviomorfos do Pleistoceno do RS tem se mostrado bastante promissor, já que novos táxons vêm sendo reportados, revelando uma fauna diversificada e distinta da atual.

No Holoceno, o conhecimento sobre a diversidade de roedores é maior em relação ao Pleistoceno, apesar de existirem poucos trabalhos onde a sistemática do grupo é abordada de maneira satisfatória, apresentando descrições, características diagnósticas, número de coleção e ilustrações dos espécimes. O maior número de dados disponíveis o está relacionado a um mais adequado trabalho de coleta do material efetuado em sítios arqueológicos, onde o controle estratigráfico é melhor estabelecido. A maior quantidade de material disponível também se deve às concentrações propavelmente artificiais, no sentido de que o material provém não apenas das populações paleoindígenas, mas também de predadores naturais como as aves de rapina, entre outros.

Enfim, futuros dados utilizando as recomendações supracitadas podem vir a contribuir para o preenchimento destas lacunas.

Tabela 9. Lista atualizada de roedores caviomorfos Quaternários do Rio Grande do Sul. Com base em RODRIGUES & FERIGOLO (2004), UBILLA *et al.* (2008), HADLER *et al.* (2008), JARDIM (2007) e dados deste trabalho.

Pleistoceno	Holoceno	Recente
Hydrochoeridae	Hydrochoeridae	Hydrochoeridae
<i>H. hydrochaeris</i>	<i>H. hydrochaeris</i>	<i>H. hydrochaeris</i>
Caviidae	Caviidae	Caviidae
Dolichotinae indet.	<i>Cavia</i> sp.	<i>Cavia magna</i>
<i>Galea</i> sp.	<i>Cavia magna</i>	<i>Cavia aperea</i>
<i>Microcavia</i> sp.	<i>Cavia aperea</i>	Echimyidae
Echimyidae	Echimyidae	<i>Phyllomys dasythrix</i>
Eumysopinae indet. ²¹	<i>Phyllomys</i> sp.	<i>Phyllomys medius</i>
<i>Myocastor coypus</i>	<i>Clyomys riograndensis</i>	<i>Kannabateomys amblyonix</i>
<i>Myocastor</i> aff. <i>M. coypus</i>	<i>Dicolpomys fessor</i>	<i>M. coypus</i>
Chinchillidae	<i>Euryzygomatomys mordax</i>	Dasyprotidae
<i>Lagostomus</i> sp.	<i>M. coypus</i>	<i>Dasyprocta azarae</i>
	Dasyprotidae	Cuniculidae
	<i>Dasyprocta azarae</i>	<i>Cuniculus paca</i>
	Cuniculidae	Ctenomyidae
	<i>Cuniculus paca</i>	<i>Ctenomys torquatus</i>
	Ctenomyidae	<i>C. lami</i>
	<i>Ctenomys</i> sp.	<i>C. flamarioni</i>
	Erethizontidae	<i>C. minutus</i>
	<i>Sphiggurus villosus</i>	Erethizontidae
		<i>Sphiggurus villosus</i>

3.2.2 Afinidades paleozoogeográficas dos caviomorfos do Pleistoceno final do RS²²

Uma semelhança faunística entre depósitos temporalmente correlacionáveis da região Mesopotâmica da Argentina, Rio Grande do Sul e do norte do Uruguai tem sido proposta por vários autores (e.g. CARLINI *et al.*, 2003; OLIVEIRA, 1996; 1999; UBILLA *et al.*, 2004; KERBER & OLIVEIRA, 2008a; OLIVEIRA & KERBER, 2009; OLIVEIRA & PEREIRA, 2009). Estas localidades têm sido apontadas como uma área zoogeográfica peculiar, caracterizada pela presença de táxons intertropicais e pampeanos; distinta dos depósitos da região Pampeana de Buenos Aires, bem como da região Intertropical do Brasil. Para testar esta hipótese, mais estudos ainda são necessários, principalmente revisões sistemáticas regionais a fim de se estabelecerem correlações faunísticas melhor embasadas.

²¹ Estes materiais são provenientes da Plataforma Continental do RS e não possuem contexto estratigráfico.

²² Estas interpretações correspondem somente aos táxons provenientes de depósitos continentais.

Na região Mesopotâmica da Argentina, incluindo as Províncias de Entre Ríos e Corrientes, são reportados para o Pleistoceno final: *Neochoerus* sp., *Ctenomys* sp., *M. coypus*, *Galea* sp. e *Dolichotis* sp. (FERRERO & NORIEGA, 2009; SCILLATO-YANÉ et al., 1998). Outros táxons referidos para formações pleistocênicas mais antigas são: *Eumysops* sp. Ameghino, 1888 e *Aenigmys diamantinensis* Vucetich et al. 2005 (VUCETICH et al., 2005). Os depósitos do norte do Uruguai têm sido bastante estudados e revelaram importantes achados. De acordo com a lista atualizada de vertebrados destes depósitos compilada por UBILLA et al. (2009), para esta região são referidos os caviomorfos *Coendou magnus*, *M. coypus*, *Cavia* sp., *Galea* sp. *Microcavia criolloensis* Ubilla et al. 1999, *Dolichotis* sp., *H. hydrochaeris* e *Neochoerus* cf. *N. aesopi*. Ao sul do Uruguai, na Formação Dolores são conhecidos *Microcavia criolloensis*, *Galea* sp., *Dolichotis* cf. *D. patagonum*, Chinchillidae indet., e cf. *Myocastor*. De acordo com a compilação de táxons pleistocênicos da Província de Buenos Aires elaborada por CIONE et al. (1999), no Lujanense desta região são conhecidos os caviomorfos *Microcavia australis*, *Dolichotis patagonum*, *D. salinicola*, *Galea musteloides*, *Ctenomys lujanensis* (Ameghino, 1889) e *Myocastor priscus*. Na região Intertropical do Brasil, (considerando as faunas do Pleistoceno final/Holoceno de Minas Gerais e Bahia) em Minas Gerais são referidos: *Carterodon*, *Isotrix*, *Proechimys*, *Clyomys*, *Euryzygomatomys*, *Echimys*, *Dicolpomys*, *Myocastor*, *Dasyprocta*, *Cavia*, *Galea*, *Hydrochoerus* e *Neochoerus*, *Coendou* e *Tetrastylus walteri* (PAULA COUTO, 1971) e na Bahia: *Galea* sp., *Kerodon rupestris*, *Myocastor coypus*, *Dasyprocta* sp., *Neochoerus sulcidens* e *Coendou magnus* (CARTELLE & LESSA, 1989; LESSA et al., 2008).

Desta forma, o Pleistoceno final do RS compartilha com Uruguai: *Galea*, *Microcavia*, Dolichotinae, *M. coypus* e *H. hydrochaeris*; com a Província de Buenos Aires: *Galea*, Dolichotinae e *Microcavia*; com a Mesopotâmia Argentina: *M. coypus*, *Galea* e Dolichotinae. Com a região intertropical do Brasil, o RS compartilha: *M. coypus*, *Galea*, e *Hydrochoerus*. A semelhança faunística mais acentuada nesta comparação se dá com o Uruguai, uma vez que há mais táxons compartilhados. Todavia esta análise ainda é muito insatisfatória e deve ser interpretada como de maneira preliminar, devido ao fato que os materiais sul-riograndenses são fragmentários e de modo geral não permitem uma identificação específica segura, uma vez que a comparação aqui realizada é prioritariamente feita com base em gêneros e alguns destes têm uma distribuição muito ampla (e.g. *Galea*).

As formas encontradas no Pleistoceno final do RS são em sua maioria de afinidade pampeana, sendo que os elementos tropicais são representados em minoria (e.g. *Hydrochoerus hydrochaeris*). No norte do Uruguai, UBILLA (1996) registra a presença de elementos tropicais durante o Pleistoceno final, indicado pela presença de *Coendou magnus*. Entretanto, no RS táxons de vida arborícola, como Erethizontidae e Echimyidae (exceto *Myocastor*), ainda não foram encontrados em ambientes continentais do Pleistoceno final. Ao se sobrepor os mapas de distribuição atual de alguns táxons como *Microcavia*, o grupo “musteloides” do gênero *Galea*, *Lagostomus maximus* e dolichotineos, bem como outros mamíferos como *Catagonus*, verifica-se que estes táxons compartilham uma distribuição semelhante, envolvendo a região central da Argentina, o oeste do Paraguai e o sul da Bolívia. No final do Pleistoceno estes táxons estiveram presentes no RS, indicando provavelmente um deslocamento ao norte e leste de sua atual distribuição. Este fato pode estar ligado aos avanços dos glaciais, ocorridos em alguns momentos durante o Pleistoceno final. O esperado deste fenômeno é que a biota se desloque ao norte²³, em virtude do maior esfriamento do continente antártico e região austral da América do Sul, bem como a região andina, tornando as áreas austrais mais frias do que o presente. Em períodos interglaciais, ou em pulsos de melhoria climática, o inverso ocorre. Como o evidenciado pela presença de *Clyomys* no Pleistoceno inicial/médio da Província de Buenos Aires, relacionado a um pulso de calor durante o Pleistoceno, uma vez que hoje o gênero encontra-se a mais ou menos 1.600 km ao norte desta região (VUCETICH *et al.*, 1997), além de outros táxons como Dasyproctidae (VUCETICH & VERZI, 2002).

Durante o Holoceno, HADLER *et al.* (2008) registrou uma similaridade entre os caviomorfos do RS, principalmente Echimyidae, como as faunas quaternárias do Brasil Central, mas demonstra a presença de táxons de afinidade pampeana, como *Ctenomys* e *C. magna*.

²³ Um exemplo deste fato é a vegetação campestre que estava cerca de 750 km deslocada ao norte durante o Pleistoceno final devido (ver BEHLING, 2001); e a presença de *Myocastor coypus* no Pleistoceno final/Holoceno da Bahia (CARTELLE & LESSA, 1989), hoje restrito a porção mais austral da América do Sul.

3.2.3 Caviomorfos e os paleoambientes do Pleistoceno final do RS²⁴

Para que as interpretações paleoambientais a partir de dados faunísticos se mostrem mais satisfatórias, estas devem ser feitas em comparação com os modelos de evolução climática propostos por dados palinológicos, uma vez que estes geralmente apresentam um controle estratigráfico e os dados refletem o paleoclima mais precisamente do que a fauna. Porém, de modo geral as análises palinológicas do Quaternário do RS têm se concentrado na Planície Costeira (PCRS) e região central, enquanto as regiões da Campanha e fronteira oeste do RS são menos estudadas. Os roedores, por serem sensíveis as alterações climáticas e geralmente por possuírem formas viventes, têm se mostrado bons indicadores paleoclimáticos e paleoambientais (ver HADLER, 2008). Segundo HADLER *et al.* (2008), a evolução ambiental do RS demonstra um predomínio de ambientes abertos durante o Pleistoceno final, e o estabelecimento florestal durante o Holoceno. Desta forma, neste tópico, é discutido aqui os novos dados e a relevância dos caviomorfos quaternários do RS dentro do contexto dos modelos paleoambientais do Pleistoceno final.

As datações absolutas dos depósitos fossilíferos aqui estudados compreendem pelo menos um período entre cerca de 42.000 até 10.000 anos AP (Ver Capítulo 2). Como o já referido até o momento não se dispõe de estratos mais antigos com controle estratigráfico para poder observar as alterações ao longo do Pleistoceno, como é o caso dos padrões observados por FERRERO (2009) na Província de Entre Rios. Nesta região, a autora observou uma alteração na composição faunística, de elementos mais florestais para elementos indicativos de ambientes abertos de pacotes sedimentares do Lujanense inicial para o Lujanense final. Estes fatos foram relacionados às alterações ambientais ocorridas durante o intervalo de tempo considerado.

Durante o período em que se formaram os pacotes sedimentares aqui estudados, ocorreram importantes oscilações climáticas. O Último Máximo Glacial (UMG) atingiu o seu máximo na América do Sul em torno 25.000 e terminou em torno de 16.000 anos AP (ver RABASSA *et al.*, 2005). Posteriormente, houve o início do aumento da temperatura no Pleistoceno final/Holoceno. Em torno de 11.000 anos AP, no hemisfério norte é registrado um pulso climático frio (um evento curto em

²⁴ Estas interpretações correspondem somente aos táxons provenientes de depósitos continentais.

meio a uma tendência de aquecimento), o *Younger Dryas*. Este evento também é registrado em algumas localidades da América do Sul, como no Chile, entre 11.400 e 10.200 anos AP (HAJDAS *et al.*, 2003), e Província de Buenos Aires em torno do 10.000 anos AP (TONNI *et al.*, 2003). Estas alterações climáticas e ambientais também foram detectadas em outras localidades da América do Sul (e.g. LEDRU *et al.*, 1996; SALGADO-LABOURIAU, 2001; DE OLIVEIRA *et al.*, 2005 e referências). De modo geral, estes trabalhos demonstraram alterações climáticas em um curto intervalo de tempo, incluindo o período Interestadial, onde houve um período de melhoria climática que precedeu o UMG.

No RS até o momento os dados palinológicos não evidenciaram mudanças significativas no período considerado. De acordo com a recente compilação de BAUERMANN *et al.* (2009), os estudos palinológicos já realizados no RS, variam de 43.000 anos AP ao Recente; e há um consenso de que durante o final do Pleistoceno predominaram condições mais frias e secas do que as atuais, com predomínio de vegetação campestre e áreas abertas. Mesmo em áreas hoje cobertas por Mata Atlântica, ou Floresta de Araucária se evidenciou este padrão, como é o caso de um estudo realizado no município de Cambará do Sul, no nordeste do estado, onde se constatou um predomínio de vegetação campestre e poucos elementos arbóreos durante o Pleistoceno final (BEHLING *et al.*, 2004). A fronteira oeste, no qual estão inseridos os depósitos fossilíferos pleistocênicos, carece de análises palinológicas. O trabalho mais próximo desta região é o de BEHLING *et al.* (2005), que apresentaram um estudo realizado em São Francisco de Assis, RS, demonstrando que durante o UMG houve um predomínio de vegetação campestre, sugerindo um clima mais frio e seco até o início do Holoceno. De acordo com BAUERMANN *et al.* (2009), a PCRS também demonstra uma predominância de vegetação campestre durante o Pleistoceno final. Segundo BEHLING (1998), durante o UMG o sul e sudeste do Brasil foram cobertos por vegetação campestre, sendo que esta vegetação atualmente é encontrada somente no extremo sul do Brasil. BEHLING (2001) estimou que os ambientes de vegetação campestre estavam cerca de 750 km deslocados ao norte, de latitudes em torno de 28°/27°S para pelo menos 20° S.

Os estudos paleoambientais do Quaternário final do RS que passaram a levar em consideração os indicativos paleofaunísticos iniciaram-se na década de 1970 por BOMBIN (1975; 1976). Segundo o autor, um ambiente que suportaria a presença de elementos adaptados às áreas florestadas e úmidas com elementos adaptados às

áreas abertas, deve apresentar um modelo em mosaico, com predominância de formações vegetais abertas associadas a matas mais hidrofílicas de galeria e respondendo com pulsos de dominância às variações ambientais do Pleistoceno final, contudo sem perder características fisionômicas gerais e de produtividade, onde em momentos úmidos ocorria um avanço das formações fechadas sobre as abertas e em momentos secos ocorria o inverso.

Os resultados das análises palinológicas realizadas no Pleistoceno final do RS, que indicaram ambientes abertos e menos úmidos do que os atuais, estão de acordo com os indicativos ecológicos de alguns roedores, como é o caso de *Microcavia* e Dolichotinae. Como já referido, estes táxons possuem atualmente uma distribuição restrita a ambientes áridos e semiáridos da Argentina, Paraguai e sul da Bolívia (EINSEMBERG & REDFORD, 1989; CAMPOS *et al.*, 2001) (Fig. 22).



Figura 22. Distribuição do gênero *Microcavia*. Modificado de UBILLA *et al.* (2008).

O gênero *Galea* apresenta populações em áreas áridas e semiáridas da Argentina, Bolívia e Caatinga. Todavia não pode ser considerado um bom indicador paleoclimático tal como os táxons supracitados, em virtude de sua ampla distribuição geográfica atual, que abrange ambientes diversificados, como o Cerrado, Caatinga,

região sul da Amazônia, região Andina, Chaco do Paraguai e região Patagônica (EISENBERG & REDFORD, 1989). Porém, de modo geral o táxon é associado a ambientes abertos e semiabertos.

Lagostomus maximus geralmente vive em áreas abertas, com vegetação campestre ou arbustiva, geralmente com pouca chuva (EISENBERG & REDFORD, 1989). Apesar de predominantemente associado a ambientes secos, *Lagostomus* parece ter mais plasticidade do que outros Chinchillidae como *Chinchilla* e *Lagidium*, já que é encontrado em ambientes diversificados (áridos até subtropicais), com um índice pluviométrico variando > 1000 mm no norte da Argentina e <300 mm na região oeste central deste país (JACKSON *et al.*, 1996). Este táxon é frequentemente encontrado no mesmo ambiente que outros mamíferos indicativos de climas secos, como os tatus *Chaetophractus villosus* e *Zaedyus pichiy* (VILLARREAL *et al.*, 2001).

A presença de ambientes abertos e menos úmidos também é apoiada pela presença de *Catagonus* e camelídeos. Por outro lado, os roedores *Hydrochoerus* e *Myocastor* são indicativos de umidade e corpos d'água permanentes. A atual distribuição de *Hydrochoerus* cobre grande parte da América do Sul, excluindo áreas onde a água é um fator limitante, como a região andina, a Patagônia, e o Bioma Caatinga no nordeste brasileiro (MONES & OJASTI, 1986). *M. coypus* habita banhados e corpos d'água de baixa intensidade do sul da América do Sul, ocorrendo na Argentina, Chile, Bolívia, Paraguai e sul do Brasil (WOODS *et al.*, 1992). Durante o Pleistoceno final a sua distribuição parece ter sido bem maior, sendo que CARTELLE & LESSA (1989) reportaram *M. coypus* para cavernas de sedimentos do Pleistoceno final/Holoceno do interior da Bahia. O material de *Myocastor* aff. *coypus* aqui reportado é proveniente de uma localidade datada em cerca de 16 mil anos AP, período compreendido entre o término do UMG e o início o Holoceno. De acordo com a ecologia do táxon vivente, a presença deste táxon sugere, pelo menos em torno da área de deposição, condições úmidas e corpos d'água permanentes, o que também é sugerido pela presença de *Hydrochoerus hydrochaeris* em depósitos deste arroio.

Outros vertebrados também têm apoiado a presença de ambientes abertos, entretanto alguns indicam ambientes úmidos. OLIVEIRA (1999) baseado na fauna encontrada na localidade Barranca Grande, Arroio Touro Passo (que inclui *Hydrochoerus*, *Tupinambis* e Ciconiiformes²⁵) sugere condições quentes e úmidas,

²⁵ Este material é atualmente identificado como Ciconiiformes cf. *Mycteria americana* (HSIOU, 2009).

contudo, como ressaltam RIBEIRO & SCHERER (2009), *Tupinambis* e *Mycteria americana* possuem atualmente uma grande distribuição geográfica, ocupando diversos ambientes. Além disso, há registro do camelídeo *H. paradoxa* nesta localidade.

SCHERER *et al.* (2009) sugeriram um ambiente frio e seco para o Pleistoceno final, baseado na ausência de *Blastocerus* nas tafocenoses sul-riograndenses, que atualmente habita ambientes úmidos e pantanosos, e na presença de camelídeos. GASPARINI *et al.* (2009) descreveram material de *Catagonus stenocephalus* proveniente do Arroio Touro Passo, o qual seria um indicador de ambientes secos, baseado na atual distribuição do gênero, restrito ao norte do Chaco onde predominam condições secas e semiáridas. *Catagonus* também é registrado para o Arroio Chuí (PEREIRA *et al.*, 2009). Estes indicativos podem estar em acordo com as inferências de BOMBIN (1975; 1976), uma vez que sugerem ambientes em mosaicos, o que poderia explicar as discrepâncias ambientais sugeridas por estes autores.

A transição Pleistoceno/Holocene no RS é marcada por um aumento da temperatura e umidade. Durante o Holocene inferior a vegetação campestre ainda era predominante, sendo que após 5.000 anos a temperatura e umidade aumentaram gradativamente até atingir o estado atual (BAUERMANN *et al.*, 2009 e referências). De acordo com BAUERMANN *et al.* (2009 e referências), no início do Holocene, a paisagem campestre ainda era predominante, entretanto, começaram a surgir evidências de táxons arbóreos, indicando um aumento da umidade. No Holocene do RS surgem no registro fóssil roedores de afinidade tropical ou subtropical, como é o caso do *D. azarae*, *C. paca*, *S. villosus*, *E. mordax*, *Phyllomys* sp. e *C. riograndensis* (HADLER *et al.*, 2008; ROSA & JACOBUS, 2009), diferenciando da fauna do Pleistoceno final. A análise de pequenos mamíferos holocênicos de HADLER (2008) é congruente com a presença de áreas abertas de vegetação campestre, bem como alguns elementos desta fauna sugerem a presença de matas ciliares. ROTH *et al.* (2008) em sua análise de roedores holocênicos, sugerem a existência de pelo menos três tipos de ambientes: Mata Atlântica, baseado na presença de *Phyllomys* sp. e *Euryzygomatomys* sp.; campos abertos, baseado na presença de *Dicolpomys* aff. *fossor*; e áreas de banhados, baseado na presença do sigmodontino *Holochilus* sp.

Enfim, ainda que preliminar, a correlação entre o registro fóssil de roedores caviomorfos e os dados palinológicos disponíveis para o RS são congruentes,

indicando ambientes abertos durante o final do Pleistoceno, embora devessem existir corpos d'água e vegetação ciliar onde a umidade era mais intensa (mais evidente a partir dos fósseis do Arroio Touro Passo); e a substituição por ambientes mais florestados durante o Holocene. Novos dados surgidos a partir de novas datações radiométricas e estudo de tafocenoses autóctones e paraautóctones podem vir a esclarecer estas questões discutidas. Análises palinológicas são extremamente necessárias na região oeste do RS para averiguar se as alterações ambientais ocorridas durante o Pleistoceno final demonstradas em outras localidades são válidas para o oeste do RS. Tal como as interpretações paleozoogeográficas, estas inferências devem ser interpretadas de maneira preliminar até que os depósitos citados neste texto sejam melhor definidos em termos cronológicos e na sistemática de suas faunas, pois podem existir diferenças regionais entre as localidades referidas²⁶.

3.2.4 Caviomorfos do Quaternário do RS e a transição Pleistoceno/Holocene²⁷

Historicamente, os modelos de extinção da transição Pleistoceno/Holocene têm abordado os grandes mamíferos, ao passo que pequenos vertebrados têm sido pouco abordados em termos de análises de redução de diversidade ou mudanças faunísticas. Este fato talvez se deva a falta de estudos com este enfoque, bem como materiais mais completos que permitam uma identificação segura específica.

Infelizmente, até o momento, não dispomos de sequências sedimentares que possuam faunas de níveis finipleistocênicos e holocênicos em uma mesma localidade e desta forma a única forma de realizar uma comparação entre faunas pleistocênicas e holocênicas é comparando os dados provenientes dos depósitos fluviais com os depósitos de abrigos.

Através desta comparação, observamos que os Caviidae foram os mais afetados durante a extinção que marca este período (Fig. 23). São referidos materiais pleistocênicos de *Galea*, *Microcavia* e *Dolichotinae*, e durante o Holocene

²⁶ Exemplos de como as diferenças regionais podem ser significativas, em termos cronológicos e faunísticos, foram observadas por UBILLA (2008) no Pleistoceno final do Uruguai. Este autor observou diferenças na composição da fauna de roedores do Pleistoceno final entre o sul e o norte do Uruguai. Ao sul existem elementos indicando ambientes mais áridos (relacionados ao UMG), enquanto que ao norte existem elementos de afinidade à ambientes úmidos (podendo estar relacionados ao último Interglacial ou Interestadial).

²⁷ Estas interpretações correspondem somente aos táxons provenientes de depósitos continentais.

e Recente somente o gênero *Cavia* é conhecido. Os Chinchillidae que estavam representados, pelo menos por *Lagostomus*, não aparecem no registro fóssil do Holoceno, bem como na fauna atual. Os outros táxons registrados durante o Pleistoceno final, se mantiveram durante o Holoceno e estão representados na fauna atual. Durante o Holoceno, HADLER *et al.* (2008) observou a extinção, pelo menos regional, de *D. fossor*, *C. riograndensis* e *E. mordax*. Comparando o conhecimento das faunas de caviomorfos do Pleistoceno final, Holoceno e Recente, observa-se que ocorre uma progressiva redução dos táxons euhipsdontes (Fig. 23). Atualmente se observa que a distribuição dos padrões de altura dos dentes (braquio, proto e euhipsdontes) dos caviomorfos segue um padrão bem definido. Formas euhipsdontes estão distribuídas prioritariamente em áreas abertas, áridas e semiáridas, enquanto formas braquiodontes são quase que exclusivamente florestais. Na região patagônica, pelo menos desde o Mioceno, é evidenciado um progressivo aumento de formas euhipsdontes (VUCETICH & VERZI, 2002). De acordo com VUCETICH & VERZI (1999), com exceção de *Myocastor*, todas as formas que habitam atualmente a região patagônica são euhipsdontes, enquanto 80% dos caviomorfos que habitam a sub-região Brasílica apresentam molares com raízes. Considerando o modelo de evolução paleoambiental do RS (vide tópico 3.2.3), onde ocorre um progressivo aumento das regiões florestais em substituição as áreas abertas do Pleistoceno final, as alterações climático/ambientais parecem ser a explicação mais parcimoniosa sobre o desaparecimento destes táxons (Fig. 24).

Desta forma, a substituição de ambientes abertos, por ambientes mais florestados ao longo do Quaternário final do RS pode ter propiciado uma mudança na fauna de caviomorfos, alterando composição predominantemente euhipsdonte por uma com predominância de formas protohipsodontes/braquiodontes. É provável que estes roedores adaptados a ambientes abertos tenham desaparecido desta região, pelo menos, na transição Pleistoceno/Holoceno, uma vez que em depósitos zooarqueológicos, que apresentam datações do Holoceno inicial ao final, onde se encontram uma grande quantidade de restos de mamíferos de pequeno porte, até o momento estes não foram encontrados. HADLER (2008) analisou cerca de 600 espécimes e não reconheceu nenhum destes táxons.

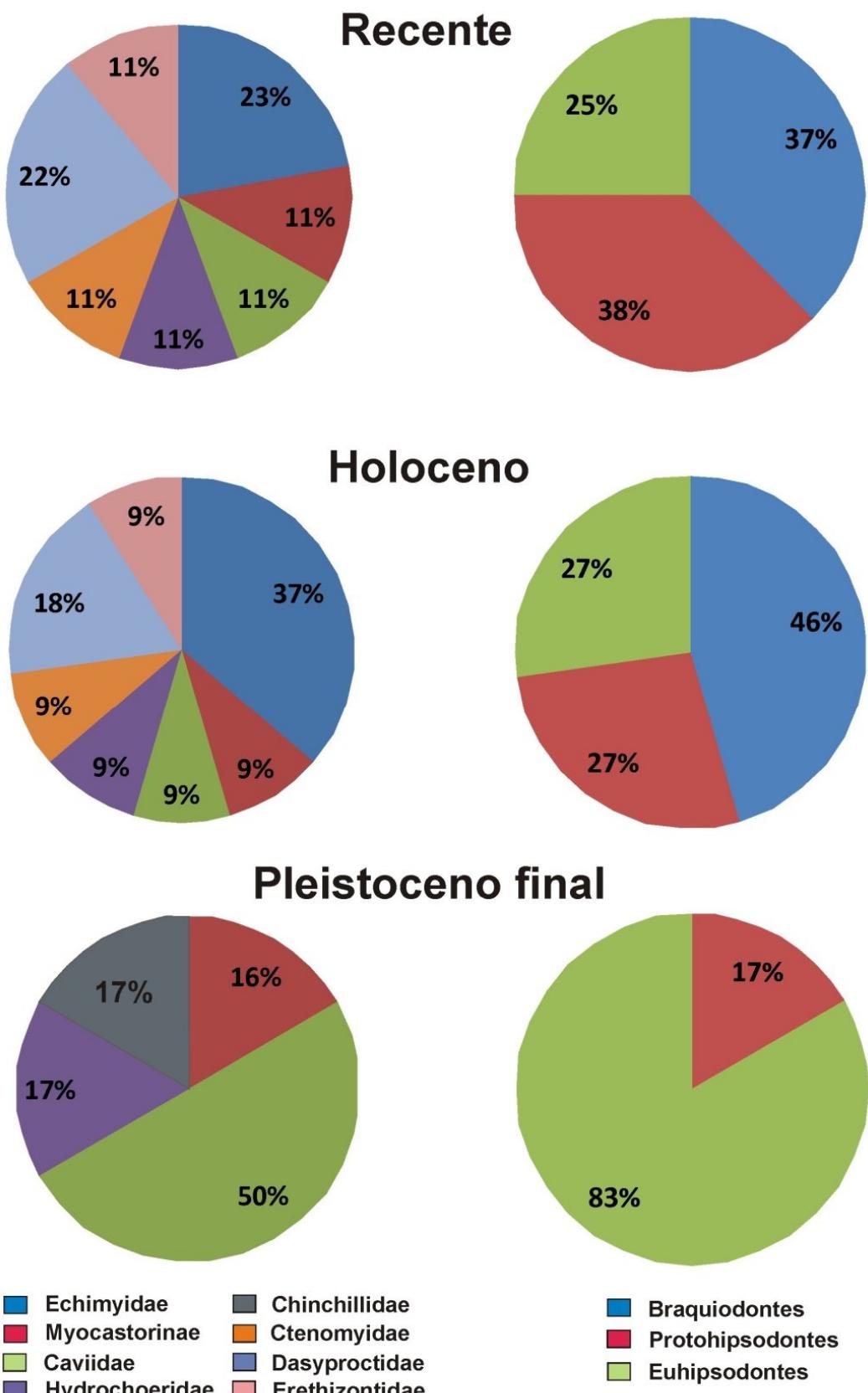


Figura 23. Esquerda: Diversidade de gêneros de caviomorfos do Rio Grande do Sul durante o Quaternário final. Os Myocastorinae estão separados dos demais Echimyidae em virtude das diferenças ecológicas entre os grupos. Direita: Porcentagem de caviomorfos braquidodontes, protohipsodontes e euhipsodontes do Quaternário final do RS.

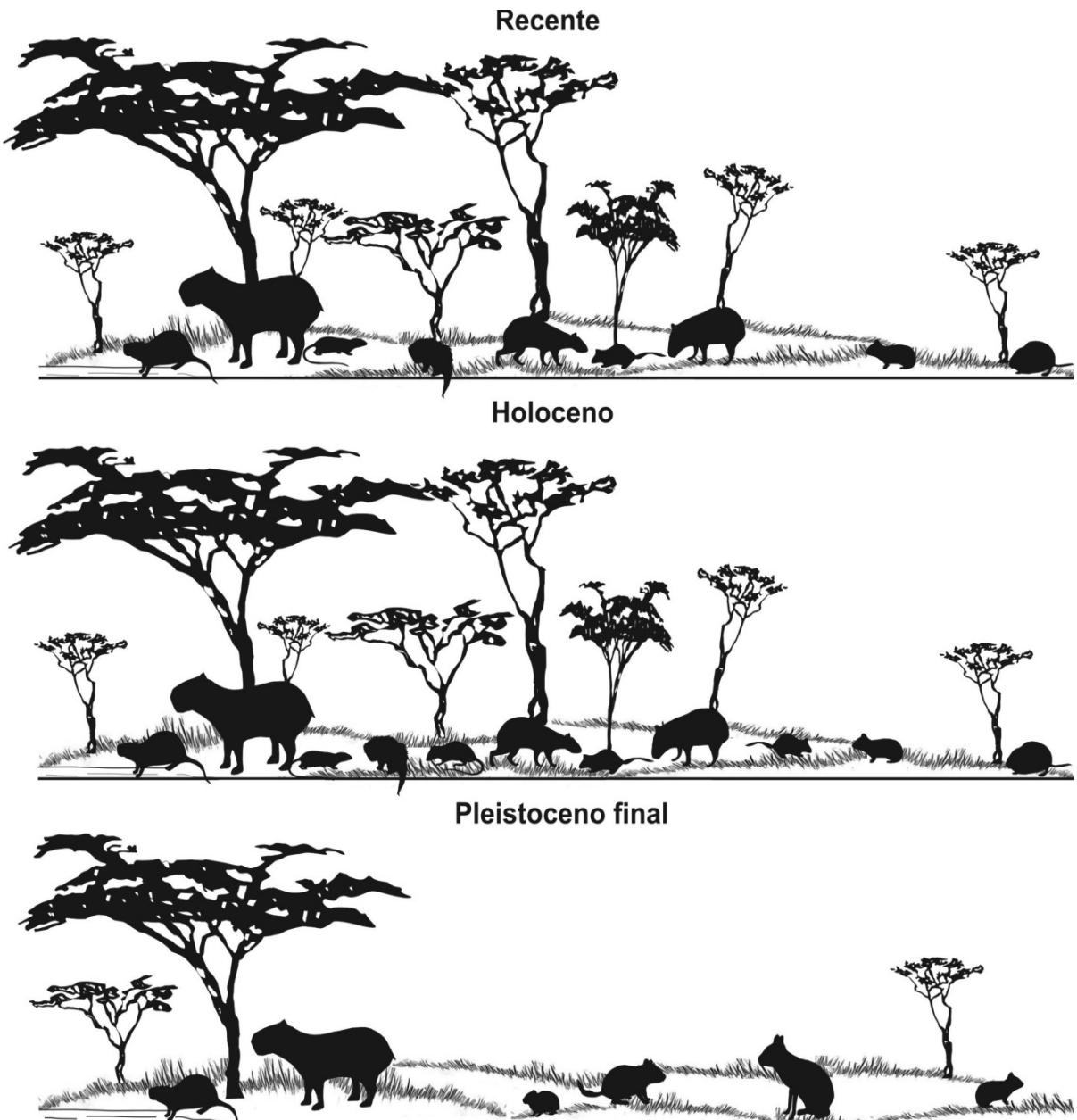


Figura 24. Modelo hipotético da mudança na fauna de caviomorfos durante o Quaternário final do RS. Da esquerda para a direita: **Pleistoceno final** – *Myocastor*, *Hydrochoerus*, *Galea*, *Lagostomus*, *Dolichotinae* e *Microcavia*. **Holocene** – *Myocastor*, *Hydrochoerus*, *Phyllomys*, *Sphiggurus*, *Clyomys*, *Dasyprocta*, *Euryzygomatomys*, *Cuniculus*, *Dicolpomys*, *Cavia* e *Ctenomys*. **Recente** – *Myocastor*, *Hydrochoerus*, *Phyllomys*, *Sphiggurus*, *Kannabateomys*, *Dasyprocta*, *Cuniculus*, *Cavia* e *Ctenomys*.

3.3 Conclusões

1. Pela primeira vez é reportada a presença dos táxons *Galea* sp. e *Lagostomus* cf. *L. maximus* para o Pleistoceno final do sul do Brasil, sendo que o último representa o único registro de um Chinchillidae no Brasil. Também reporta-se material de Dolichotinae do Arroio Chuí, confirmando sua presença no Pleistoceno final do RS. Estes registros ampliam a distribuição paleobiogeográfica destes táxons bem como contribuem para o conhecimento da diversidade de caviomorfos do sul do Brasil.
2. O material de Hydrochoeridae do RS é revisado e descrito e, conclui-se que o único táxon reconhecido da família nesta região até então é *Hydrochoerus hydrochaeris*.
3. São reportados novos materiais de *Myocastor* que representam os primeiros registros no Pleistoceno final continental do RS. Porém, estes materiais necessitam de mais estudos comparativos, em virtude de alguns destes apresentarem diferenças em relação ao táxon vivente *M. coypus*.
4. Em termos geocronológicos, os caviomorfos do Pleistoceno final continental estão posicionados em um intervalo de tempo entre, pelo menos, 42 e 10 mil anos AP.
5. Em termos paleozoogeográficos, a fauna de caviomorfos finipleistocênicos do RS compartilha mais táxons com o Uruguai. Contudo, estes resultados são preliminares, uma vez que materiais que permitam ser identificados em nível específico devem ser encontrados para dar suporte a estas interpretações.
6. A fauna de caviomorfos pleistocênicos do RS apresenta, em sua maioria, táxons de afinidade pampeana e, em minoria, de elementos de afinidade tropical.
7. Os indicativos paleoambientais suportam os modelos previamente hipotetizados de predomínio de ambientes abertos, porém apresentando corpos d'água.
8. Durante o final do Pleistoceno se observa uma fauna adaptada a ambientes abertos, ao passo que durante o Holoceno ocorre uma mudança na composição faunística, quando houve uma substituição por táxons relacionados a ambientes florestais. Este fenômeno permite inferir um evento de extinção regional de alguns táxons como *Microcavia*, *Galea*, Dolichotinae e *Lagostomus*.
9. Até o momento, os dados ainda são poucos para se verificar a existência de diferenças faunísticas entre as localidades pleistocênicas referidas. Todavia, cabe destacar pequenas diferenças entre o Arroio Chuí e Arroio Touro Passo, que podem corresponder a diferenças paleoecológicas, ou simplesmente de

amostragem. No Arroio Chuí foram referidos *Microcavia*, Dolichotinae e *Lagostomus*, enquanto no Arroio Touro Passo estes táxons ainda não foram encontrados. Nesta última localidade foram reportados fósseis de *Hydrochoerus* e *Galea*, ainda ausentes no Arroio Chuí.

CAPÍTULO 4 – REFERÊNCIAS

AHEARN, M. E.; LANCE, J. F. A new species of *Neochoerus* (Rodentia, Hydrochoeridae) from the Blancan (Late Pliocene) of North America. **Proceedings of Biological Society of Washington**, Washington, v. 93, n.2, p. 435-442, 1980.

ALVAREZ, T. Variación de la figura oclusal del premolar inferior em carpinchos fósiles (Rodentia: Hydrochoeridae) de Jalisco, México. **Instituto Nacional de Antropología e Historia, Investigaciones**, México, v.21, 1-35, 1971.

BAUERMANN, S. G.; BEHLING, H.; MACEDO, R. B. Biomas regionais e evolução da paisagem no Rio Grande do Sul com base em paleopalinologia. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G.; SCHERER, C. S. (eds). **Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos**. Porto Alegre: Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2009, p. 81-93.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, Amsterdam, v. 99, p. 143-156, 1998.

BEHLING, H. Vegetational and climate dynamics in southern Brazil during the Late Quaternary times. In: Mudanças Globais e o Quaternário –Congresso da Associação Brasileira de estudos do Quaternário, 7, 2001. **Boletim de Resumos...Mariluz**, Imbé: 2001, p. 348.

BEHLING, H.; PILLAR, V.; ORLÓCI, L.; BAUERMANN, S. G. Late Quaternary *Araucaria* forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 203, p. 277-297, 2004.

BEHLING, H.; PILLAR, V.; ORLÓCI, L.; BAUERMANN, S. G. Late Quaternary grassland (Campos), gallery forest, fire and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, Amsterdam, v. 133, p. 235-248, 2005.

BENCKE, G. A.; JARDIM, M. M. A.; BORGES-MARTINS, M.; ZANK, C. Composição e padrões de distribuição da fauna de tetrápodes recentes do Rio Grande do Sul, Brasil. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G.; SCHERER, C. S. (Orgs.) **Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos**. Porto Alegre: Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2009, p. 123-142.

BEZERRA, A. M. R. **Revisão taxonômica do gênero *Galea* Meyen, (1832) (Rodentia, Caviidae, Caviinae)**. 2008, 125 f. Tese (Doutorado) - Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade de Brasília, Brasília, 2008. 125 p.

BOMBIN, M. Afinidade paleoecológica, cronológica e estratigráfica do componente de megamamíferos na biota do Quaternário terminal da Província de Buenos Aires, Uruguai e Rio Grande do Sul (Brasil). **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS**, Porto Alegre, v. 9, p. 1-28, 1975.

BOMBIN, M. Modelo paleoecológico evolutivo para o Neoquaternário da região da Campanha-Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil). A Formação Touro Passo, seu

conteúdo fossilífero e a pedogênese pós-deposicional. **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS**, Porto Alegre, v. 15, p. 1-90, 1976.

BONDESIO, P.; PASCUAL, R.; VUCETICH, M. G. Neoepiblemidae (Rodentia, Caviomorpha): su caracterizacion y sus relaciones filogenéticas com los Chinchillidae. In: CONGRESO AREGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 1, 1975. **Actas 2...**, Tucumán: 1975, p. 431-447.

BUCHMANN, F. S. C.; CARON, F.; LOPES, R. P. UGRI, A.; LIMA, L. L. Panorama geológico da planície costeira do Rio Grande do Sul. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G.; SCHERER, C. S. (Orgs.) **Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos**. Porto Alegre: Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2009, p. 35-56.

CAMPOS, C. M.; TOGNELLI, M. F.; OJEDA, R. A. *Dolichotis patagonum. Mammalian Species*, Washington, v. 652, p. 1-5, 2001.

CANDELA, A. M.; NORIEGA, J. I. Los coipos (Rodentia, Caviomorpha, Myocastoridae) del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío; Formación Ituzaingó) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. **Insugeo, Miscelánea**, Tucumán, v. 12, p. 77-82, 2004.

CASTILHO, P. V.; SIMÕES-LOPES, P. C. Zooarqueología dos mamíferos aquáticos e semi-aquáticos da Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 18, n.3, p. 719–727, 2001.

CASTRO, M. C.; LANGER, M. C. 2005. Inventário preliminar da fauna de mamíferos Quaternários do Abismo Iguatemi, Vale do Ribeira-SP. In: CONGRESO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 19, 2005. **Resumos...** Aracajú: 2005, CD-ROM.

CARDOSO, C. A. C.; VILELA, J. F.; RUSSO, C. A. M.; SCHRAGO, C. G. Estimativa dos tempos de divergência das tribos de sigmodontinae baseada nos genes citocromo B e IRBP. CONGRESO BRASILEIRO DE GENÉTICA, 55, 2009. **Resumos...** Águas de Lindóia: 2009, p. 141.

CARLINI, A. A.; ZURITA, A. E.; GASPARINI, G.; NORIEGA, J. L. Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación com los del Centro Norte de La Argentina, Paraguay, y sur de Bolívia, y los de Sur de Brasil y Oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. **Insugeo, Miscelánea**, Tucumán, v. 12, p. 83-90, 2003.

CARTELLE, C. G.; LESSA, G. Presença de *Myocastor coypus* (Molina, 1782), Rodentia, Myocastoridae, do Pleistoceno Final-Holoceno, no centro-oeste da Bahia. In: CONGRESO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, 1989. **Anais...** Curitiba: 1989, p. 583-591.

CARVALHO, G. A. S. & SALLES, L. O. Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, v. 142, p. 445–477, 2004.

CIONE, A. L.; TONNI, E. P. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**, Rotterdam, v. 12, p 23-51, 1999.

CIONE, A. L.; TONNI, E. P. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. In: BARRIO, R. E.; ETCHEVERRY, R. O.; CABALLÉ, M. F.; LLAMBIAS, E. (Eds.) **Geología y recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. Relatório do XVI Congresso geológico Argentino**. La Plata: Quick Press, 2005. p. 183-200.

CIONE, A.L.; TONNI, E.P.; BOND, M.; CARLINI, A.; PARDIÑAS, U.F.J.; SCILLATO-YANÉ, G.; VERZI, D.; VUCETICH, M.G. Occurrence charts of Pleistocene mammals in the Pampean area, eastern Argentina. **Quaternary of South America and Antarctica Peninsula**, Rotterdam, v. 12., p. 53-59, 1999.

CHAHUD, A. Paleomastozoologia do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP. In CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, 2005. **Boletim de resumos...** Rio de Janeiro: Museu Nacional/UFRJ, 2005, p. 76-77.

CHICK, J. M. H. **Middle Miocene rodents from Quebrada Honda, Bolivia**. 2009, 70 f. Master Dissertation of Department of Biology of Case Western Reserve University, 2009.

CHIMENTO, N. R. Nueva localidad fosilífera del Pleistoceno Tardío em el centro-este de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. In: JORNADAS ARGENTINAS DE MASTOZOOLOGIA, 21, 2007. **Libro de Resúmenes...** Tafí del Valle: 2007, p. 236.

COSTER, P.; BENAMMI, M.; LAZZARI, V.; BILLET, G.; MARTIN, T.; SALEM, M.; BILAL, A. A.; CHAIMANEE, Y.; SCHUSTER, M.; VALENTIN, X.; BRUNET, M.; JAEGER, J.J. *Gaudeamus lavocati* sp. nov. (Rodentia, Hystricognathi) from the early Oligocene of Zallah, Libya: first African caviomorph?. **Naturwissenschaften**, v. 97, p. 697–706, 2010.

COZZUOL, M. A.; HOLANDA, E. C.; NASCIMENTO, E. R. DO; WEISS, F. L. Registro do gênero *Neichoerus* (Rodentia, Caviomorpha, Hydrochoeridae) para o Pleistoceno da Amazônia Sul-Oidental. **Paleontologia em Destaque (Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia)**, Porto Alegre, v. 53, p. 43-44, 2006.

CRUZ, L. E.; FERNICOLA, J. C; CARIGNANO, C.; BARGO, M. S. Nueva asociación faunística del Pleistoceno del este de la Provincia de Córdoba. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 46, n. 4 (Suplemento), p. 17R, 2009.

DANTAS, M. A. T. Primeiro registro de fósseis de mamíferos pleistocênicos em caverna de Sergipe, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 12, n. 2, p. 161-164, 2009.

DA-ROSA, A. A. S. Preliminary correlation of fluvial deposits at the extreme west of Rio Grande do Sul State, southern Brazil. In: LATINAMERICAN CONGRESS OF SEDIMENTOLOGY, 3, 2003. **Abstracts...Belém: 2003**, p. 243-245.

DA-ROSA, A. A. S., 2009. Geologia do Quaternário continental do RS: estado da arte e perspectivas de trabalho. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G.; SCHERER, C. S. (Orgs.) **Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos**. Porto Alegre: Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2009, p. 17 – 34.

DE OLIVEIRA, P. E.; BEHLING, H.; LEDRU, M. P.; BARBERI, M.; BUSH, M.; SALGADO-LABORIAU, M. L.; GARCIA, M. J.; MEDEANIC, S.; BARTH, O. M.; DE BARROS, M. A.; SCHEEL-YBERT, R. Paleovegetação e paleoclimas do Quaternário do Brasil. In: SOUZA, C. R. G.; SUGUIO, K.; OLIVEIRA, A. M. S.; DE OLIVEIRA, P. E. **Quaternário do Brasil**. São Paulo: Holos Editora, 2005, p. 52-74.

DESCHAMPS, C. M. The presence of *Neichoerurus* Hay (Rodentia, Hydrochoeridae) in Pleistocene sediments of southwestern Buenos Aires Province. **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**, Rotterdam, v. 11, p. 1-14, 1998.

DESCHAMPS, C. M. Late Cenozoic mammal bio-chronostratigraphy in southwestern Buenos Aires Province, Argentina. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 42, n. 4, p. 733-750, 2005.

DESCHAMPS, C. M.; BORROMEI, A. M. La fauna de vertebrados pleistocénicos del Bajo San José (provincia de Buenos Aires, Argentina). Aspectos paleoambientales. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 29, p. 177-183, 1992.

DESCHAMPS, C. M.; OLIVARES, A. I.; VIEYTES, E. M.; VUCETICH, M. G. Ontogeny and diversity of the oldest capybaras (Rodentia, Hydrochoeridae; Late Miocene of Argentina). **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, n. 27, v. 3, p. 683–692, 2007.

DESCHAMPS, C.; VERZI, D. H.; VUCETICH, M. G. Presencia de *Myocastor* (Rodentia, Myocastoridae) en el Pleistoceno del sudoeste de la Provincia de Buenos Aires. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 37, n. 4 (Suplementos), p. 72-73R, 2000.

DREHMER, C.J.; RIBEIRO, A.M. A temporal bone of an Otariidae (Mammalia, Pinnipedia), from the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. **Revista Universidade Guarulhos Geociências**, Guarulhos, v. 6, p. 39-44, 1998.

DUNNUM, J. L.; SALAZAR-BRAVO, J. Phylogeny, evolution, and systematics of the *Galea musteloides* complex (Rodentia: Caviidae). **Journal of Mammalogy**, Lawrence, v. 91, n. 1, p.243-259, 2010.

EISENBERG, J F.; REDFORD, K. H. **Mammals of the Neotropics – The Southern Cone, Vol. 2**. Chicago: Chicago Press, 1989, 609 p.

FACCIN, J. R. M.; OLIVEIRA, E. V.; PEREIRA, J. C. Osteodermos de *Propraopus* Ameghino, 1881 (Xenarthra, Dasypodidae), da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior). **Paleontología em Destaque (Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontología)**, Porto Alegre, p. 59, 2004.

FERRERO, B. S. 2009. Diversidad y evolución de los mamíferos del Cuaternario de la provincia de Entre Ríos Argentina. Aspectos bioestratigráficos y

paleozoogeográficos de una fauna particular. 2009, 425 f. Tesis Doctoral - Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 2009.

FERRERO, B. S. & NORIEGA, J. I. La paleontología de vertebrados en el Cuaternario de la Provincia de Entre Ríos (Argentina): estado actual y perspectivas. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G.; SCHERER, C. S. (Orgs.) **Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos**. Porto Alegre: Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontología, 2009, p. 205-215.

FLYNN, J. J.; WYSS, A. R.; CROFT, D. A.; CHARRIER, R. The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal ‘Age’. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 195, p. 229-259, 2003.

FRAILEY, C.D. Late Miocene and Holocene mammals, exclusive of the Notoungulata, of the Rio Acre region, western Amazonia. **Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County**, Los Angeles, n. 374, p. 1-46, 1986.

FRAILEY, C.D., CAMPBELL Jr, K.E. Paleogene rodents from Amazonian Peru: The Santa Rosa local fauna. **Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series**, Los Angeles, v. 40, p. 71-130, 2004.

FRAILEY, D.; CAMPBELL, K. E.; WOLFF, R. G. Additions to the knowledge of *Hippocamelus*, *Ctenomys* and *Myocastor* from the middle Pleistocene of the Tarija Basin, Bolivia. **Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas**, Lawrence, v. 85, p. 1-14, 1980.

GADENS-MARCON, G.T. Contribuição ao estudo dos Proboscidea (Mammalia, Gomphotheriidae) do Quaternário do estado Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista UnG – Geociências**, Guarulhos, v. 7, n 1, p. 93-109, 2008.

GALEWSKI, T.; MAUVREY, J. F.; LEITE, Y. L. R.; PATTON, J. L. DOUZERY, E. J. P. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Orlando, v. 34, p. 601–615, 2005.

GASPARINI, G. M.; KERBER, L.; OLIVEIRA, E. V. *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo Formation (Late Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomic and palaeoenvironmental comments. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen**, Stuttgart, v. 254, n. 3, p. 261–273, 2009.

GUERIN, C.; CURVELLO, M. A.; FAURE, M.; HUGUENEY, M.; MOURER-CHAUVIRE, C. La faune pléistocène du Piauí (Nordeste du Brésil): implications paléoécologiques et biochronologiques. **Quaternaria Nova**, Roma, v. 3, p. 303-341, 1993.

HADJAS, I., BONANI, G., MORENO, P. I., ARIZTEGUI, D., Precise radiocarbon dating of Late-Glacial cooling in mid-latitude South America. **Quaternary Research**, v. 59, p. 70–78, 2003.

HADLER, P. *Didelphimorphia, Chiroptera e Rodentia (Mammalia) do Holoceno do Rio Grande do Sul: aspectos taxonômicos, paleoambientais e paleoclimáticos*. 2008, 203 f. Tese (Doutorado) - Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2008.

HADLER, P.; VERZI, D. H.; VUCETICH, M. G.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M. Caviomorphs (Mammalia, Rodentia) from the Holocene of Rio Grande do Sul State, Brazil: systematics and paleoenvironmental context. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 11, n.2, p. 97-116, 2008.

HARTENBERGER, J. L. Description de la radiation des Rodentia (Mammalia) du Paléocène supérieur au Miocène; incidences phylogénétiques. **Comptes Rendus de la Académie Des Sciences de Paris, Sciences De La Terre et Des Planètes**, Paris, v. 326, p. 439-444, 1998.

HAFNER, C. H.; HAFNER, M. S. Heterochrony in Rodents. In: MCKNNEY, M. L. **Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach**. New York, Plenum Press, 1988, p. 217-235.

HOFFSTETTER, R. La faune pléistocène de Tarija (Bolivie): **Note préliminaire**. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, Paris, v. 35, n. 2, p. 194-203, 1963.

HOFFSTETTER, R. Ñapua, un gisement de vertébrés pléistocènes dans le Chaco bolivien. **Bulletin Du Museum National d'Histoire Naturelle**, Paris, v. 40, p. 823-836, 1968.

HOFFSTETTER, R. El origen de los Caviomorpha y el problema de los Hystricognathi (Rodentia). ACTAS DEL PRIMER CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 1, 1974. Tucumán: Universidad Nacional de Tucumán, 1975, p. 505-528.

HOLANDA, E. C.; RIBEIRO, A. M.; FERIGOLO, J.; COZZUOL, M. A. Novos registros de *Tapirus* Brünnich, 1771 (Mammalia, Perissodactyla) para o Quaternário do Brasil. CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, 2005, Rio de Janeiro. **Boletim de Resumos...** Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2005. p. 136.

HONEYCUTT, R. L.; FRABOTTA, L. J., ROWE, D. L. Rodent Evolution, Phylogenetics, and Biogeography, In: WOLFF, J. O; SHERMAN, P. W. **Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 2007, p. 8-23.

HOROVITZ, I.; SANCHEZ-VILLAGRA, M. R.; MARTIN, T.; AGUILERA, O. A. The fossil record of *Phoberomys pattersoni* Mones 1980 (Mammalia, Rodentia) from Urumaco (Late Miocene, Venezuela), with an analysis of its phylogenetic relationships. **Journal of Systematic Palaeontology**, Cambridge, v. 4, n. 3, p. 293-306, 2006.

HOOIJER, D. A. Fossil rodents from Curaçao and Bonaire. **Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands**, Amsterdam, v. 9, n. 35, p. 1-27, 1959.

HSIOU, A. S. 2007. A new Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from Late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v.10, n.3, p. 181-193, 2007.

HSIOU, A. S.; FORTIER, D. Primeiro registro de *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae) para o Pleistoceno do Rio Grande do Sul. **Gaea – Journal of Geoscience**, São Leopoldo, v. 3, n. 1, p. 37-44, 2007.

HSIOU, A. S. O registro fóssil de répteis e aves no Pleistoceno final do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G.; SCHERER, C. S. (Orgs.) **Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos**. Porto Alegre: Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2009, p. 144-154.

HUCHON, D.; DOUZERY, E. J. P. From the Old World to the New World: A Molecular Chronicle of the Phylogeny and Biogeography of Hystricognath Rodents. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Orlando, v. 20, n. 2, p. 238–251, 2001

HUGOT, J. P. New evidence for hystricognath monophyly from the phylogeny of their pinworms. In: PAGE, R. D. M. **Tangled Trees: Phylogeny, Cospeciation and Coevolution**. Chicago: The University of Chicago Press, 2003, p. 144-173.

JACKSON, J. E.; BRANCH, L. C.; VILARREAL, D. *Lagostomus maximus*. **Mammalian Species**, Washington, v. 543, p. 1-6, 1996.

JARDIM, M. M. A. 2007. A mastofauna atual no Rio Grande do Sul. In: WORKSHOP QUATERNÁRIO DO RS: INTEGRANDO CONHECIMENTOS, 2007. **Resumos...** Canoas: ULBRA, 2007, p. 68-71.

KERBER, L. Paleovertebrados e considerações tafonômicas da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior) oeste do Rio Grande do Sul. **Revista da graduação PUCRS**, Porto Alegre, n. 2, p. 1-93, 2008.

KERBER, L.; KINOSHITA, A.; JOSÉ, F. A. FIGUEIREDO, A. M. G.; OLIVEIRA, E. V.; BAFFA, O. Electron Spin Resonance dating of southern Brazilian Pleistocene mammals from Touro Passo Formation, and remarks on the geochronology, fauna and palaeoenvironments. **Quaternary International**, Oxford (no prelo).

KERBER, L.; OLIVEIRA, E. V. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. **Gaea – Journal of Geoscience**, São Leopoldo, v. 4, n. 2, p. 49-64, 2008a.

KERBER, L.; OLIVEIRA, E. V. Sobre a presença de *Tapirus* (Tapiridae, Perissodactyla) na Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), oeste do Rio Grande do Sul. **Biodiversidade Pampeana**, Uruguiana, v. 6, n. 1, p. 9-14, 2008b.

KERBER, L.; OLIVEIRA, E. V. Novos Fósseis de Vertebrados para a Sanga da Cruz (Pleistoceno Superior), Alegrete, RS, Brasil. **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, v. 35, n. 2, p. 39-45, 2008c.

KOTZIAN, C. B.; SIMÕES, M. G.; DA ROSA, Á. A. S.; MILDER, S. 2005. AMS radiocarbon dating of freshwater mollusk shells from the Touro Passo Formation

(Pleistocene-Holocene), RS, Brazil. In: CONGRESSO LATINO AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 6, 2005. CD Resumos... Aracajú: 2005.

KOTZIAN, C. B.; SIMÕES, M. G. Taphonomy of recent freshwater molluscan death assemblages, Touro Passo Stream, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 9, n. 2, p. 243-260, 2006.

KOWALSKI, K. **Mamiferos: manual de teriología**. Madrid: H. Blume Ediciones, Madrid, 1981, 532 p.

KRAGLIEVICH, L. Diagnosis osteológico-dentaria de los géneros vivientes de la subfamilia "Caviinae". **Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires**, Buenos Aires, v. 36, p. 59-96, 1930.

KRAGLIEVICH, L. Monografía del gran carpincho corredor plioceno *Protohydrochoerus* (Rovereto) y formas afines. In: TORCELLI, A. J.; MORELLI, C. A. (eds.). **Obras de Geología y Paleontología 3 (Obras completas y trabajos científicos inéditos)**. Buenos Aires: Ministerio de Obras Públicas de la Provincia de Buenos Aires, 1941a, p. 487-556.

KRAGLIEVICH, L. Morfología normal y morfogénesis de los molares de los carpinchos y caracteres filogenéticos de este grupo de roedores. (La primera parte en colaboración con el Sr. Lorenzo J. Parodi). In: TORCELLI, A. J.; MORELLI, C. A. (eds.). **Obras de Geología y Paleontología 3 (Obras completas y trabajos científicos inéditos)**. Buenos Aires: Ministerio de Obras Públicas de la Provincia de Buenos Aires, 1941b, p. 438-484.

LANDRY S. O. The interrelationships of the new and old world hystricomorph rodents. **University of California Publications in Zoology**, Los Angeles, v. 56, 1-118, 1957.

LAVOCAT, R. La systematique des rongeurs hystricomorphes et la dérive des continents. **Comptes Rendus de la Académie Des Sciences de Paris, Série D**, Paris, v. 269, p. 1496-1497, 1969.

LAVOCAT, R. Systematic affinities of the caviomorphs and phiomorphs and the African origin of the caviomorphs. **Anais da Acadêmia Brasileira de Ciências, Suplemento**, Rio de Janeiro, v. 43, p. 515-522, 1971.

LEDRU, M .P.; BRAGA, P. I. S.; SOUBIÉS, F. FOURNIER, M.; MARTIN, L.; SUGUIO, K.; TURCQ, B. The last 50,000 years in the Neotropics (Southern Brazil): evolution of vegetation and climate. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 123, p. 239-257, 1996.

LEITE Y. L. R; PATTON, J. L. Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the star-phylogeny hypothesis revisited. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 25, p. 455-464, 2002.

LESSA, G.; CARTELLE, C.; MANDUA, E. G. Reevaluation of rodent assemblages from Pleistocene/Holocene of Bahia, Brazil: morphologic and environmental considerations. In: CONGRESSO LATINO AMERICANO DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS, 3, 2008. **Libro de Resúmenes...** Neuquén: 2008, p. 137.

LOPES, R. P.; BUCHMANN, F. S. C.; CARON, F.; ITUSARRY, M. E. Tafonomia dos fósseis de vertebrados (megafauna extinta) encontrados nas barrancas do arroio Chuí e linha de costa do Rio Grande do Sul, Brasil. **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, v. 28, n. 2, p. 67-74, 2001.

LOPES, R. P.; BUCHMANN, F. S. C.; CARON, F. Taphonomic analysis on fossils of Pleistocene mammals from deposits submerged along Southern Rio Grande do Sul Coastal Plain, Brazil. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 66, n. 2, p. 213-229, 2008.

LOPES, R.P.; BUCHMANN, F.S.C.; CARON, F.; ITUSARRY, M.E.G. Barrancas fossilíferas do arroio Chuí, RS - Importante megaflora pleistocênica no extremo sul do Brasil. In: WINGE, M.; SCHOBENHAUS, C.; BERBERT-BORN- M.; QUEIROZ, E. T.; CAMPOS, D. A.; SOUZA, C. R. G.; FERNANDES, A. C. S. (Eds.) **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil (Volume 2)**, 2005. Disponível na internet em <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio119/sitio119.pdf>.

LOPES, R. P.; KINOSHITA, A.; FIGUEIREDO, A.M.G.; BAFFA, O. BUCHMANN, F.S.C. ESR dating of Pleistocene mammal teeth and its implications for the biostratigraphy and geologic evolution of the Rio Grande do Sul coastal plain, southern Brazil. **Quaternary International**, Oxford, v. 212, p. 213–222, 2010.

LOPES, R. P.; PEREIRA, J. C. Fossils of Scelidotheriinae Ameghino, 1904 (Xenarthra, Pilosa) in the Pleistocene deposits of Rio Grande do Sul, Brazil. **Gaea – Journal of Geoscience**, v. 6, n. 1, p. 44-52, 2010.

MACIEL, L.; RIBEIRO, A. M.; SEDOR, F. Considerações sobre quelônios fósseis do Quaternário do Rio Grande do Sul, Brasil. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 33, n. 4, p. 467, 1996.

MACPHEE, R .D. E.; SINGER, R.; DIAMOND, M. Late Cenozoic Land Mammals from Grenada, Lesser Antilles Island-Arc. **American Museum Novitates**, New York, n. 3302, p. 1-20, 2000.

MARIVAU, L.; VIANEY-LIAUD, M.; WELCOMME, J.-L.; JAEGER, J.-J. The role of Asia in the origin and diversification of hystricognathous rodents. **Zoologica Scripta**, v. 31, p. 225–239, 2002.

MARIVAU, L.; VIANEY-LIAUD, M.; JAEGER, J. –J. High-level phylogeny of early Tertiary rodents: dental evidence. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, v. 142, p. 105–134, 2004.

MARTIN, T. African origin of caviomorph rodents is indicated by incisor enamel microstructure. **Paleobiology**, New York, v. 20, p. 5–13, 1994.

MARTIN, T. Incisor Schmelzmuster Diversity in South America's Oldest Rodent Fauna and Early Caviomorph History. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 12, n. 3/4, p.405-417, 2005

MILDER, S. E. S. **Arqueologia do Sudeste do Rio Grande do Sul: Uma perspectiva Geoarqueológica.** 2000, 172 f. Tese (Doutorado), Museu de Arqueologia e Etnologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2000.

MILLER, E.T. Pesquisas arqueológicas paleoindígenas no Brasil Ocidental. **Estudios Atacameños**, San Pedro de Atacama, v. 8, p. 37-61, 1987.

MONES, A. Estudios sobre la Familia Hydrochoeriidae (Rodentia), V. Revalidación de sus caracteres morfológicos dentarios con algunas consideraciones sobre la filogenia del grupo. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 1. 1975. **Actas...** Tucumán: 1975, p. 463-476.

MONES, A. An equivocal nomenclature: What means hypsodonty?. **Paläontologisches Zeitscherift**, v. 56, n. 1-2, p. 107-111, 1982.

MONES, A. Estudios sobre la Família Hydrochoeridae, XIV. Revisión sistemática (Mammalia, Rodentia). **Senckenbergiana biologica**, Frankfurt, v. 65, n. 1-2, p. 1-17, 1984.

MONES, A. Monografía de la Familia Hydrochoeridae (Mammalia, Rodentia). Sistemática–Paleontología–Bibliografía. **Courier Forschungs-institut Senckenberg**, v. 134, p. 1-235, 1991.

MONES, A. & OJASTI, J. *Hydrochoerus hydrochaeris*. **Mammalian Species**, Washington, v. 264, p. 1-7, 1986.

NEGRI, F. R.; FERIGOLO, J. Anatomia craniana de *Neoepiblema ambrosettianus* (Ameghino, 1889; Rodentia, Caviomorpha, Neoepiblemidae) do Mioceno superior-Plioceno, Estado do Acre, Brasil, e revisão das espécies do gênero. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, Belém, v. 10, p. 1-80, 1998.

NEGRI, F. R.; BOCQUETIN-VILLANUEVA, J.; FERIGOLO, J.; ANTOINE, P.O. A review of Tertiary mammal faunas and birds from western Amazonia. In: HOORN, C.; WESSELINGH, F. P. **Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past**, Blackwell Publishing, p. 245-258.

NOWAK, R. M. Walker's mammals of the world. 6th edition, Vol. II. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1999. 1936 pp.

OLIVEIRA, E. V. **Mamíferos fósseis do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil.** 1992, 118 f. Dissertação (Mestrado) - Pós Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1992.

OLIVEIRA, E. V. Mamíferos Xenarthra (Edentata) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 31, n. 1, p. 65-75, 1996.

OLIVEIRA, E. V. Quaternary vertebrates and climates from southern Brazil. **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**, Rotterdam, v. 12, p. 61-73, 1999.

OLIVEIRA, E. V.; FACCIN, J. R. M.; PEREIRA, J. C. O pampatério *Holmesina* (Mammalia, Pampatheriidae) no Quaternário do Rio Grande do Sul. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 40, n. 4, p. 64-64, 2003.

OLIVEIRA, E. V.; KERBER, L. Paleontologia e aspectos geológicos das sucessões do final do Neógeno no sudoeste do Rio Grande do Sul, Brasil. **GAEA – Journal of Geoscience**, São Leopoldo, v. 5, n. 1, p. 21-34, 2009.

OLIVEIRA, E. V., LEIPNITZ, I. I., LAVINA, E. L., NOWATZKI, C. H., DUTRA, T. L.; FLECK, A. Novos achados de mamíferos na Localidade Ponte Velha, Formação Touro Passo (Neoquaternário), Oeste do Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 16, 1999. **Boletim de Resumos...** Crato: 1999, p. 80-81.

OLIVEIRA, E. V.; LAVINA, E. L. Mamíferos: protagonistas dos tempos modernos. In: HOLZ, M.; DE ROS, C. (eds.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Centro de Investigações do Gondwana, 2000, p.376-397.

OLIVEIRA, E. V.; MILDNER, S. E. S. Considerações preliminares sobre uma nova fauna de moluscos fósseis da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior). Observações estratigráficas e paleoecológicas. **Veritas**, Porto Alegre, v. 35, n. 137, p. 121-129, 1990.

OLIVEIRA, E. V.; PEREIRA, J. C. Mamíferos xenarthros do Sistema Lagunar III, Arroio Chuí, Santa Vitória do Palmar, RS, Brasil. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 5, 2006. **Ciência e Natura**, Santa Maria: 2006, p. 05.

OLIVEIRA, E. V.; PEREIRA, J. C. Intertropical cingulates (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of southern Brazil: systematic and paleobiogeographical aspects. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 12, n. 3, p. 167-178, 2009.

OLIVEIRA, E. V.; PREVOSTI, F. J.; PEREIRA, J. C. *Protocyon troglodytes* (Lund) (Mammalia, Carnivora) in the late Pleistocene of Rio Grande do Sul, and their paleoecological significance. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 8, n. 3, p. 215-220, 2005.

OLIVEIRA, F. B.; MOLINA, E. C.; MARROIG, G. Paleogeography of South Atlantic: a route for primates and rodents into the South America?. In: GARBER, P.A.; ESTRADA, A.; BICCA-MARQUES, J. C.; HEYMANN, E. K.; STRIER, K. B. **South American primates: comparative perspectives**. New York: Springer, 55, 2009, 68 p.

OLIVEIRA, L. D. D.; SOUZA-CUNHA, F. L; LOCKS, M. Um Hydrochoeridae (Mammalia, Rodentia) no Pleistoceno do nordeste o Brasil. In: CAMPOS, D. A.; FERREIRA, C. S.; BRITO, I. M.; VIANA, C. F. (org.) **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos**, DNPM, 1985. p. 93-97.

OLIVEIRA, M. L. V. **Moluscos gastródes (Hydobiidae e Aculyidae) da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil**. 1996, 23 f.

Monografia (Graduação) – Curso de Ciências Biológicas, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Uruguaiana, 1996.

OLIVEIRA, P. V. **Mamíferos do Neopleistoceno-Holoceno do Parque Nacional de Ubajara, Ceará.** 2010, 167 f. Dissertação (Mestrado) - Pós-Graduação em Geociências , Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.

PASCUAL, R., ORTEGA HINOJOSA, E. J., GONDAR, D. G.; TONNI, E. P. Vertebrata. In: BORRELO, A. V. (ed.), **Paleontografía Bonaerense. Vertebrata I.** Buenos Aires: Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires, 1966, 202 p.

PARDIÑAS, U. F. J.; D'ELÍA, G.; ORTIZ, P. E. Sigmodontinos fósiles (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) de América del Sur: Estado actual de su conocimiento y prospectiva. **Journal of Neotropical Mammalogy**, v. 9, n. 2, p. 209-252, 2002.

PATTERSON B.; PASCUAL, R.. New echimyid rodents from the Oligocene of Patagonia, and a synopsis of the family. **Breviora**, Cambridge, v. 301, p. 1–14, 1968.

PATTERSON, B., WOOD, A. E. Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia and the relationships of the Caviomorpha. **Bulletim of Museum of Comparative Zoology**, Cambridge, v. 149, p. 371–543, 1982.

PAULA COUTO, C. Uma espécie do gênero *Tetrastylus* Ameghino, 1886, em Lagoa Santa. **Boletim do Museu Nacional - Geologia**, Rio de Janeiro, v. 15, p. 1 – 16, 1951.

PAULA COUTO, C. Mamíferos fósseis das cavernas de Minas Gerais. **Espeleologia**, Ouro Preto, n. 3-4, p. 3-14, 1971.

PAULA COUTO, C. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil. 2. Rodentia Caviomorpha Dinomyidae. **Iheringia, Série Geologia**, Porto Alegre, v. 5, p. 3–17, 1978a.

PAULA COUTO, C. Mamíferos fósseis do Pleistoceno do Espírito Santo. **Anais da Academia Brasileira de Ciência**, Rio de Janeiro, v. 50, n. 3, p. 365-379, 1978b.

PAULA COUTO, C. **Tratado de Paleomastozoologia**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 1979, 590 p.

PEREIRA, J. C.; KERBER, L.; LOPES, R. P. Novas ocorrências de mamíferos nos depósitos fossilíferos do Arroio Chuí (Pleistoceno Tardio), Rio Grande do Sul. In: PALEO-RS, 2009. **Resumos & Programação....** São João do Polesini: 2009, p. 19-20.

PÉREZ, M. E. A new rodent (Cavioidea, Hystricognathi) from the middle Miocene of Patagonia, mandibular homologies, and the origin of the crown group Cavioidea sensu stricto. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 30, n. 6, 1848–1859, 2010.

PITANA, V. G.; RIBEIRO, A. M. Novos materiais de *Propraopus* Ameghino, 1881 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) do Pleistoceno final, Rio Grande do Sul, Brasil. **GAEA – Journal of Geoscience**, São Leopoldo, v. 3, n.2, p. 61- 67, 2007.

PORPINO, K. O.; SANTOS, M. F. C. F.; BERGQVIST, L. P. Registros de mamíferos fósseis no Lageado de Soledade, Apodi, Rio Grande do Norte, Brasil . **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 7, n. 3, p. 349-358, 2004.

PORTA, J. Les vertébres fossiles de Colobie et les problèmes posés par l'isolement du continent sud-américain. **Paleovertebrata**, Montpellier, v. 2, n. 2, p. 77-94, 1972.

PRADO, J. L., CERDEÑO, E.; ROIG-JUÑENT, S. The giant rodent *Chapalmatherium* from the Pliocene of Argentina: new remains and taxonomic remarks on the Family Hydrochoeridae. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 18, p. 788–798, 1998.

PRADO, J. L., MENEGAZ, A. Z.; TONNI, E. P.; SALEMME, M. C. Los mamíferos de la Fauna local Paso Otero (Pleistoceno Tardío), Provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 24, p. 217-233, 1987.

QUINTANA, C. A. Diversidad del roedor *Microcavia* (Caviomorpha, Caviidae) en América del Sur. **Mastozoología Neotropical**, Tucumán, v. 3, n. 1, p. 63-86, 1996.

QUINTANA, C. A. El roedor *Dolicavia minuscula* (Caviomorpha, Caviidae) del Plioceno Superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. **Historia Animalium**, v. 3, p. 55-71, 1997.

QUINTANA, C. A. Relaciones filogenéticas de roedores Caviinae (Caviomorpha, Caviidae) de América del Sur. **Boletín Real de la Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)**, Madrid, v. 94, n. 3-4, p. 125-134, 1998.

QUINTANA, C. A. *Galea* (Rodentia, Caviidae) del Pleistoceno Superior y Holoceno de las Sierras de Tandilia Oriental, provincia de Buenos Aires, Argentina. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 38, n. 4, p. 399-407, 2001.

RABASSA, J., CORONATO, A. M., SALEMME, M. Chronology of the Late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). **Journal of South American Earth Sciences**, Oxford, v. 20, p. 81–103, 2005.

RANZI, A. **Paleoecologia da Amazônia: megafauna do Pleistoceno**. Florianópolis: Editora da UFSC, 2000, 101p.

REIG, O. A. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. **Monografía Natura**, Museu Municipal de Ciencias Naturales “Lorenzo Scaglia”, Buenos Aires, v. 1, p. 1-161, 1981.

REIG, O. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 7, p. 333-365, 1984.

RIBEIRO, A. M.; ALVARENGA, H. M.; ROSENAU, M. Primeiro registro de ave fóssil para a Formação Touro Passo (Pleistoceno superior-Holoceno inferior) do Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 14, 1995. **Atas...** Uberaba: 1995, p. 107.

RIBEIRO, A. M.; DREHMER, C. J.; BUCHMANN, F. S.; SIMÕES-LOPES, P. C. Pleistocene skull remains of *Pontoporia blainvilliei* (Cetacea, Pontoporiidae) from the coast plain of Rio Grande do Sul State, Brazil, and the relationship of pontoporids. **Revista Universidade Guarulhos Geociências**, Guarulhos, v. 6, p. 71-77, 1998.

RIBEIRO, A. M.; SCHERER, C. S.; PITANA, V. G. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil: Estado atual de conhecimento. In: WORKSHOP QUATERNÁRIO DO RS: INTEGRANDO CONHECIMENTOS, 2007. **Resumos...** Canoas: ULBRA, 2007, p. 27-25.

RIBEIRO, A. M.; SCHERER, C. S. 2009. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G.; SCHERER, C. S. (Orgs.) **Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos**. Porto Alegre: Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2009, p. 171 – 191.

RINDERKNECHT, A.; BLANCO, R. E. The largest fossil rodent. **Proceedings of the Royal Society B**, London, doi:10.1098/rspb.2007.1645, Published online, p. 1-6. 2008.

RIOS-NETTO, A. M.; KOUTSOUKOS, E. A. M.; DA SILVA, M. E. B. Utilização dos Radicais/Prefixos Eo, Meso e Neo na Nomenclatura Estratigráfica Brasileira. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 2, p. 61-66, 2001.

RODRIGUES, P. H.; FERIGOLO, J. Roedores pleistocênicos da Planície Costeira do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 7, n. 2, p. 231-238, 2004.

RODRIGUES, P. H.; PREVOSTI, F. J.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M.. Novos materiais de Carnivora para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 7, n. 1, p. 77-86, 2004.

ROSA, A. O.; JACOBUS, A. L. Registro de mamíferos em sítios arqueológicos do Rio Grande do Sul, Brasil. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G.; SCHERER, C. S. (Orgs.) **Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos**. Porto Alegre: Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2009, p. 234-241.

ROTH, P. R. O.; JUNG, D. M. H.; CHRISTOFF, A. U. Identificação de remanescentes de roedores de um abrigo sob rocha do Nordeste do RS: implicações paleoambientais. **Revista de Iniciação Científica da Ulbra**, Canoas, v. 1, n. 1, p. 71-82, 2008.

ROWE, D. L., R. L. HONEYCUTT. Phylogenetic relationships, ecological correlates, and molecular evolution within the Cavioidea (Mammalia, Rodentia). **Molecular Biology and Evolution**, v. 19, p. 263–77, 2002.

RUSCONI, C. Revisión de las especies fósiles argentinas del género *Myocastor* con descripción de nuevas especies. **De los anales de la Sociedad Argentina de Estudios “GAEA”**, Buenos Aires, v. 3, n. 2, p. 505-518, 1929.

RUSCONI, C. Tercera noticia sobre los vertebrados fósiles del Puelchense de Villa Ballester. **Anales de la Sociedad Científica Argentina**, Buenos Aires, v. 117, n. 4, 177-186, 1934.

SALGADO-LABORIAU, M.L. Paleoecologia do Quaternário Tardio nos Cerrados. In: Mudanças Globais e o Quaternário –Congresso da Associação Brasileira de estudos do Quaternário, 7, 2001. **Boletim de Resumos...Mariluz**, Imbé: 2001, p. 39-40.

SALLES, L. O.; CARTELLE, C.; GUEDES, P. G.; BOGGIANI, P. C.; JANOO, A.; RUSSO, C. A. Quaternary mammals from Serra da Bonoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. **Boletim do Museu Nacional, Nova Série Zoologia**, Rio de Janeiro, v. 521, p. 1-12, 2006.

SALLES, L. O.; CARVALHO, G. S.; WEKSLER, M.; SICURO, F. L.; ABREU, F.; CAMARDELLA, A. R.; GUEDES, P. G.; AVILLA, L. S.; ABRANTES, E. A. P.; SAHATE, V.; COSTA, I. S. A. Fauna de mamíferos do Quaternário de Serra da Mesa (Goiás, Brasil). **Publicações avulsas do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, n. 78, p. 1-15, 1999.

SANTOS, V. C. **Moluscos bivalves de água-doce do final do Pleistoceno (Formação Touro Passo) no estado do Rio Grande do Sul, Brasil**. 1997, 22 f. Monografia (Graduação) – Curso de Ciências Biológicas, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Uruguaiana, 1997.

SANT'ANNA-FILHO, M.J. **Roedores do Neógeno do Alto Juruá, Estado do Acre, Brasil**. 1994, 167 f. Dissertação (Mestrado) – Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1994.

SARRAT, C.M. 2009. Nueva localidad fosilífera del Pleistoceno de la provincia de Córdoba, Argentina: implicancias bioestratigráficas. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 46, n.4(Suplemento), p. 37R, 2009.

SCHERER, C. S. **Estudo dos camelidae (Mammalia, Artiodactyla) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul**. 2005, 176 f. Dissertação (Mestrado) - Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2005.

SCHERER, C. S.; DA ROSA, A. A. S. Um eqüídeo fóssil do Pleistoceno de Alegrete, RS, Brasil. **Pesquisas em geociências**, Porto Alegre, v. 30, n. 2, p. 33-38, 2003.

SCHERER, C. S. FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M.; CARTELLE, C. C. Contribution to the knowledge of *Hemiauchenia paradoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from the Pleistocene of Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v.10, n. 1, p. 35-52, 2007.

SCHERER, C. S.; SCHLEICH, A. P.; RIBEIRO, A. M. Estudo do material pós-craniano de Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) do Pleistoceno do Rio Grande do

Sul, Brasi. In: PALEO-RS, 2009, **Resumos & Programação**, São João do Polesini: 2009, p. 16-17.

SCHERER, C. S.; PITANA, V. G.; RIBEIRO, A. M. Proterotheriidae and Macrauchenidae (Liptoterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 12, n. 3, p. 231-246, 2009.

SCILLATO-YANÉ, G. J.; TONNI, E. P.; CARLINI, A. A.; NORIEGA, J. I. Nuevos hallazgos de mamíferos del Cuaternario en el arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos bioestratigráficos, paleoambientais y paleozoogeográficos. CONGRESO LATINOAMERICANO DE GEOLOGÍA, 10, Y CONGRESO NACIONAL DE GEOLOGÍA ECONÓMICA, 6, 1998. **Actas...1998**, p. 263 – 268.

SPOTORNO, A.E.; VALLADARES, J.P.; MARIN, J.C.; E.R. PALMA, ZULETA, C. Molecular divergence and phylogenetic relationships of chinchillids (Rodentia: Chinchillidae). **Journal of Mammalogy**, Lawrence, v. 85, n. 3, p. 384–388, 2004.

TOLEDO, P. M.; MORAES-SANTOS, H. M.; SOUZA DE MELO, C. C. Levantamento preliminar de mamíferos não-voadores da Serra dos Carajás: grupos silvestres recentes e zooarqueológicos. **Boletim do Museu Paranaense Emílio Goeldi**, Belém, v. 15, n. 2, p. 141-157, 1999.

TOMAZELLI, L. J.; DILLENBURG, S. R.; VILLWOCK, J. A. O. Late Quaternary Geological history of Rio Grande do Sul Coastal Plain, southern Brazil. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 30, n. 3, p. 474-476, 2000.

TOMAZELLI, L. J.; VILLWOCK, J. A. O Cenozóico do Rio Grande do Sul: Geologia da Planície Costeira. In: HOLZ, M.; DE ROS, L.F. (Eds). **Geologia do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: CIGO/UFRGS. 2000, p. 375-406.

TONNI, E. P. *Pediolagus salinicola* (Rodentia, Caviidae) en el Pleistoceno tardio de la Provincia de Buenos Aires. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 18, n. 3-4, p. 123-126, 1981.

TONNI, E. P.; BARGO, M. S.; PRADO, J. L. Los câmbios ambientales em el Pleistoceno Tardio y Holocene del sudeste de la Provincia de Buenos Aires através de uma secuencia de mamíferos. **Ameghiniana**, Buenos Aires, n. 25, v. 2, p. 99-110, 1988.

TONNI, E. P.; CIONE, A. L.; FIGINI, A. J. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 147, p. 257-281, 1999.

TONNI, E. P.; HUARTE, R. A.; CARBONARI, J. E.; FIGINI, A. J. New radiocarbon chronology for the Guerrero Member of the Luján Formation (Buenos Aires, Argentina): palaeoclimatic significance. **Quaternary International**, Oxford, v. 109–110, p. 45–48, 2003.

TULLBERG, T. **Ueber das System der Nagethiere, eine phylogenetische Studie**. Upsala: Druck der Akademischen Buchdruckerei. 1889, p. 1–514.

UBILLA, M. **Paleozoología del Cuaternario continental de la Cuenca Norte del Uruguay: Biogeografía, Cronología y aspectos climático-ambientales.** 1996, 232 f. Tesis Doctoral - Universidad de la República, Montevideo, 232 p.

UBILLA, M. Late Pleistocene hystricognath rodents (Mammalia) in mid-latitudes of South America (Uruguay): insights in biogeographic and paleoenvironmental studies. In: ANNUAL SYMPOSIUM OF VERTEBRATE PALAEONTOLOGY AND COMPARATIVE ANATOMY, 56, 2008. Dublin. **Programme & Abstracts**, Dublin: 2008, p. 53- 54.

UBILLA, M.; OLIVEIRA, E. V.; RINDERKNECHT, A.; PEREIRA, J. The hystricognath rodent *Microcavia* in the Late Pleistocene of Brazil (Rio Grande do Sul, South America) (Mammalia: Caviidae). Biogeographic and paleoenvironmental implications. **Neues Jarbuch Geologie und Paläontologie, Abhandlungen**, Stuttgart, v. 247, n. 1, p. 15-21, 2008.

UBILLA, M.; PEREA, D.; AGUILAR, C.G; LORENZO, N. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. **Quaternary International**, Oxford, v. 114, p. 129-142, 2004.

UBILLA, M.; PEREA, D.; RINDERKNECHT, A.; CORONA, A. Pleistocene mammals from Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and environmental connotations. In: RIBEIRO, A. M.; BAUERMANN, S. G.; SCHERER, C. S. (Orgs.) **Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos**. Porto Alegre: Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2009, p. 217-230.

UBILLA, M; RINDERKNECHT, A. Consideraciones sobre el género *Galea* Meyen, 1831 (Rodentia, Caviidae), su registro en el Pleistoceno de Uruguay y descripción de una nueva especie extinguida. **Boletín Real de la Sociedad Española Historia Natural (Sección Geología)**, Madrid, v. 96, n. 3-4, p. 111-122, 2001.

UBILLA, M.; RINDERKNECHT, A. A Late Miocene Dolichotinae (Mammalia, Rodentia, Caviidae) from Uruguay, with comments about the relationships of some related fossil species. **Mastozoología Neotropical**, Mendonza, v. 10, n. 2, p. 293-302, 2003.

VENIAMINOVA, N. A.; VASSETZKY, N. S.; LAVRENCHENKO, L. A.; POPOV, S. V.; KRAMEROV, D. A. Phylogeny of the Order Rodentia Inferred from Structural Analysis of Short Retroposon B1. **Russian Journal of Genetics**, v. 43, n. 7, p. 757–768, 2007.

VERZI, D.H.; DESCHAMPS, C.M.; VUCETICH, M.G. Sistemática y antigüedad de *Paramyocastor diligens* (Ameghino, 1888) (Rodentia, Caviomorpha, Myocastoridae). **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 39, n. 2, p. 193-200, 2002

VERZI, D. H.; QUINTANA, C. A. The caviomorph rodents from the San Andrés Formation, east-central Argentina, and global Late Pliocene climatic change. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam v. 219, p. 303-320, 2005.

VILLARREAL, D.; BRANCH, L. C.; MACHICOTE, M.; HIERRO, J. L. Riqueza de species en un gradient de herbivoría de vizcachas (*Lagostomus maximus* Hollister). **Revista de la Facultad de Agronomía – UNLPam**, Santa Rosa, v. 12 n. 1, p. 41-54, 2001.

VOORHIES, M. R. Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Krox Couty, Nebraska. **Contributions to Geology**, Laramie, v. 1, p. 69, 1969.

VUCETICH, M. G., DE SOUZA CUNHA F. L.; ALVARENGA H. M. F. Un roedor Caviomorpha de la Formación Tremembé (Cuenca de Taubaté), Estado de São Paulo, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Porto Alegre, v. 65, 247–251, 1993.

VUCETICH, M. G., DESCHAMPS, C. M., OLIVARES, A. I., DOZO, M. T.. Capybaras, size, shape, and time: a model kit. **Acta palaeontologica Polonica**, Warsaw, v. 50, p. 259–272, 2005.

VUCETICH, M. G.; RIBEIRO, A. M. A new and primitive rodent from the Tremembé Formation (Late Oligocene) of Brazil, with comments on the morphology of the lower premolars of the caviomorphs rodents. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 5, n. 5, p. 73-83, 2003.

VUCETICH, M. G., VERZI D. Las homologías en los diseños oclusales de los roedores Caviomorpha: un modelo alternativo. **Mastozoología Neotropical**, Tucumán, v.1, n. 61–72, 1994.

VUCETICH, M. G., VERZI, D. H. Los Roedores Caviomorpha. In: ALBERDI, M. T.; LEONE, G.; TONNI, E. P. (eds.). **Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana durante los últimos Cinco Millones de años**. Madrid: Monografías del Museo de Ciencias Naturales de Madrid 12, 1995, p. 211-225.

VUCETICH, M. G.; VERZI, D. H. Changes in Diversity and Distribution of the Caviomorph Rodents during the Late Cenozoic in South America. **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**, Rotterdam, v. 12, p. 207-223, 1999.

VUCETICH, M.G.; VERZI, D.H. First record of Dasyprotidae (Rodentia) in the Pleistocene of Argentina. Paleo climatic implication. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 178, p. 67-73, 2002.

VUCETICH, M. G., VERZI, D. H., TONNI, E. P. Paleoclimatic implications of the presence of *Clyomys* (Rodentia, Caviomorpha) in the Upper Pliocene of Buenos Aires Province. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 128, p. 207-214, 1997.

VUCETICH, M. G., VERZI, D. H.; HARTENBERGER, J. L. Review and analysis of the radiation of the South American Hystricognathi (Mammalia, Rodentia). **Comptes Rendus de la Académie Des Sciences de Paris, Sciences De La Terre et Des Planètes**, Paris, v. 329, p. 763-769, 1999.

VUCETICH, M. G.; VIEYTES, E. C.; PÉREZ, M. E.; CARLINI, A. A. The rodents from la Cantera and the early evolution of caviomorphs in South America. In: MADDEN, R.

H.; CARLINI, A. A.; VUCETICH, M. G.; KAY, R. F. **The paleontology and geology Gran Barranca: Evolution and environmental change through Middle Cenozoic of Patagonia.** Cambridge, Cambridge University Press, 2010, p. 193-205.

VUCETICH, M. G.; VIEYTES, E. C.; VERZI, D. H.; NORIEGA, J. I.; TONNI, E. P. Unexpected primitive rodents in the Quaternary of Argentina. **Journal of South American Earth Sciences**, 20, p. 57–64, 2005.

WALTON, A. H. Rodents. In: R. F. KAY, R. H. MADDEN, R. L. CIFELLI AND J. J. FLYNN (eds.). **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene Fauna of La Venta, Colombia.** Washington: Smithsonian Institution Press, 1997, p. 392-409

WERDELIN, L. Pleistocene vertebrates from Tarija, Bolivia in the collections of the Swedish Museum of Natural History. In: SUAREZ-SORUCO, R. (Ed.) **Fósiles y Facies de Bolivia – Vol. I Vertebrados.** Santa Cruz: Revista Técnica de YPFB, v. 12, n. 3-4, p. 673-684, 1991.

WILSON, D. E.; REEDER, D. M. **Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference.** 3. ed. Maryland: Johns Hopkins University Press, 2005, 2142 p.

WINGE, H. Jordfundne og Nulevende gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. **E Museo Lundii**, Copenhaguen, v. 3, p. 1-178, 1888.

WOOD, A. E. A revised classification of the Rodents. **Journal of Mammalogy**, Lawrence, v. 36, n. 2, p. 165-187, 1955.

WOOD, A. An Eocene hystricognathous rodent from Texas: its significance in interpretations of continental drift. **Science**, Washinton, v. 175, p. 1250-1251, 1972.

WOOD, A. E. Eocene rodents, Pruett Formation, southwest Texas; their pertinence to the origino f the South American Caviomorpha. **The Pearce-Sellards Series**, Austin, v. 20, p. 1-41, 1973.

WOODS, C. A.; CONTRERAS, L.; WILLNER-CHAPMAN, G.; WHIDDEN, H. P. *Myocastor coypus*. **Mammalian Species**, Washington, v. 398, p. 1-8, 1992.

WYSS, A. R., FLYNN, J. J., NORELL, M. A.; SWISHER III, C. C.; CHARRIER, R.; NOVACEK, M. J.; MCKENNA, M. C. South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. **Nature**, London, v. 365, p. 434–437, 1993.

CAPÍTULO 5 – ARTIGOS CIENTÍFICOS

Artigo I – Kerber, L.; Ribeiro, A.M. & Oliveira, E.V. The first record of *Galea Meyen, 1832* (Rodentia, Hystricognathi, Caviidae) in the late Pleistocene of southern Brazil and its paleobiogeographic implications. *Alcheringa*, 35, 3 (aguardando publicação). DOI: 10.1080/03115518.2011.533985.

Alcheringa - Decision on Manuscript ID TALC-2010-0019.R1 Entrada | X

steve.mcloughlin@nrm.se para mim mostrar detalhes 10:53 (0 minutos atrás) [Responder](#) ▾

19-Oct-2010

Dear Mr Kerber:

Ref: The first record of *Galea Meyen, 1832* (Rodentia, Hystricognathi, Caviidae) in the late Pleistocene of southern Brazil and its palaeobiogeographic implications

I have now considered your revised manuscript and am pleased to accept your paper in its current form, although there may be some slight editorial changes to maintain consistency with the journal's style. Your manuscript will now be forwarded to the publisher for copy editing and typesetting. If you request any revisions to the original manuscript, please contact the chief editor by email immediately.

You will receive proofs for checking, and instructions for transfer of copyright in due course. When you receive the proofs you should check them carefully (especially figure references within the text, and the figure captions) to ensure that any editorial modifications have not changed the meaning of the text or illustrations, and that figures are appropriately positioned within the text.

The publisher also requests that proofs are checked and returned within 48 hours of receipt.

Your paper will probably appear in Vol 35, issue 3.

Thank you for your contribution to Alcheringa and we look forward to receiving further submissions from you.

Sincerely,
Dr Stephen McLoughlin
Editor in Chief, Alcheringa
steve.mcloughlin@nrm.se

Confirmação de aceite (correspondência eletrônica) do artigo pelo periódico *Alcheringa – An australasian journal of palaeontology*.

The first record of *Galea* Meyen, 1832 (Rodentia, Hystricognathi, Caviidae) in the late Pleistocene of southern Brazil and its palaeobiogeographic implications

LEONARDO KERBER, ANA MARIA RIBEIRO AND ÉDISON VICENTE OLIVEIRA

Kerber, Leonardo, Ribeiro, Ana Maria and Oliveira, Édison Vicente. The first record of *Galea* Meyen, 1832 (Rodentia, Hystricognathi, Caviidae) in the late Pleistocene of southern Brazil and its palaeobiogeographic implications. Alcheringa XX, X–XX. ISSN 0311-5518.

The first caviine rodent referable to *Galea* Meyen, 1832 is described from the late Pleistocene of southern Brazil based on a left dentary with the p4-m3 series. The specimen derives from the Ponte Velha I locality in the Touro Passo Creek (Touro Passo Formation, upper Pleistocene), western Rio Grande do Sul State. The main characters used to assign this specimen to *Galea* are: anterior area of horizontal crest at the level of prism I of p4; deep anterior area of masseteric fossa; incisor alveolus on the medial face of the dentary extended up to the level of prism II of m2; and presence of cement in the hypoflexid. Currently, the genus has a disjunct distribution, with a group in Argentina, Bolivia and Peru, and another in northern and northeastern Brazil. The presence of this taxon in Pleistocene deposits of Rio Grande do Sul State, Uruguay and Argentine Mesopotamian, where there are no extant representatives of the genus, indicates its wider distribution during the late Pleistocene.

L. Kerber [leonardokerber@gmail.com] and A. M. Ribeiro [ana.ribeiro@fzb.rs.gov.br], Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Av. Salvador França, 1427, 90690-000, Porto Alegre, RS, Brasil, and E.V. Oliveira [edison.vicente@ufpe.br], Departamento de Geologia, Centro de Tecnologia e Geociências, UFPE, Av. Acadêmico Hélio Ramos s/n, 50740-530, Recife, PE, Brasil.

Key words: Touro Passo Formation; Rodents; Caviomorpha, Caviinae, Quaternary, Rio Grande do Sul State.

THE CAVIIDAE Fischer de Waldheim, 1817 are taxonomically diverse caviomorphs restricted to South America. The group probably originated in the middle/late Miocene (Vucetich *et al.* 1999), and reached its greatest diversity during the late Pliocene (Quintana 1997). According to Paula Couto (1979), the family has an extinct subfamily, the Cardiomysinae Kraglievich, 1930, and two extant subfamilies, the Dolichotinae Pocock, 1922 and the Caviinae Fischer de Waldheim, 1817.

The Cardiomysinae were a very specialized group restricted to South American Miocene/Pliocene. The M3 of this group has a more complex morphology than that of other caviids, with four to seven prisms (Paula Couto 1979). The Dolichotinae have the skull modified to a more erect posture, with the foramen magnum displaced ventrally (Paula Couto 1979). The dolichotines are represented by a single extant genus, *Dolichotis* Desmarest, 1820 (including *Pediolagus*) with two species, whose distribution is restricted to semi-arid areas of Argentina, Paraguay and southern Bolivia (Einsenberg & Redford 1989, Campos *et al.* 2001). The Caviinae are the most diverse caviids, and are distributed in most parts of South America. Their main diagnostic are: biprismatic molariforms, M3 with three prisms in some cases, flexus of additional elongation of M3 with divergent borders, nasolacrimal canal exposed laterally on the maxillary, only one alveolar foramen alveolar, supraorbital foramen absent, cement between the prisms in some taxa, p4 with an anterior additional extension and lower molars with only a simple external flexid (Paula Couto 1979, Quintana 1998). Quintana (1998) carried out a cladistic analysis of extant and extinct Caviinae. Based on these results, Caviinae is a monophyletic group incorporating *Orthomyctera* Ameghino, 1889, *Dolicavia* Ameghino, 1916, *Microcavia* Gervais & Ameghino, 1880, *Paleocavia* Ameghino, 1889, *Cavia* Pallas, 1766, *Galea* Meyen, 1832 and *Kerodon* Cuvier, 1825. However, molecular studies suggest *Kerodon* is more closely related to *Hydrochoerus* (Rowe & Honeycutt 2002).

Previous records of caviids from the Pleistocene of southern Brazil are very scarce. Rodrigues & Ferigolo (2004) described a P4 of Dolichotinae indet. from submerged deposits of coastal plain. Ubilla *et al.* (2008) described cranial and postcranial elements of *Microcavia* sp. from Chuí Creek. From this same locality, Pereira *et al.* (2009) reported a single tooth of Caviidae indet. with affinity to Dolichotinae, and Kerber & Oliveira (2008a) recorded the presence of Caviidae indet. in the Touro Passo Formation.

Traditionally, the genus *Galea* comprises four extant species: *G. musteloides* Meyen, 1832, *G. spixii* Wagler, 1831, *G. flavidens* (Brandt 1835) and *G. monasterensis* Solmsdorff *et al.* 2004 and two fossil species: *G. ortodonta* Ubilla & Rinderknecht, 2001 and *G. tixiensis* Quintana, 2001. However, the taxonomic situation of the species of this genus is more complex than the previously proposed. According to the recent morphometric analysis of extant species by Bezerra (2008) there are two major groups, the “*spixii*” and the “*musteloides*”. The recent molecular study of Dunnum & Salazar-Bravo (2010) proposed that *G.musteloides* is restricted to the highlands of northwestern Bolivia, southeastern Peru, and extreme northeastern Chile; the authors also recognized the taxonomic validity of *G. leucoblephara* Burmeister, 1861 for populations from the lowlands of Bolivia and Paraguay to central Argentina, and *G. comes* Thomas, 1919 for populations from the Andes of southern

Bolivia and northern Argentina. Furthermore, the authors recognized the presence of a previously unrecognized form at midelevations in the southern Bolivian Andes.

This paper aims to describe for the first time a Caviinae rodent fossil referable to *Galea* from the late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, southern Brazil, and to discuss its paleobiogeographic implications.

Material and methods

The specimen studied here belongs to the paleontological collection of the Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul Uruguaiana (MCPU-PV). The anatomical nomenclature follows Quintana (1996) and Pérez & Walton (2008). The measurements were taken with a digital caliper accurate to 0.01 mm and are expressed in millimeters. The material was compared with the caviids: *Cavia*, *Kerodon*, *Microcavia*, *G. musteloides*, *G. spixii* and *Galea* sp. from Cueva Tixi (see Appendix). *G. musteloides* and *G. spixii* specimens from Argentina and northeast Brazil are referred in this paper as “*musteloides*” and “*spixii*” groups respectively, as suggested by Bezerra (2008). The analyzed specimens from Cueva Tixi probably can be assigned as *G. tixiensis*, but they are not studied, which is beyond the objectives of this paper.

Institutional abbreviations. MCPU-PV: Coleção de Paleovertebrados, Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Uruguaiana; MCPU-M: Coleção de Mastozoologia, Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Uruguaiana; MCN-M: Coleção de Mastozoologia do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul; MDJ – Mr: Coleção de Mamíferos recentes do Laboratório de Paleontologia do Museu Dom José (SOBRAL-CE), MLP: Colección de Paleontología de Vertebrados y Colección de Mastozoología, Museo de La Plata. MN: Coleção de Mastozoologia do Museu Nacional, Rio de Janeiro.

Anatomical abbreviations: hc, horizontal crest; mf, mental foramen; mf, masseteric fossa; sy, symphysis; p4, fourth lower premolar; m1, first lower molar; m2, second lower molar; m3, third lower molar; pr. I, first prism of lower molariforms; pr. II, second prism of lower molariforms; Pa, additional elongation; Ha, additional opening or flexid remained; Hi, hypoflexid, Fi, internal flexid.

Location and geological setting

The Touro Passo Creek is located in the Uruguaiana municipality, in the western of Rio Grande do Sul State (Fig. 1A). Bombin (1976) formally proposed the Touro Passo Formation for the upper Pleistocene fossiliferous deposits of western Rio Grande do Sul State, based on the type section in the Milton Almeida locality, Touro Passo Creek. These fluvial deposits are relatively thin bedded (2 – 3 m), consisting of sandstones, mudstones and conglomerates (Da-Rosa 2003, Oliveira & Kerber 2009). Radiometric dating by thermoluminescence, AMS and ¹⁴C suggests an age between of 42-11 thousand years BP (Bombin 1976, Milder 2000, Kotzian *et al.* 2005). Several fossiliferous exposures are assigned to upper Pleistocene, Lujanian Age (*Equus neogaeus* Biozone, sensu Cione & Tonni 2005) in Touro Passo Creek; the most important being Ponte Velha I and II, Milton Almeida, Barranca Grande and Confluência do Pindaí (Oliveira 1992, 1999, Kerber & Oliveira 2008a). Fossil assemblages of the Touro Passo Formation contain mammals typical of South American Pleistocene, such as the xenarthrans *Glyptodon*, *Panochthus*, *Glossotherium*, *Pampatherium*, *Propraopus*, *Holmesina*; the notoungulate *Toxodon*; the litoptern *Macrauchenia patachonica*; the artiodactyls *Morenelaphus*, *Antifer*, *Hemiauchenia paradoxa*, *Lama*, *Catagonus stenocephalus*; the perissodactyls *Equus neogaeus*, *Hippidion*, *Tapirus* and the rodent *Hydrochoerus* (Oliveira 1992, 1999, Kerber & Oliveira 2008a, Kerber & Oliveira 2008b, Gasparini *et al.* 2009, Scherer *et al.* 2009); together with turtles, lizards, birds (Hsiou 2007a, 2007b), freshwater mollusks (Oliveira & Milder 1990, Kotzian & Simões 2006), wood and silicophytoliths (Bombin 1976).

The studied fossil was collected in a bed of relatively fine conglomerate and sandstone at the Ponte Velha I locality (29°39'56"S, and 56°52'14"W) (Fig. 1B). According to Kerber (2008), the remains from this locality are transported and reworked (in taphonomic Group I of Voorhies 1969).

Systematic palaeontology

RODENTIA Bowdich, 1821

HYSTRICOGNATHI Tullberg, 1899

CAVIOIDEA Kraglievich, 1930

Family CAVIIDAE Fischer de Waldheim, 1817

Genus **Galea** Meyen, 1832

Galea sp. (Fig. 2 A – D)

Geographic and stratigraphic provenance. Ponte Velha I locality, Touro Passo Creek, upper Pleistocene.

Studied Material. MCPU-PV 221, incomplete left dentary.

Description

The specimen contains the complete p4-m3 series and the alveolus portion of the incisor. The area posterior to the m3 is lacking.

Dentary. The symphysis ascends at an angle of about 45° (Fig. 2A). The incisor alveolus extends up to the level of the pr. II of m2 (Fig. 2A). The mental foramen is positioned on the lateral face of the dentary, anterior to the p4 (Fig. 2B). The most anterior area of the horizontal crest (sensu Pérez & Walton 2008) is located at the level of the pr. I of p4. The masseteric fossa has its most anterior area at the level of pr. I of m1, and is deep (Fig. 2C). The angular process is fragmented, retaining only a small portion.

Dentition. The cheek teeth are euhypodont. With exception of the p4, which is smaller, the molars do not differ significantly in size. The molariforms are biprismatic and the prisms are transversally oriented and united by a thin isthmus (Fig. 2C, D). The lingual faces of pr. I and pr. II show an interruption of enamel. The pr. I of p4 has an additionally elongation (Pa), with an external additional flexid (Ha) poorly developed. The anterior face of Pa is rounded and slightly labially oriented. The m1 – 3 have very similar shapes. Their lingual face of pr. I is almost straight, whilst that in pr. II is rounded and the labial extremities are lanceolate. The Hi of the molars are deep, reaching almost the entire width of the teeth. Their lingual ends are slightly mesially oriented. The molariforms have cement in the lingual end of the Hi (Fig. 2D). The internal flexids (Fi) are positioned in a direction opposite to Hi, but are behind the lingual end of this. The Fi of the molars reaches the middle of the teeth, whilst in p4 the Fi is poorly developed.

Discussion and conclusions

Morphology and systematics

Specimen MCPU-PV 221 was previously listed by Kerber & Oliveira (2008b) as *Galea* sp. and here, it is described and compared with others cavid. This specimen is assigned to *Galea* based on the presence of the following characters: anterior area of the horizontal crest at the level of pr I. of p4, deep anterior area of masseteric fossa, alveolus incisor on the medial face of the dentary extended until the level of pr. II of m2 and presence of cement in the hypoflexid. Due to the scarcity of material, uncertain taxonomic status of *Galea* species, and great intraspecific variation (see Contreras 1964, Ubilla & Rinderknecht 2001), it is not possible to assign the specimen from Touro Passo Formation to an established species. Furthermore, we did not find significant differences in the structures analyzed of the *Galea* species. However, we observed that the specimens of “*spixii*” group and *Galea* sp. from

Cueva Tixi, are larger and more robust than the “*musteloides*” group (see the statistic parameters in the Table 1). Thus, new findings of cranial remains can supply information on the specific assignment of this taxon.

The dentary of MCPU-PV 221 shows the anterior area of the horizontal crest at the level of p4 in contrast to *Microcavia* (Fig. 3A) in which the anterior area of the crest is at level of pr. I or pr. II of m1 (Kraglievich 1930). The masseteric fossa is deep and has its anterior area at the level of pr. I of m1, being slightly posterior in comparison to the comparative specimens of *Galea* (e.g. MLP 738, MN-34833), in which this region is at the level of pr. I or pr. II of p4 (Kraglievich 1930, Quintana 1998). The masseteric fossa of *Galea* and MCPU-PV 221 is notably different to *Microcavia*. In this taxon, the anterior area of the fossa is at the level of pr. I or pr. II of m1, is quite shallow, and becomes deeper only at the level of pr. I or pr. II of m2 (Fig. 3B). This fossa is shallow in *Kerodon*. The incisor alveolus, on the medial face of the dentary, is configured as in *Galea*, in which extends up to m2 or m3 level. In *Microcavia* (Fig. 3A) and *Kerodon* this alveolus is extended only until the m1 level.

The molars have similar size, differing from the Pliocene caviid *Dolicavia*, in which there is a progressive increase in length distally (Quintana 1997). According to Kraglievich (1930), the characters of the lower teeth of *Galea* and *Microcavia* are very similar; the only difference described by this author between the lower molariforms of *G. musteloides* and *M. australis* Geoffroy & D'orbigny, 1833 are the thicker and more oblique prisms in the last taxon. The orientation of the labial extremities of the prisms of MCPU-PV 221 is typical of *Galea*, and distinct from *Microcavia*, where they are slightly mesially oriented. In *Kerodon*, these extremities are slightly distally oriented. In the p4, the Pa is poorly developed, as in *Galea*, *Microcavia* and *Paleocavia*, but differing from *Dolicavia* and *Kerodon*, in which this structure is considered to be true third prism (Quintana 1998). The molars are less thick than in *Microcavia* (Kraglievich 1930). They have cement in the deep area of Hi, as described by Contreras (1964) for *Galea*, differing from *Microcavia* specimens that have no cement (Quintana 1996, Ubilla *et al.* 2008). In *Cavia*, the flexids are filled with cement and the prisms are laminated (Quintana 1998). The isthmus between the prisms is long, thus differing from *Kerodon* and the dolichotines, in which the isthmus is shorter. The discontinuity of the enamel observed in the MCPU-PV 221, was also reported by Dantas (2009) for a fossil specimen of *G. spixii*, and by Ubilla (1996) for a fossil specimen of *Galea* sp. and for extant specimens of *G. musteloides*. MCPU-PV 221 is more robust than the specimens analyzed of “*musteloides*” group, and is more similar to the late Pleistocene/Holocene specimens from Cueva Tixi and some specimens of the “*spixii*” group. Specimens from Cueva Tixi were

described by Quintana (2001) as a distinct species, *G. tixiensis*, of more robust size than *G. musteloides*, for which the main diagnostic characters of this taxon are in the skull.

Fossil record and palaeobiogeographic implications

Galea currently occupies diverse environments, such as the Cerrado, Caatinga, southern Amazonia, Andes, Chaco and Patagonia regions (Eisenberg & Redford 1989). The genus has a disjunct distribution, represented by two major groups (Bezerra 2008): the ‘*spixii*’ group in the northern and northeastern Brazil, and the ‘*musteloides*’ group Argentina, Bolivia and Peru (Fig. 4A).

In contrast, in the Pleistocene fossil record reveals *Galea* in Argentina, Bolivia, Uruguay, northeastern Brazil, and now in southern Brazil (Fig. 4B). In Argentina, the first record of the genus is from the Ensenadan of Punta Negra, Buenos Aires Province (Vucetich & Verzi 1999). Prado *et al.* (1987) recorded *G. musteloides* from the late Pleistocene of Paso Otero, Buenos Aires Province; Scillato-Yané *et al.* (1998) recognized *Galea* sp. from the Pleistocene of Arroyo Toropí, Corrientes Province; Quintana (2001) described *G. tixiensis* from the late Pleistocene/Holocene archaeological sites of Cueva Tixi and Cueva El Abra, Buenos Aires Province; Deschamps & Borromei (1992) recognized *Galea* sp. from the middle Pleistocene of Bajo San Jose, Buenos Aires Province. In the Bolivia and Uruguay, Ubilla & Rinderknecht (2001) described *G. ortodontata* from the Pleistocene of Tarija and Libertad Formation. Ubilla & Rinderknecht (2001) also reported *Galea* sp. from the late Pleistocene of Arroyo Malo, Tacuarembó Department and the Pleistocene of San Luis, Canelones Department. In Brazil, previous records have only derived from the northeast and southeast regions. *Galea spixii* is recognized from the late Pleistocene/Holocene of São Raimundo Nonato, Piauí states (Guerin *et al.* 1993), karstic deposits of Sergipe (Dantas 2009) and Minas Gerais State (Winge 1888); and *Galea* sp. is recognized from Pleistocene/Holocene of Bahia State (Lessa *et al.* 2008).

The presence of *Galea* in upper Pleistocene deposits of Rio Grande do Sul State, Uruguay and Argentine Mesopotamian, where there are no extant representatives of the genus, indicates its wider distribution during the late Pleistocene and document differences between Pleistocene and present *Galea* distribution. With others late Pleistocene caviomorphs from southern Brazil, as *Microcavia* sp. (Ubilla *et al.* 2008), dolichotines and *Lagostomus* (pers. obs. of L.K.), the presence of *Galea* shows a different rodents fauna in this area in comparison with the current.

Extant *G. musteloides* and *G. spixii* are associated with open areas, which is consistent with the palaeoenvironments proposed for the late Pleistocene in Rio Grande do Sul. A mosaic palaeoenvironment, with open areas and forest vegetation near water bodies, was used

by Bombin (1975) to explain the discrepancies between the palaeoecological signatures of the diverse fossil vertebrates. The available palynological data suggests a predominance of grassland vegetation, at least, in the period between 40 ka B.P and the early Holocene (see Bauermann *et al.* 2009). According to Behling (2001 and references), during the late Pleistocene, the grasslands dominated the southern and southeast Brazil, where today there are different ecosystems. The author estimate that the grasslands, today restricted to the southern Brazil, were 750 km further north, from 28°/27°S to at the least 20° S. Other rodents recorded in the late Pleistocene of southern Brazil, such as *Microcavia*, *Lagostomus* and dolichotines, are in accordance with these interpretations.

Acknowledgements

We thank: the CNPq (Conselho Nacional de Pesquisa e Tecnologia) for financial support to L.K. in form of fellowship in Programa de Pós-Graduação em Geociências (UFRGS); CNPq for financial support (Universal 474485/2008-0 and PROSUL 490299/2008-3); PUCRS for the loan of the specimen; FZBRS for the infrastructure provided; Dr. M. Ubilla for photos of *Galea* and *Microcavia*; Dr. J. Ferigolo (MCN/FZBRS) for the discussions on the anatomy of rodents; Ricardo Duarte and Nilza Dornelles (Cabanha Touro Passo) and Adolfo Martins de Menezes Filho (Fazenda Cinco Palmas) for help with work field; Dra. M. E. Pérez for the information about the homologies of the mandibular crests in Cavioidea; Dra. A. Bezerra, for the unpublished information about the living *Galea*; Drs. D. Verzi, M. G. Vucetich, C. Deschamps, I. Olivares (MLP), J. A. Oliveira, and S. Franco (MN) for the access to collections under their care; and the editors of Alcheringa and reviewers M. G. Vucetich and M.M. Ballesteros, for their useful comments that improved the manuscript.

References

- 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, C., 1916. *Dolicavia* nov. gen. de Caviidae (Roedores) del chapadmalense de Miramar (provincial de Bs. As.). *Physis* 2, 283 – 284.
- Bauermann, S.G., Behling, H. & Macedo, R.B., 2009. Biomas regionais e evolução da paisagem no Rio Grande do Sul com base em paleopalinologia In: *Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos*, A.M. Ribeiro, S.G. Bauermann & C. S. Scherer, eds. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Porto Alegre, 81 – 93.

- Behling, H., 2001. Vegetational and climate dynamics in southern Brazil during the Late Quaternary times. *Resumos Mudanças Globais e o Quaternário – VII Congresso da Associação Brasileira de estudos do Quaternário*, 348.
- Bezerra, A.M.R., 2008. *Revisão taxonômica do gênero Galea Meyen, (1832) (Rodentia, Caviidae, Caviinae)*. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasil, 125 pp.
- Bombin, M., 1976. Modelo paleoecológico evolutivo para o Neoquaternário da região da Campanha-Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil). A Formação Touro Passo, seu conteúdo fossilífero e a pedogênese pós-deposicional. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS* 15, 1 – 90.
- Bombin, M., 1975. Afinidade paleoecológica, cronológica e estratigráfica do componente de megamíferos na biota do Quaternário terminal da Província de Buenos Aires (Argentina), Uruguai e Rio Grande do Sul (Brasil). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS* 9, 1 – 28.
- Bowdich, T.E., 1821. *An analysis of the natural classifications of Mammalia for the use of studens and travelers*. Smith, Paris, 115 pp.
- Brandt, J.F., 1835. Mammalium rodentum exoticorum novorum vel minus rite cognitorum Musei Academie Zoologici descriptiomes et ícones. *Mémoires de l'Académie des Sciences de Saint-Petersbourg* 3 (6), 357 – 442.
- Burmeister, H., 1861. Reise durch die La Plata-Staaten, mit besonderer Rücksicht auf die physische Beschaffenheit und den Culturzustand der Argentinischen Republick. *H. M. Schmidt, Halle, Germany* 2, 1 – 538.
- Campos, C.M., Tognelli, M.F., Ojeda, R.A., 2001. *Dolichotis patagonum*. *Mammalian Species* 652, 1 – 5.
- Cione, A. L. & Tonni, E. P., 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. In: *Geología y recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires Barrio*, R.E., Etcheverry, R. O., Caballé, M. F. & Llambias, E., eds. Relatorio del XVI Congreso geológico Argentino, La Plata, 183 – 200.
- Contreras, J., 1964. Datos acerca de la variación intrapoblacional de la morfología de los molares de las entidades de los géneros *Galea* y *Microcavia* (Rodentia, Caviidae). *Ameghiniana* 3, 235 – 255.
- Cuvier, F., 1825. *Des dents des mammifères considérées comme caractères zoologiques*. Paris, 255 pp.
- Dantas, M.A.T., 2009. Primeiro registro de fósseis de mamíferos pleistocênicos em caverna de Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12 (2), 161 – 164.

- Da-Rosa, A.A.S., 2003. Preliminary correlation of fluvial deposits at the extreme west of Rio Grande do Sul State, Southern Brazil. *Abstracts 3º Latinamerican Congress of Sedimentology*, 243 – 245.
- Deschamps, C.M. & Borromei, A.M., 1992. La fauna de vertebrados pleistocénicos del Bajo San José (provincia de Buenos Aires, Argentina). Aspectos paleoambientales. *Ameghiniana* 29, 177 – 183.
- Desmarest, A.G., 1822. *Dasyprocta patachonica*. *Mammalogie* 2, 358 – 360.
- Dunnum, J. L. & Salazar-Bravo, J., 2010. Phylogeny, evolution, and systematics of the Galea musteloides complex (Rodentia: Caviidae). *Journal of Mammalogy* 1, 243 – 259.
- Eisenberg, J.F. & Redford, K.H., 1989. *Mammals of the Neotropics – The Central Neotropics*. Chicago Press, Chicago, 609 pp.
- Fischer de Waldheim, G., 1817. Adversaria zoologica. *Memoires de la Société Impériale des Naturalistes du Moscou* 5, 357 – 428.
- Gasparini, G.M., Kerber, L. & Oliveira, E.V., 2009. *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo Formation (Late Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomic and palaeoenvironmental comments. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 254, 261 – 273.
- Gervais, H. & Ameghino, F., 1880. *Les mammifères fossiles de l'Amérique du Sud*. F. Savy, 225 p.
- Guerin, C., Curvello, M.A., Faure, M., Hugueney, M. & Mourer-Chauvire, C., 1993. La faune pléistocène du Piauí (Nordeste du Brésil): implications paléoécologiques et biochronologiques. *Quaternaria Nova* 3, 303 – 341.
- Hsiou, A.S., 2007a. A new Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10 (3), 181 – 194.
- Hsiou, A.S., 2007b., O estado atual do registro fóssil de répteis e aves no Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Resumos Workshop “O Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos”* 23 – 24.
- Kerber, L. 2008., Paleovertebrados e considerações tafonômicas da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior) oeste do Rio Grande do Sul. *Revista da graduação PUCRS* 2, 1 – 93.
- Kerber, L. & Oliveira, E.V, 2008a. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. *GAEA – Journal of Geoscience* 4, 49 – 64.

- Kerber, L. & Oliveira, E., 2008b. Sobre a presença de *Tapirus* (Tapiridae, Perissodactyla) na Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), oeste do Rio Grande do Sul. *Biodiversidade Pampeana* 6, 9 – 14.
- Kotzian, C.B., Simões, M.G., Da-Rosa, A.A.S. & Milder, S.E.S., 2005. AMS Radiocarbon dating of freshwater mollusk shells from the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), RS, Brazil. *Resumos IX Congresso Brasileiro de Paleontologia and VI Congresso Latino-Americano de Paleontologia*, CD-Rom.
- Kotzian, C.B. & Simões, M.G., 2006. Taphonomy of recent freshwater molluscan death assemblages, Touro Passo Stream, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9, 243 – 260.
- Kraglievich, L., 1930. Diagnosis osteológico-dentaria de los géneros vivientes de la subfamilia “Caviinae”. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 36, 59 – 96.
- Lessa, G., Cartelle, C., & Manduca, E.G., 2008. Reevaluation of rodent assemblages from Pleistocene/Holocene of Bahia, Brazil: morphologic and environmental considerations. *Resúmenes 3º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, 137.
- Meyen, F.J.F., 1832. Beiträge zur Zoologie, gesammelnt auf seiner Reise um die Erde. *Nova Acta Physico-Medica Leopoldino-Carolinae Natura Curiosorum* 16, 549 – 610.
- Milder, S.E.S., 2000. *Arqueologia do Sudeste do Rio Grande do Sul: Uma perspectiva Geoarqueológica*. Tese de Doutorado, Museu de Arqueologia e Etnologia, Universidade de São Paulo, Brasil, 172 pp (unpublished).
- Oliveira, E.V., 1992. *Mamíferos fósseis do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil, 118 p (unpublished).
- Oliveira, E.V., 1999. Quaternary vertebrates and climates from southern Brazil. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12, 61 – 73.
- Oliveira, E.V. & Kerber, L., 2009. Paleontologia e aspectos geológicos das sucessões do final do Neógeno no sudoeste do Rio Grande do Sul, Brasil. *GAEA – Journal of Geoscience* 5, 21 – 34.
- Oliveira, E.V. & Milder, S.E.S., 1990. Considerações preliminares sobre uma nova fauna de moluscos fósseis da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior-Holocene Inferior). Observações estratigráficas e paleoecológicas. *Veritas* 35, 121 – 129.
- Pallas, P.S., 1766. *Elenchus zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones, cum selectis auctorum synonymis*. Hagae Comitum, 1 - 28, 1 – 451.

- Paula Couto, C., 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 590 pp.
- Pereira, J.C., Kerber, L. & Lopes, R.P., 2009. Novas ocorrências de mamíferos nos depósitos fossilíferos do Arroio Chuí (Pleistoceno Tardio), Rio Grande do Sul. *Resumos Paleo-RS*, 19 – 20.
- Pérez, M.E. & Walton, A., 2008. Un nuevo caviomorfo (Rodentia, Hystricognathi) del Mioceno Medio del noroeste del Chubut y las homologías mandibulares de Cavioidea S.S. *Resúmenes 3º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, 193.
- Pocock, R., 1922. On the external characters of some histricomorphs rodents. *Proceedings Zoological society of London* 21, 365 – 447.
- Prado, J.L., Menegaz, A.Z., Tonni, E.P. & Salemme, M.C., 1987. Los mamíferos de la Fauna local Paso Otero (Pleistoceno Tardío), Provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos. *Ameghiniana* 24, 217 – 233.
- Quintana, C.A., 1996. Diversidad del roedor *Microcavia* (Caviomorpha, Caviidae) en América del Sur. *Mastozoología Neotropical* 3, 63 – 86.
- Quintana, C.A., 1997. El roedor *Dolicavia minuscula* (Caviomorpha, Caviidae) del Plioceno Superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Historia Animalium* 3, 55 – 71.
- Quintana, C.A., 1998. Relaciones filogenéticas de roedores Caviinae (Caviomorpha, Caviidae) de América del Sur. *Boletín Real de la Sociedad Española de Historia Natural, Sección de Biología* 94, 125 – 134.
- Quintana, C.A., 2001. *Galea* (Rodentia, Caviidae) del Pleistoceno Superior y Holoceno de las Sierras de Tandilia Oriental, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 38, 399 – 407.
- Rodrigues, P.H. & Ferigolo, J., 2004. Roedores pleistocênicos da Planície Costeira do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7, 231 – 238.
- Rowe, D.L. & Honeycutt, R.L., 2002. Phylogenetic relationships, ecological correlates, and molecular evolution within the Cavioidea (Mammalia, Rodentia). *Molecular Biology and Evolution* 19, 263 – 277.
- Scillato-Yané, G.J., Tonni, E.P., Carlini, A.A. & Noriega, J.I., 1998. Nuevos hallazgos de mamíferos del Cuaternario en el arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos bioestratigráficos, paleoambientais y paleozoogeográficos. *Actas X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica*, 263 – 268.

- Scherer, C.S., Pitana, V.G. & Ribeiro, A.M., 2009. Proterotheriidae and Macrauchenidae (Liptoterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12, 231 – 246.
- Solmsdorff, K., Kock, D., Hohoff, C., & Sachser, N., 2004. Comments on the genus *Galea* Meyen, 1833 with description of *Galea monasteriensis* n. sp. from Bolivia (Mammalia, Rodentia, Caviidae). *Senckenbergiana biologica* 84, 137 – 156.
- Thomas, O., 1919. On mammals collected by Sr. E. Budin in northwestern Patagonia. *Annals and Magazine of Natural History* 9, 199 – 212.
- Tullberg, T., 1899. Ueber das System der Nagethiere, eine phylogenetische Studie. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsalensis* 18, 1 – 514.
- Ubilla, M., 1996. *Paleozoología del Cuaternario continental de la Cuenca Norte del Uruguay: Biogeografía, Cronología y aspectos climático-ambientales*. Tesis Doctoral, Universidad de la República, Uruguay, 232 pp (unpublished).
- Ubilla, M. & Rinderknecht, A., 2001. Consideraciones sobre el género *Galea* Meyen, 1831 (Rodentia, Caviidae), su registro en el Pleistoceno de Uruguay y descripción de una nueva especie extinguida. *Boletín Real de la Sociedad Española de Historia Natural, Sección de Geología* 96, 111 – 122.
- Ubilla, M., Oliveira, E.V., Rinderknecht, A. & Pereira, J.C., 2008. The hystricognath rodent *Microcavia* in the late Pleistocene of Brazil (Rio Grande do Sul, South America) (Mammalia: Caviidae): biogeographic and paleoenvironmental implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 247, 15 – 21.
- Voorhies, M.R., 1969. Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Kroix Couty, Nebraska. *Contributions to Geology* 1, 1 – 69.
- Vucetich, M.G. & Verzi, D.H., 1999. Changes in diversity and distribution of the caviomorph rodents during the Late Cenozoic in South America. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12, 207 – 223.
- Vucetich, M.G., Verzi, D.H., Hartenberger, J.-L., 1999. Review and analysis of the radiation of the South American Hystricognathi (Mammalia, Rodentia). *Comptes Rendus de la Académie Des Sciences de Paris, Sciences De La Terre et Des Planètes* 329, 763 – 769.
- Wagler, J., 1831. Einige Mittherilngen über Thiere Mexicos. *Isis* 14, 510 – 535.
- Winge, H., 1988. Jordfundne og Nulevende gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii* 3, 1 – 178.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
MCPU-PV 221	2.97	2.36	3.38	2.90	3.17	2.91	3.24	3.21	13.65	8.01
“spixii” group										
n	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46
Mean	2.63	2.03	3.08	2.51	3.12	2.57	3.53	2.59	12.28	6.78
Min/Max	1.62/1.32	1.7/2.52	2.66/3.5	1.94/3.33	2.59/3.68	2.06/3.39	2.94/4.7	1.99/3.31	10.56/14.32	5.51/8.83
SD	0.30	0.17	0.24	0.25	0.24	0.26	0.37	0.29	0.85	0.61
“musteloides” group										
n	18	18	17	17	18	18	18	18	18	18
Mean	2.53	1.93	2.96	2.36	2.99	2.43	3.14	2.43	10.64	7.15
Min/Max	2.11/2.94	1.66/2.18	2.63/3.19	2.11/2.62	2.63/3.33	2.09/2.68	2.49/3.61	2.06/3.72	8.16/11.68	6.07/8.12
SD	0.24	0.15	0.16	0.14	0.22	0.18	0.32	0.16	0.93	0.70
Galea sp. CT										
n	15	15	15	12	11	11	7	7	7	15
Mean	3.03	2.19	3.34	2.79	3.38	2.94	3.62	2.95	12.90	8.37
Min/Max	2.72/3.5	1.09/2.69	2.72/3.85	2.59/2.93	3.23/3.72	2.58/3.4	3.4/3.98	2.29/3.69	12.62/13.11	7.43/9.21
SD	0.20	0.21	0.07	0.11	0.15	0.21	0.18	0.41	0.16	0.51

Table 1. Measurements (in mm) of dentaries and lower teeth of MCPU-PV 221 and comparative specimens. 1: Mesiodistal length (MDL) of p4. 2: Linguolabial width (LLW) of p4. 3: MDL of m1. 4: LLW of m1. 5: MDL of m2. 6: LLW of m2. 7: MDL of m3. 8: LLW of m3. 9: Length of the p4-m3 series. 10: Maximum height of the body of dentary, at the level of Hi of p4. Abbreviations: **CT**, Cueva Tixi, **n**, sample size, **Min**, minimum, **Max**, maximum, **SD**, standard deviation.

Appendix – Comparative specimens

Extant: *Cavia aperea*: MCPU-M 007, MCPU-M 034. *Kerodon rupestris*: MDJ/Mr 002; MN-263 (41-44). *Kerodon acrobata*: MN-227 (28-30). *Microcavia australis*: MLP-683 (1-10, 12, 13, 15-18, 24, 25), MLP-684 (1-23). *Microcavia* sp.: MLP-15-X-98.2, MLP-382, MLP-386, MLP-391. *Galea musteloides*: MLP-5.VII.45.1, MLP-II.49.5, MLP-738 (2, 4, 6, 7), MLP-15.X.28.5, MLP- 22.VI.99.2, MLP-676, MLP-14-IX-98-3, MLP-1665, MLP-553, MLP-6-XII-35.2, MLP-22.VI.99.1, MLP-22.VI.8. *Galea spixii*: MN-2607, MN-2031, MN-101 (16-18), MN-10122, MN-10126, MN-10135, MN-10141, MN-10145, MN-10147, MN-10149, MN-10151, MN-10153, MN-10156, MN-10158, MN-34546, MN-345 (69-70), MN-34573, , MN-34577, MN-34580, MN-34585, MN-35427, MN-35433, MN-354 (35-36), MN-35444, MN-354 (46, 52), MN-35445, MN-35454,MN-35613, MN-35623, MN-35625, MN-35628, MN-35737, MN-34833, MN-34837, MN-34842.

Fossil: *G. musteloides* from Arroyo Calchini, Holocene: MLP-IX-29-55. *G. musteloides* from Cordoba, Holocene: MLP-52-IX-27-61. *Galea* sp. from Cueva Tixi Pleistocene-Holocene: MLP 84.X.20-(40-48, 50-55).

FIGURES AND CAPTIONS

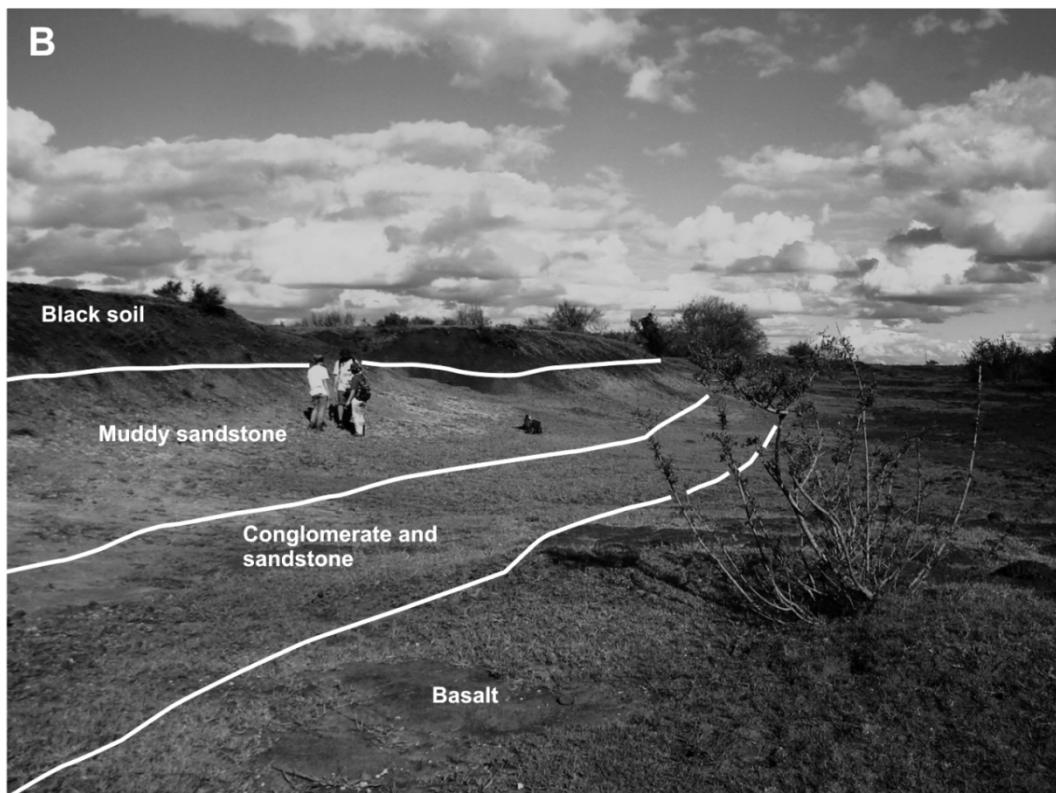
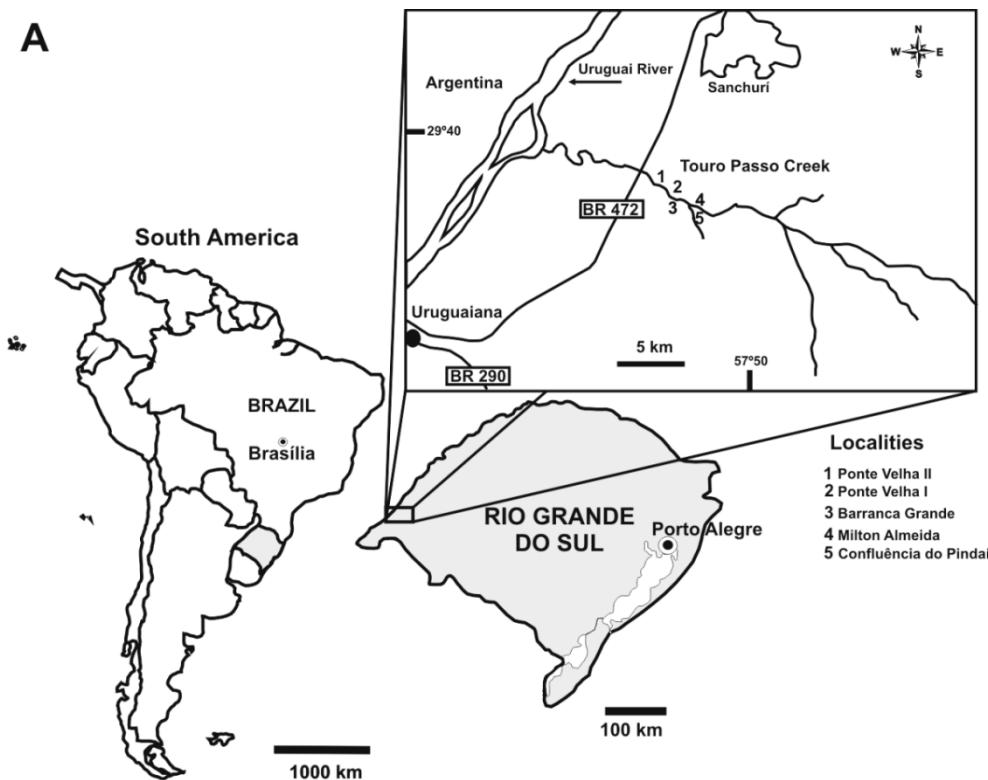


Fig. 1. **A**, Geographic location of Touro Passo Creek and its fossiliferous outcrops. **B**, Ponte Velha I locality in the Touro Passo Creek (photo by Carolina Saldanha Scherer).

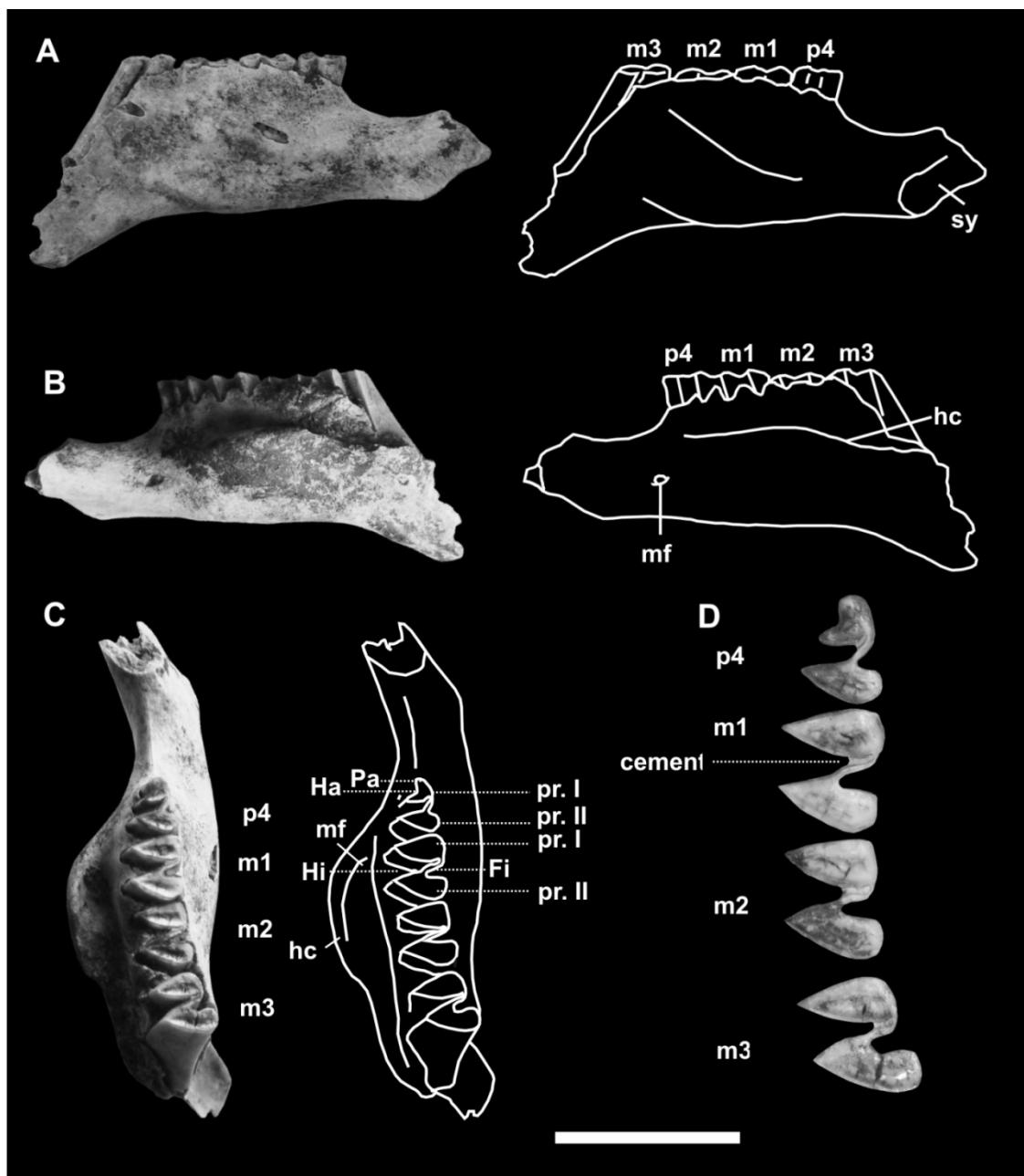


Fig. 2. Left dentary and p4 – m3 series of *Galea* sp. from Touro Passo Creek, in (A) medial, (B) lateral and (C) oclusal views. D, oclusal view of p4-m3 series in detail. Abbreviations: hc, horizontal crest; mf, mental foramen; mf, masseteric fossa; sy, symphysis; pr. I, first prism of lower molariforms; pr. II, second prism of lower molariforms; Pa, additional elongation; Ha, additional opening or flexid remained; Hi, hypoflexid, Fi, internal flexid. Scale bars for A – C= 10 mm and for D= 5 mm.

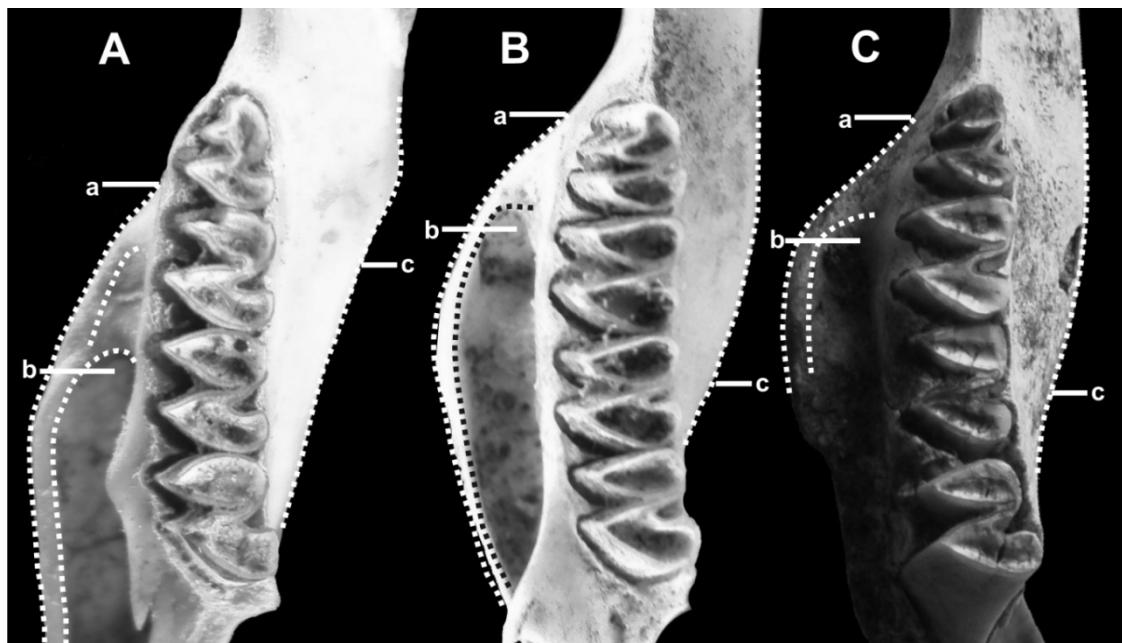


Fig. 3. Comparison of structures of the left dentary of **A**, *Microcavia australis* MLP-683 (2); **B**, *Galea musteloides* MLP-738 (4); and **C**, MCPU-PV 221, in occlusal view. **a**, Anterior area of horizontal crest; **b**, Deeper area of masseteric fossa; **c**. Posterior region of the incisor alveolus on the medial face of the dentary. The specimens are not to scale.

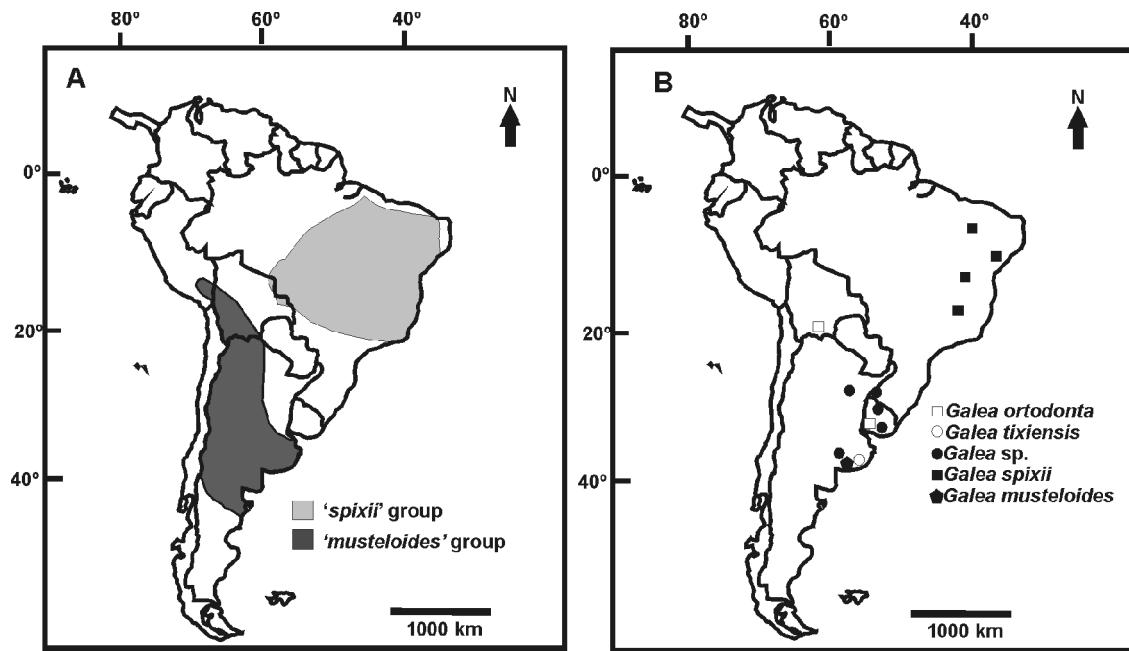


Fig. 4. Current distribution of *Galea* (A) and localities with fossil record of *Galea* during the Pleistocene (B). References for data in the text.

Artigo II – Kerber, L. & Ribeiro, A.M. Capybaras (Rodentia, Hystricognathi, Hydrochoeridae) from the late Pleistocene of southern Brazil. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen. (aguardando publicação). DOI: DOI: 10.1080/03115518.2011.533985.

Manuscript acceptance [Entrada](#) | X

schweigert, guenter para mim [mostrar detalhes](#) 8 jul [Responder](#) ▾

Dear Leonardo,

Thanks for sending me the revised version of your manuscript. I am glad to inform you that your manuscript is accepted now for publication and will be forwarded to the publishers. I only made some minor editorial changes (mostly technical and few linguistic) that do not affect the scientific content of your contribution.

best wishes,
Guenter

2010/7/8 Leonardo Kerber <leonardokerber@gmail.com>

Confirmação de aceite (correspondência eletrônica) do manuscrito pelo periódico *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*.

Capybaras (Rodentia, Hystricognathi, Hydrochoeridae) from the late Pleistocene of southern Brazil

Leonardo Kerber and Ana Maria Ribeiro, Porto Alegre

With 9 figures and 2 tables

Address of the authors: Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Av. Salvador França, 1427, 90690-000, Porto Alegre, RS, Brasil. Email: leonardokerber@gmail.com

Abstract: The Hydrochoeridae are caviomorph rodents of medium to large size. They are euhypsodont and elasmodont, with a peramorphic trend to increase the number of M3 prisms from basal to advanced taxa. The diversity of this family was higher during the Miocene/Pliocene, but today they are represented by a single genus, with two species, *Hydrochoerus hydrochaeris* (Linnaeus, 1766) and *H. isthmicus* Goldman, 1912. In this paper we described fossil remains assigned to *H. hydrochaeris* from Touro Passo Creek (Touro Passo Formation, upper Pleistocene, Lujanian Age) in western Rio Grande do Sul State, southern Brazil. The main characters used to assign these specimens to *H. hydrochaeris* are: M3 with 13 free prisms, upper diastema shorter than the maxillary cheek teeth, rostral area relatively wide, smaller proportions than *Neochocerus* Hay, 1926 and larger than *H. isthmicus*. The presence of *H. hydrochaeris* suggests that in late Pleistocene of western Rio Grande do Sul State, probably existed environments with permanent water bodies.

Key words: Caviomorpha; hydrochoerids; *Hydrochoerus hydrochaeris*; Quaternary; Touro Passo Formation; Rio Grande do Sul State.

1. Introduction

The Hydrochoeridae (Gray, 1825) Gill, 1872 are caviomorphs of medium to large size and, together with the Dinomyidae Alston, 1876 and Neoepiblemidae Kraglievich, 1926, are the largest members of Rodentia (Mones 1991). According to Mones (1984), the hydrochoerids have a long skull, laterally compressed (not including the zygomatic arches), with the paroccipital process and masseteric crest [horizontal crest *sensu* Pérez & Walton, 2008] well developed, and dentary with reduced coronoid process. Capybaras are euhypsodont and elasmodont, with a peramorphic trend to increase the number of M3 prisms from basal to

advanced taxa. The diversity of this family was higher during the Miocene/Pliocene. However, as most of the taxa were described on the basis few and fragmentary specimens this diversity has been contested. Recent studies analyzing the variation, mainly ontogenetic, have shown that several of the proposed taxa were different ontogenetic stages of a small number of species (Vucetich et al. 2005; Deschamps et al. 2007). Today, Hydrochoeridae is represented by a single extant genus, *Hydrochoerus* Brisson, 1762, with two species, *H. hydrochaeris* (Linnaeus, 1766) and *H. isthmicus* Goldman, 1912 (Mones & Ojasti 1986).

The phylogenetic relationships of hydrochoerids with other Cavioidea s.s. Kraglievich, 1930 are not completely elucidated. Some authors suggest that the Hydrochoeridae are derived from the Eocardiidae Ameghino, 1891, while others suggest a closer relationship with the caviids Cardiomysinae Kraglievich, 1930 (see Mones 1991; Vucetich et al. 2005). Traditionally, the family was composed by four subfamilies: the Cardiatheriinae Kraglievich, 1930, Protohydrochoerinae Kraglievich, 1930, Anatochoerinae Mones & Vucetich (*in* Mones, 1991) and Hydrochoerinae (Gray, 1825) Weber, 1928, *sensu* Kraglievich, 1930. However, in the cladistic analysis of Prado et al. (1998) the Cardiatheriinae appears as paraphyletic, Anatochoerinae as polyphyletic, Protohydrochoerinae and Hydrochoerinae as monophyletic groups. According to Vucetich et al. (2005) the subfamily "Cardiatheriinae" has no phylogenetic meaning and should be abandoned, and the "Anatochoerinae" must be reanalyzed.

Fossil records of Hydrochoerinae have been recognized since the late Pliocene (Pascual et al. 1966). They have medium to large size, M3 with a variable number of prisms (between 12 and 18) separated in labial face, m2-3 with hpi (primary internal flexid) always open in labial view, m3 with 6 plates and incisor with labiomedial groove, but unstable in some cases of *Neichoerus* Hay, 1926 (Mones 1984). They are the only members of the family dispersed in the three Americas. After the formation of the Isthmus of Panama, they arrived in North America. The earliest fossil records of this continent are from the late Pliocene (Ahearn & Lance 1980).

The present paper provides a description and comparison of the fossil remains of hydrochoerids from the late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, southern Brazil and discusses aspects on their palaeoenvironmental significance.

2. Materials and methods

The remains are new specimens, except by MCPU-PV 047 that was previously reported, but not described and compared (Kerber & Oliveira, 2008a). The materials here studied are

from the collections of Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Uruguaiana (MCPU-PV) and Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN-PV). The cranial remains were compared to *Neochoerus* sp. UNSGH 645, *Neochoerus* cf. *N. aesopi* MHD-P 273 and to 31 extant specimens of *H. hydrochaeris* (Table 1 and 2). The extant specimens were classified in the age classes ranging from 0 to 4 according to Ojasti (1971) and Mones (1991). The criterion is based on the degree of fusion of the basicranium bones. The femur was compared with specimens of *H. hydrochaeris* (MCN-M 050, 2679, 2727). The systematics follows Mones (1991) and anatomical nomenclatures follow Mones (1991) and Pérez & Walton (2008). The tooth nomenclature is given in Spanish. The measurements were taken with a caliper accurate to 0.05 mm and are expressed in millimeters.

Institutional abbreviations: MCPU-PV, Coleção de Paleovertebrados do Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Uruguaiana; MCPU-M, Coleção de Mastozoologia do Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Uruguaiana; MCN-PV, Coleção de Paleovertebrados do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul; MCN-M, Coleção de Mastozoologia do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul; MHD-P, Museo Histórico Departamental de Artigas; UNSGH, Universidad Nacional del Sur, Geología Histórica.

Anatomical Abbreviations: Skull - AL, alisphenoid; lp, lacrimal process; BS, basisphenoid; BO, basioccipital; enc, external nuchal crest; BUL, bullae; SQ, squamosal; mf, masseteric fossa; gf, glenoid fossa; FR, frontal; LA, lacrimal; MX, maxilla; PA, parietal; ip, incisor process of premaxilla; PAL, palatine; PM, premaxilla; pop, postorbital process; zps, zygomatic process of squamosal; dze, dorsal zygomatic root; vze, ventral zygomatic root; fsp, frontoparietal suture. Dentary - hc, horizontal crest; mfn, mental foramen; mf, masseteric fossa; ap, angular process; ia, incisor alveolus; sy, symphysis. Dentition - P4, fourth upper premolar; M1, first upper molar; M2, second upper molar; M3, third upper molar; p4, fourth lower premolar; m1, first lower molar; m2, second lower molar; m3, third lower molar; Pr. I – XIII, prisms of upper cheek teeth; HPE, primary external flexus; HSE, secondary external flexus; HFI, fundamental internal flexus; pr. I-II, prisms of lower cheek teeth; pr. Ia, anterior plate of pr.I; pr. Ib, posterior plate of pr. I; pr. IIa', posterior plate of pr.IIa; pr. IIa'', anterior plate of pr. IIa; pr. IIb', posterior plate of pr. IIb; pr. IIb'', anterior plate of pr.IIb; hse, secondary external flexid; hfe, fundamental external flexid; hpi, primary internal flexid; hsi, secondary internal flexid; hti, tertiary internal flexid; pr.s.a, anterior secondary prism. Femur: he, head; lt, lesser trochanter, ne, neck.

Measurements: The cranial measurements 1, 2, 3, 4, 7, 9, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24 and of dentary 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 were taken according to Mones (1991) and the cranial 8, 11, 14 according to Deschamps (1998). The other measurements were adapted according to the structures present in the fossil specimens (Fig. 1). The dental measurements were taken in the alveolus, because the teeth are often absent in comparative specimens. Cranial measurements: 1. Total length of the skull; 2. Length of upper diastema, between the mesial face of P4 alveolus and the lingual face of I; 3. Length of the alveolar P4-M3 series; 4. Width of skull between the lacrimal processes; 5. Rostral width, in the anterior area of nasal cavity; 6. Length of frontal, in the sagittal line; 7. Width of the interorbital constriction; 8. Intraorbital length, between the lacrimal (below the lacrimal process) and the squamosal; 9. Width of upper diastema, at the level of premaxillary-maxillary suture; 10. Maximum width of palatine, at the level of Pr. IX of M3; 11. Maximum width of palatal area, at the level of Pr. XI of M3; 12. Distance between the ventral zygomatic root and zygomatic process of squamosal; 13. Length of parietal, taken in the parasagittal line; 14. Length of frontoparietal suture; 15. Length of rostral area, between the lowest point of the lacrimal and the anterior area of premaxilla; 16. Length of cranial portion, between the lowest point of the lacrimal and the occipital; 17. Mesiodistal length (MDL) of P4 alveolus; 18. Linguolabial width (LLW) of P4 alveolus; 19. MDL of M1 alveolus; 20. LLW of M1 alveolus; 21. MDL of M2 alveolus; 22. LLW of M2 alveolus; 23. MDL of M3 alveolus; 24. LLW of M3 alveolus. Dentary: 1. Maximum height of the body of dentary, at the level of p.r. s. a.; 2. Width of dentary, taken between the medial face of dentary and the masseteric crest, at the level of m1/m2 contact; 3. Length of the alveolar series p4-m3; 4. MDL of p4 alveolus; 5. LLW of p4 alveolus; 6. MDL of m1 alveolus; 7. LLW of m1 alveolus; 8. MDL of m2 alveolus; 9. LLW of m2 alveolus; 10. MDL of m3 alveolus; 11. LLW of m3 alveolus.

LOCATION AND GEOLOGICAL SETTING

The materials studied here were collected in the Touro Passo Creek, in Uruguaiana municipality, western Rio Grande do Sul State (Fig. 2). Bombin (1976) formally proposed the Touro Passo Formation for the upper Pleistocene fossiliferous deposits from western Rio Grande do Sul, based on the type section at the Milton Almeida locality, Touro Passo Creek. In the Touro Passo Creek, there are several fossiliferous deposits assigned to the upper Pleistocene, Lujanian Age (*Equus neogaeus* Biozone, *sensu* Cione & Tonni, 2005) and the most important fossiliferous localities are the Ponte Velha I and II, Milton Almeida, Barranca Grande and Confluência do Pindaí (Kerber & Oliveira, 2008a). Radiometric dating by

thermoluminescence, AMS and ^{14}C suggests an age between of 43 – 11 ka BP (Bombin 1976; Milder 2000; Kotzian et al. 2005). The fossil remains are usually disarticulated, reworked, and exhibiting diagenetic alterations (Kerber 2008). Several Pleistocene vertebrates have been reported for Touro Passo Creek, as the xenarthrans *Glyptodon* spp. Owen, 1838, *Panochthus* Burmeister, 1866, *Glossotherium* (Owen, 1842), *Pampatherium typum* Gervais & Ameghino, 1880, *Propraopus* spp. Ameghino, 1881, *Holmesina paulacoutoi* Cartelle & Bohorquez, 1985; the notoungulate *Toxodon* Owen, 1837 and litoptern *Macrauchenia patachonica* Owen, 1838; the artiodactyls *Morenelaphus* Carette, 1922, *Antifer* Ameghino, 1889, *Hemiauchenia paradoxa* Gervais & Ameghino (1880), *Lama* spp. Cuvier, 1800, *Catagonus stenocephalus* Lund in Reinhardt, 1880; the perissodactyls *Equus neogaeus* Lund, 1840, *Hippidion* Owen, 1869, *Tapirus* sp. Brünnich, 1772 (Oliveira 1992, Kerber & Oliveira, 2008a; b; Gasparini et al. 2009; Scherer et al. 2009); and turtles, lizard and bird (Hsiou, 2007a, b), freshwater mollusks (Oliveira & Milder 1990), wood and silicophytoliths (Bombin 1976).

The fossil assemblages were deposited by a meandering river system in flood plains, represented by silt and clay with carbonate concretions at the top, and point bars represented by basal conglomerates and sandstone, deposited on the Cretaceous basalts of Serra Geral Formation (Bombin 1976; Da-Rosa 2003; Oliveira & Kerber 2009). The Barranca Grande ($29^{\circ}40'31.98''$ S and $56^{\circ}51'46.14''$ W) and Ponte Velha I ($29^{\circ}39'56''$ S, and $56^{\circ}52'14''$ W) are important fossiliferous localities of Touro Passo Creek, and some of the materials here studied are from these localities. In the Barranca Grande locality there are vertebrate remains semi-articulated or disarticulated. All the fossils are from the basal pelitic level (Fig. 3). The taphonomic aspects of this locality, as polytypic and polyspecific composition and absence of selection of Voorhies Groups (*sensu* Voorhies 1969) suggest a deposition in an environment of flood plain. There is evidence of previous transport, but this was not enough to select the remains and to cause physical abrasion (Kerber 2008). At the Ponte Velha I locality the fossils were collected in a level of conglomerates of small size and sandstone. According to Kerber (2008), the remains of this locality are in the taphonomic Group I of Voorhies (1969), indicating elements transported and reworked.

SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Rodentia Bowdich 1821

Hystricognathi Tullberg, 1899

Caviomorpha Wood & Patterson (*in* Wood, 1955)

Family Hydrochoeridae (Gray, 1825) Gill, 1872

Genus *Hydrochoerus* Brisson, 1762

Hydrochoerus hydrochaeris (Linnaeus, 1766)

Figs. 4, 5, 6, 7

Studied material: MCPU-PV 047, nearly complete skull lacking the zygomatic arches and nasals, with the dental series poorly preserved; MCN-PV 9574, portion of the skull lacking the rostral area; MCN-PV 9573, right dentary lacking the posterior portion, with the cheek teeth preserved; MCPU-PV 043, left m1; MCN-PV 1978, right premaxilla; MCN-PV 2072, left premaxilla; MCN-PV 9572, fragment of dentary and MCN-PV 2088, proximal portion of a left femur.

Geographical and stratigraphic provenance: MCPU-PV 047, Barranca Grande locality, Touro Passo Creek; MCPU-PV 043, Ponte Velha I locality, Touro Passo Creek; MCN-PV 1978, MCN-PV 2072, MCN-PV 2088, MCN-PV 9572, MCN-PV 9573, MCN-PV 9574, uncertain localities of Touro Passo Creek, upper Pleistocene.

Description: The specimen MCPU-PV 047 is fragmented, lacking the zygomatic arches, nasals and a portion of the basicranium. The MCN-PV 9574 lacks the rostral and posterior portions and is showing a taphonomic alteration, in which part of the lateroventral region of right maxilla (area of p4, m1 and ventral zygomatic root) is crushed and a fragment of premaxilla and incisor are welded on the right maxilla, near to the infraorbital foramen (see Fig. 5 A, D).

The skull MCPU-PV 047 is long, low and narrow (Fig. 4 A, C). The rostral area is relatively wide. The incisor alveolus forms a prominence on the lateral face of the premaxilla, which extends almost until the ventral zygomatic root. The rostral masseteric fossa is wide, extending on the maxilla and premaxilla (Fig. 4 A, B, H). The upper diastema is shorter than the length of the upper cheek teeth.

On the maxilla of MCPU-PV 047 (Figs. 4 A, B) and left side of MCN-PV 9574 (Fig. 5 C) is preserved a small portion of the ventral zygomatic root. It is thin, laterally directed, and located at the level of P4. On the ventral surface of this structure there is a small elliptical fossa (to attachment of *muscle masseter lateralis*) that extends anteriorly to the P4 (Fig. 4 D). The dorsal zygomatic root is more posterior than the ventral root (Fig. 4 A). The cheek teeth are posteriorly divergent and the palatal region has subtriangular shape (Fig. 4 D and 5 A). The suture between the palatine process of maxilla and the horizontal plate of palatine is serrated (Fig. 4 C and 5 A). In the posterior area of the horizontal plate of palatine, the mesopterygoid fossa reaches the level of Pr. X or XI of M3. The central area of the palate shows a concavity not very deep (Fig. 4 D and 5 A).

The dorsal surface of frontal is flat and it compose one third of the dorsal face of the skull (Fig. 4 C). The frontal is relatively constricted on the interorbital region of MCPU-PV 047, but not so evident in MCN-PV 9574. The frontoparietal suture is slightly undulating. The postorbital process is short and strong. The lacrimals are poorly preserved (MCPU-PV 047, MCN-PV 9574), and the lacrimal process is lateroposteriorly directed. The zygomatic process of squamosal is lateroventrally directed and on its ventral surface is preserved the medial wall of the glenoid fossa (MCPU-PV 047, MCN-PV 9574) being this one long anteroposteriorly and slightly tilted (Fig. 4 D and 5 A). The parietal crests and the external nuchal crest of supraoccipital portion of occipital of MCPU-PV 047 are poorly developed. The right tympanic bulla of MCPU-PV 047 is fragmented and has globular shape. The pterygoid fossa is deep and it is perforated by a fracture. In MCPU-PV 047 the sutures of basicranium are ossified, suggesting that it is adult (class 4 from Ojasti 1971 and Mones 1991).

Dentary: The dentary (MCN-PV 9573) is fragmented, lacking its posterior area (Fig. 6 A). The coronoid process is fragmented and only its origin is preserved, located at the level of the distal region of m2. The symphysis is wide and elliptical (Fig. 6 C). The incisor alveolus forms a prominence on the medial face and extends posteriorly almost up to the level of pr. II of m1. The lower diastema is shorter than the lower cheek teeth length. The ventral face of dentary is rather straight. The horizontal crest (*sensu* Pérez & Walton 2008) is well developed and robust, lacking the anterior and posterior portions, and the anterior area of masseteric fossa is situated at the level of the pr. I of m1 (Fig. 6 B). The mental foramen is located anteriorly of p4 (Fig. 4 G and 6 A).

Dentition: The prisms are constituted of dentin, surrounded by enamel. Between the prisms, and in the flexus/flexids, there is cement. In the upper teeth, the lingual ends are linguomesially oriented. The incisors are preserved in MCN-PV 2072, MCN-PV 1978 and poorly preserved in MCPU-PV 047 (Fig. 4 A, B, F, H, I). The specimen MCN-PV 9574 shows the distal portion of an incisor preserved (Fig. 5 D). The incisors have a medial groove on the labial face (Fig. 4 I). The upper cheek teeth are better preserved in MCN-PV 9574. The P4 is fragmented in the lingual area (Fig. 5 F). P4, M1 and M2 are constituted by two Y-shaped prisms (Pr. I and Pr. II), with a flexus quite developed in the labial area (HPE in the mesial prism and HSE in the distal prism). The prisms are separated by HFI. These teeth are very similar, however P4 has longest length than M1 and M2. The M3 has some of its prisms fragmented at the ends. The first prism (Pr. I) is Y-shaped, with a flexus in labial face (HPE) that extends up to half of occlusal surface. This one is similar to the prisms of the P4, M1, M2 (Fig. 5 F). The Pr. I is followed by 12 laminar prisms with similar morphology, but progressively increasing the width up to Pr. VII, and then diminishing up to Pr. XIII (Fig. 5 E,

F). The Pr. XII and Pr. XIII differ from the other prisms because they are united labially and Pr. XIII is rudimentary.

The lower cheek teeth are better preserved in MCN-PV 9573. The p4 is poorly preserved and in m1, the pr. I and the lingual ends of pr. II are fragmented. The pr. II has the hti, hpi and hse well developed (Fig. 6 E). The m2 lacks the lingual ends of prisms and the pr. IIb' is fragmented. The pr. I is Y-shaped, with a lingual flexid (hs), and the pr. II is divided in pr. IIa'' and pr. IIa'. The pr. IIb'' and pr. IIb' are lingually united and Y-shaped (Fig. 6 E). The m3 has five almost complete laminae, lacking the pr. Ia due to fragmentation. The pr. IIa'' and pr. IIa' are separated and the pr. IIb'' and pr. IIb' are lingually united by a thin enamel layer (Fig. 6 E). In the specimen MCPU-PV 043 (m1) all the prisms are preserved. The pr. I is Y-shaped with hsi well developed. The pr. I and II are separated by hfe. The hti, hpi and hse are deep and the pr. IIa and pr. IIb are united labially (Fig. 6 D).

Femur: The material MCN-PV 2088 is a proximal part of a left femur (Fig. 7). The head of femur is fused to the neck and has globular shape (Fig. 7 A). The fovea capitis femoris is positioned posteromedially (Fig. 7 A). The neck is slightly flattened anteroposteriorly and has a slope of approximately 45° (Fig. 7 B, C). The lesser trochanter is a rounded posteromedial tubercle (Fig. 7 B).

DISCUSSION

5.1 Morphology and systematics

According to the review of Mones (1991), Hydrochoerinae have two genera: *Neichoerus* and *Hydrochoerus*. However, in the cladistic analysis of Prado et al. (1998), *Hydrochoeropsis* Kraglievich, 1930, previously included in Anatochoerinae, is more closely related to Hydrochoerinae. *Neichoerus* and *Hydrochoerus* are morphologically very similar (Vucetich & Verzi 1999), except by the largest size of *Neichoerus*, almost a third larger than *Hydrochoerus* (Paula Couto 1979), and its M3 has about 14 to 18 prisms, while *Hydrochoerus* has between 11 and 14 (Mones 1975; Deschamps 1998). Due to the great morphological similarity between *Neichoerus* and *Hydrochoerus*, some authors questioned the generic independence of these taxa (e.g. Alvarez 1971). Ubilla (1996) using the principal components analysis (PCA), with 23 linear measurements, recognized *Neichoerus* and *Hydrochoerus* as independent taxa. For Mones (1991) both genera are independent, and there are five species of *Neichoerus*: *N. aesopi* Leidy, 1854, *N. taricensis* Ameghino, 1902, *N. sulcidens* (Lund

1839), *N. dichroplax* Ahearn & Lance, 1980 and *N. fontanai* Rusconi, 1933, and three of *Hydrochoerus*: *H. hydrochaeris*, *H. isthmius*, and *H. ballesterensis* (Rusconi, 1934). Recently, MacPhee et al. (2000) proposed the new species *H. gaylordi*.

The specimens described in this paper show the rostrum relatively wide, not narrow as in *Chapalmatherium* Ameghino, 1908 and not wide as in *Anatochoerus* Mones & Vucetich (*in* Mones, 1991). The rostral masseteric fossa extends on the maxilla and premaxilla. This character is shared with *Neochoerus* and *Hydrochoerus* and differs from *Chapalmatherium*, *Hydrochoeropsis*, *Anatochoerus*, *Kiyutherium* Francis & Mones, 1965 (= *Cardiatherium* Ameghino, 1883), in which the fossa is located on the maxilla with only a small area on the premaxilla (Mones 1991; Prado et al. 1998). The upper diastema is shorter than the maxillary cheek teeth, while *Neochoerus* has the same proportion and in *Chapalmatherium* is longer (Prado et al. 1998). The ventral zygomatic root (vzr) is located at the level of P4, as in *Neochoerus* and *Hydrochoerus*, and projected laterally, different from “*Anatochoerinae*”, where the roots are posteriorly directed (Mones 1991). In the description of *Neochoerus* cf. *N. aesopi* from the Sopas Formation, Ubilla (1996) reports that the zygomatic ventral roots are projected more posteriorly than in *H. hydrochaeris*. The small fossa of the ventral surface of the vzr is extended anteriorly to the P4, as in *Neochoerus* (Deschamps 1998), but proportionally smaller, as in *Hydrochoerus*. The skull roof is flat, differing from *Anatochoerus* which is curved laterolaterally (Mones 1991). The frontoparietal suture is slightly undulating and not rectilinear as observed in *Neochoerus* by Ubilla (1996) and Deschamps (1998). The parietal crests are lesser developed than the comparative specimens of *Neochoerus*.

In the dentary, the incisor alveolus extends posteriorly to the level of pr. II of m1, differing of *H. ballesterensis* that extends up to the level of pr. II of m2 (Rusconi 1934). In comparative specimens of *H. hydrochaeris*, the incisor extends up to the level of pr. II of p4 and pr. I of m1. In *N. sulcidens* the incisor extends up to the level of pr. IIa of m1 and in *N. aesopi* up to the pr. I of the same tooth (Mones 1991). The lower diastema is shorter than the length of the lower cheek teeth. This character is shared with *Neochoerus* and *Hydrochoerus*, different from *Chapalmatherium* in which it is proportional or slightly longer (Prado et al. 1998). The anterior area of the masseteric fossa of dentary is located at the level of pr. I of m1, as in *H. hydrochaeris* and *Neochoerus*.

As in other Hydrochoeridae, the teeth are euhypsodont and elasmodont, with prisms constituted of dentin surrounded by enamel, and the spaces between the prisms are filled by cement. The incisor shows a labiomedial groove, differing from *Cardiatherium* and *Chapalmatherium*. In the later, the enamel is finely striated longitudinally (Kraglievich

1941a), and in “Anatochoerinae” this character is not known. In Hydrochoerinae the presence of the labiomedial groove in the incisor appears to be unstable, occurring, or not in *Neochoerus* (Mones (1984). The HSE is well developed, differing of *Cardiatherium* and *Anatochoerus* in which it is poorly or tenuously developed. The prisms are totally separated by HFI differing from “Cardiatheriinae” and *Anatochoerus* that have the prisms united and *H. gaylordi* in which Pr. I and II of M2 are labially united (MacPhee et al. 2000).

The morphology of M3 has the same pattern and number of prisms than *H. hydrochaeris* (Kraglievich 1941b; Mones 1975). *Neochoerus* and *Hydrochoeropsis* have the morphology of M3 very similar to *Hydrochoerus*, but have a higher number of prisms, between 14 and 17, and 13 and 15 respectively. *Hydrochoeropsis* shows HEE (external extraordinary flexus), and in *Neochoerus* the HEE appears in some cases (Ahearn & Lance 1980; Deschamps 1998). The prisms after Pr. I of M3 are laminar and free, differing from those homologous of “Cardiatheriinae” and “Anatochoerinae” where the prisms are united by a thin enamel layer. Distally, the prisms increase in width until the Pr. VII. After Pr. VII the prisms begin to shorten, as described for *H. hydrochaeris* (Kraglievich 1941b). The m₃ has the same morphology and number of prisms as *Neochoerus* (Carranza-Castañeda & Miller 1988; Ubilla 1996), but smaller in size, as in *Hydrochoerus*.

The size of MCPU-PV 047 was compared to *H. isthmicus*, *H. hydrochaeris* and *Neochoerus* cf. *N. aesopi* (Fig. 8) in an univariant analysis and was placed within the variation of *H. hydrochaeris*. *H. isthmicus* is similar in morphology to *H. hydrochaeris*, with little differences of proportions and about half its size (Mones & Ojasti 1986). The measurements of the fossil specimens are similar to the adults of living *H. hydrochaeris* (Tables 1 and 2). The morphology of the femur does not differ from *H. hydrochaeris* used for comparison.

The capybaras from late Pleistocene of southern Brazil are assigned to *H. hydrochaeris*. The main features that allow this assignment are: M3 with Pr. I Y-shaped followed by 12 free prisms, upper diastema shorter than the P4-M3 series, rostral area relatively wide, smaller size than *Neochoerus* and larger than *H. isthmicus*; the posterior end of the lower incisor alveolus does not extend as back as that of *H. ballesterensis*; m₁ with free pr. I and pr. II, differing from *H. gaylordi*.

5.2 Palaeobiogeography and palaeoenvironmental significance

Today, *H. hydrochaeris* is distributed in most regions of South America, excluding areas where the water and temperature are limiting factors, such as the Andes, Patagonia and Caatinga regions (Fig. 9 A) (Mones & Ojasti 1986). The previous fossil records of

Hydrochoerus are restricted to South America (Fig. 9 B). In the north region of this continent, specimens are recognized from islands, relatively close to coast. Hooijer (1959) described teeth of *H. hydrochaeris* for the Pleistocene of Curaçao, northwestern Venezuela and MacPhee et al. (2000) described *H. gaylordi* from Pliocene/Pleistocene of the island of Grenada. In Colombia, *Hydrochoerus* sp. is referred for Santander, Curiti, (Porta, 1969). In Bolivia, Hoffstetter (1968) reported *Hydrochoerus* sp. for Quebrada de Ñapua and Werdelin (1991) for Tarija. In Argentina, *H. ballesterensis* are recognized from late Pliocene of Villa Ballester, Buenos Aires Province (Rusconi 1934). From the late Pleistocene of Uruguay, Ubilla (1996) described *Hydrochoerus hydrochaeris* from the Sopas Formation. In Brazil there are few confirmed records of the genus. Oliveira et al. (1985) reported *H. hydrochaeris* from the Quaternary of Lageado da Escada, Baraúna, Rio Grande do Norte State. Salles et al. (2006) reported *H. hydrochaeris* for the Quaternary of Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul State, however the material is not described or figured. In Minas Gerais State, Peter Lund described fossil remains in 1843 as *H. sulcidens*, however, currently the material is assigned to *N. sulcidens* (Mones & Ojasti, 1986). In the southern Brazil, the only records are from Rio Grande do Sul State. The first record was made by Bombin (1976). However, this author did not describe neither refer material. Posteriorly, Oliveira (1992) reported *H. hydrochaeris* from the late Pleistocene of Quaraí River and Touro Passo Formation. *H. cf. hydrochaeris* was reported for the late Pleistocene of Touro Passo Formation by Kerber & Oliveira (2008a) and now we confirmed this assignment and reported more specimens. The distribution of *Hydrochoerus* during the late Pleistocene shows some differences in comparison to the current. The southernmost Pleistocene record of this genus is in northern Uruguay, whereas today its distribution reaches the southern Buenos Aires Province, Argentina. Besides, there is a Quaternary record in northeastern Brazil, in a locality there are no living representatives.

Fossils of *Neichoerus* were recorded in three Americas. In South America this taxon is reported for Bolivia, Uruguay, Argentina, Venezuela, Colombia, Ecuador, Peru and Brazil. In Brazil it is recorded for the late Pleistocene of Lagoa Santa, Minas Gerais State, caves of Bahia State and Rio Madeira Formation, Rondônia State (Mones 1991; Ubilla 1996; Deschamps 1998; Cozzuol et al. 2006; Lessa et al. 2008) (Fig. 9 B).

The capybaras are semi-aquatic mammals, living in permanent water bodies, as rivers, lakes, ponds, marshes and swamps (Ojasti 1971, Ojasti 1973). They are herbivorous, feeding mainly grasses and aquatic vegetation. They live in groups, in several environments, such as riparian vegetation, seasonally flooded savannas, some up to 500 meters away from the water (Oliveira & Bonvicino 2006). Thus, the presence of this taxon in the late Pleistocene of

western Rio Grande do Sul State, suggests, at the least in a span of time of 42 and 11 Ka BP, the presence of environments with hydrophilic vegetation and permanent water bodies.

CONCLUSIONS

The hydrochoerids from Rio Grande do Sul State are assigned to *H. hydrochaeris*. The presence of this taxon suggests the presence of environments with permanent water bodies during the late Pleistocene of Rio Grande do Sul State. Up to now, remains of *Neocheroerus* have not been found in southern Brazil. On the other hand, in northern Uruguay, in deposits correlated with the late Pleistocene of Rio Grande do Sul, *Neocheroerus* and *Hydrochoerus* were reported.

Acknowledgments

We thank the CNPq (Conselho Nacional de Pesquisa e Tecnologia) for financial support to L.K. in form of fellowship of Programa de Pós-Graduação em Geociências (UFRGS); CNPq for financial support (Universal 474485/2008-0 and PROSUL 490299/2008-3); PUCRS for the loan of the specimens; FZBRS for the infrastructure provided; É.V. Oliveira for the suggestions; A. Mones and C. Deschamps for the bibliographies; J. Ferigolo (MCN/FZBRS) for the discussions on the anatomy of rodents; A. S. Hsiou for reading and commenting the manuscript; E. Holanda for the suggestions; J. Solovyi (MHD), M. Jardim, D. Sanfelice (MCN/FZBRS), M. G. Vucetich and C. Deschamps (MLP) for access to collection under their care; Ricardo Duarte and Nilza Dornelles (Cabanha Touro Passo), and Adolfo Martins de Menezes Filho (Fazenda Cinco Palmas) for help with fieldwork; J. C. Cisneros (UFRGS) for the suggestions about the illustrations; A. A. S. Da-Rosa for the suggestions about the stratigraphy; M. E. Pérez for the unpublished information about the homologies of the mandibular crests in Cavioidea; M. B. Santos for improving the English version; the reviewers C. Deschamps and A. Rinderknecht, for their useful comments that improved the manuscript.

References

- Ahearn, M. E. & Lance, J. F. (1980): A new species of *Neichoerus* (Rodentia, Hydrochoeridae) from the Blancan (late Pliocene) of North America. - Proceedings of the Biological Society of Washington, **93** (2): 435-442.
- Alvarez, T. (1971): Variación de la figura oclusal del premolar inferior en carpinchos fósiles (Rodentia: Hydrochoeridae) de Jalisco, México. - Instituto Nacional de Antropología e Historia, Investigaciones, **21**: 1-35.
- Bombin, M. (1976): Modelo paleoecológico evolutivo para o Neoquaternário da região da Campanha-Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil). A Formação Touro Passo, seu conteúdo fossilífero e a pedogênese pós-deposicional. - Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, **15**: 1-90.
- Carranza-Castañeda, O. & Miller, W. E. (1988): Roedores caviomorfos de la Mesa Central de México, Blancano Temprano (Plioceno Tardío) de la fauna local Rancho Viejo, Estado de Guanajuato. - Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología Revista, **7**: 182-199.
- Cione, A. L. & Tonni, E. P. (2005): Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. - In: Barrio, R.E.; Etcheverry, R. O., Caballé, M. F. & Llambias, E. (Eds.) Geología y recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires, 183-200, La Plata. Relatorio del XVI Congreso geológico Argentino.
- Cozzuol, M. A., Holanda, E. C., Nascimento, E. R. do. & Weiss, F. L. (2006): Registro do gênero *Neichoerus* (Rodentia, Caviomorpha, Hydrochoeridae) para o Pleistoceno da Amazônia Sul-Oidental. - Paleontologia em Destaque, **53**: 43-44.
- Da-Rosa, A. A. S. (2003): Preliminary correlation of fluvial deposits at the extreme west of Rio Grande do Sul State, Southern Brazil. - 3º Latinamerican Congress of Sedimentology, Belém, Abstracts: 243-245.
- Deschamps, C. M. (1998): The presence of *Neichoerus* Hay (Rodentia, Hydrochoeridae) in Pleistocene sediments of southwestern Buenos Aires Province. - Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, **11**: 1-14.
- Deschamps, C. M., Olivares, A. I., Vieytes, E. M. & Vucetich, M. G. (2007): Ontogeny and diversity of the oldest capybaras (Rodentia, Hydrochoeridae; Late Miocene of Argentina). - Journal of Vertebrate Paleontology, **27**: 683–692.
- Gasparini, G. M., Kerber, L. & Oliveira, E. V. (2009): *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo Formation (Late Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomic and palaeoenvironmental comments. - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **254**: 261–273.

- Hoffstetter, R. (1968): Ñapua, un gisement de vertébrés pléistocènes dans le Chaco bolivien. - Bulletin Du Museum National d'Histoire Naturelle, **40**: 823-836.
- Hsiou, A. S. (2007a): A new Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. - Revista Brasileira de Paleontologia, **10**: 181-194.
- Hsiou, A. S. (2007b): O estado atual do registro fóssil de répteis e aves no Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. - 1º Workshop “O Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos”, Canoas, Resumos: 23-24.
- Hooijer, D. A. (1959): Fossil rodents from Curaçao and Bonaire. - Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands, **9** (35):1-27.
- Kerber, L. (2008): Paleovertebrados e considerações tafonômicas da Formação Touro Passo (Pleistocene Superior) oeste do Rio Grande do Sul. - Revista da graduação PUCRS, **2**: 1-93.
- Kerber, L. & Oliveira, E. (2008a): Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistocene Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. - GAEA – Journal of Geoscience, **4**: 49-64.
- Kerber, L. & Oliveira, E. V. (2008b): Sobre a presença de *Tapirus* (Tapiridae, Perissodactyla) na Formação Touro Passo (Pleistocene Superior), oeste do Rio Grande do Sul. - Biodiversidade Pampeana, **6**: 9-14.
- Kotzian, C. B., Simões M. G., Da-Rosa, A. A. S. & Milder, S. E. S. (2005): AMS Radiocarbon dating of freshwater mollusk shells from the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), RS, Brazil. – 19º Congresso Brasileiro de Paleontologia and 6º Congresso Latino-Americano de Paleontologia, Aracaju, Resumos: CD-Rom.
- Kraglievich, L. (1941a). Monografía del gran carpincho corredor plioceno *Protohydrochoerus* (Rovereto) y formas afines. - In: Torcelli, A. J. & Morelli, C. A. (Eds.): Obras de Geología y Paleontología 3 (Obras completas y trabajos científicos inéditos). 487–556, Buenos Aires; (Ministerio de Obras Públicas de la Provincia de Buenos Aires).
- Kraglievich, L. (1941b). Morfología normal y morfogénesis de los molares de los carpinchos y caracteres filogenéticos de este grupo de roedores. (La primera parte en colaboración con el Sr. Lorenzo J. Parodi). - In: Torcelli, A. J. & Morelli, C. A. (Eds.): Obras de Geología y Paleontología 3 (Obras completas y trabajos científicos inéditos). 438–484, Buenos Aires; (Ministerio de Obras Públicas de la Provincia de Buenos Aires).
- Lessa, G., Cartelle, C. & Manduca, E. G. (2008): Reevaluation of rodent assemblages from Pleistocene/Holocene of Bahia, Brazil: morphologic and environmental considerations. -

- In: 3º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Trelew, Resúmenes, 137.
- MacPhee, R. D. E., Singer, R. & Diamond, M. (2000): Late Cenozoic Land Mammals from Grenada, Lesser Antilles Island-Arc. - American Museum Novitates, **3302**: 20.
- Milder, S. E. S. (2000): Arqueologia do Sudeste do Rio Grande do Sul: Uma perspectiva Geoarqueológica. - Unpublished thesis, Universidade de São Paulo, 172 pp.
- Mones, A. (1975): Estudios sobre la Familia Hydrochoeriidae (Rodentia), V. Revalidación de sus caracteres morfológicos dentarios con algunas consideraciones sobre la filogenia del grupo. – 1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán, Actas: 463–476.
- Mones, A. (1984): Estudios sobre la Família Hydrochoeridae, XIV. Revisión sistemática (Mammalia, Rodentia). - Senckenbergiana biológica, **65**, 1-17.
- Mones, A. (1991): Monografía de la Familia Hydrochoeridae (Mammalia, Rodentia). Sistemática–Paleontología–Bibliografía. - Courier Forschungs–institut Senckenberg **134**: 1–235.
- Mones, A. & Ojasti, J. (1986): *Hydrochoerus hydrochaeris*. - Mammalian Species **264**, 1–7.
- Ojasti, J. (1971): El chigüire. - Revista Defensa de la Natureza **1**, 1-10.
- Ojasti, J. (1973): Estudio biológico del chigüire o capibara. - 275, Caracas (Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuárias).
- Oliveira, L. D. D., Souza-Cunha, F. L. & Locks, M. (1985): Um Hydrochoeridae (Mammalia, Rodentia) no Pleistoceno do nordeste o Brasil. - In: D. A. Campos, C. S. Ferreira, I. M. Brito; C. F. Viana (eds.): Coletânea de Trabalhos Paleontológicos. 93-97, (DNPM).
- Oliveira, E. V. & Milder, S. E. S. (1990): Considerações preliminares sobre uma nova fauna de moluscos fósseis da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior). Observações estratigráficas e paleoecológicas. - Veritas, **35**: 121-129.
- Oliveira, E. V. (1992): Mamíferos fósseis do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. - Unpublished Master's thesis, Programa de Pós Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 118 pp.
- Oliveira, E. V. & Kerber, L. (2009): Paleontologia e aspectos geológicos das sucessões do final do Neógeno no sudoeste do Rio Grande do Sul, Brasil. - GAEA – Journal of Geoscience, **5**: 21-34.
- Oliveira, J. A. & Bonvicino, C. (2006): Ordem Rodentia. - In: Reis, N. R., Peracchi, A. L., Pedro, W. A. & Lima, I. P. (eds.). Mamíferos do Brasil. 347-400, Londrina, (Editora da Universidade Estadual de Londrina).

- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D. G. & Tonni, E. P. (1966): Vertebrata. - In: Borrello, A. V. (ed.), Paleontografía Bonaerense - Vertebrata I. 202 pp, Buenos Aires (Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires).
- Paula Couto, C. (1979): Tratado de Paleomastozoología. - 590 pp, Rio de Janeiro, (Academia Brasileira de Ciências).
- Pérez, M. E & Walton, A. (2008). Un nuevo caviomorfo (Rodentia, Hystricognathi) del Mioceno Medio del noroeste del Chubut y las homologías mandibulares de Cavioidea S.S. - 3º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Trelew, Resúmenes 193.
- Porta, J. (1969): Les vertébres fossiles de Colombie et les problèmes posés par l'isolement du continent sud-américain. - Paleovertebrata, **2**: 77-94.
- Prado, J. L., Cerdeño, E. & Roig-Juñent, S. (1998): The giant rodent *Chapalmatherium* from the Pliocene of Argentina: new remains and taxonomic remarks on the Family Hydrochoeridae. - Journal of Vertebrate Paleontology, **18**: 788–798.
- Rusconi, C. (1934): Tercera noticia sobre los vertebrados fósiles del Puelchense de Villa Ballester. - Anales de la Sociedad Científica Argentina, **117**: 177-186.
- Salles, L. O., Cartelle, C., Guedes, P. G., Boggiani, P. C., Janoo, A. & Russo, C. A. (2006): Quaternary mammals from Serra da Bonoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. - Boletim do Museu Nacional, Nova Série Zoologia, **521**: 1-12.
- Scherer, C. S.; Pitana, V. G. & Ribeiro, A. M. (2009): Proterotheriidae and Macrauchenidae (Liptoterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. - Revista Brasileira de Paleontología, **12**: 231-246.
- Werdelin, L. (1991): Pleistocene vertebrates from Tarija, Bolivia in the collections of the Swedish Museum of Natural History. - In: Suarez-Soruco, R. (Ed.) Fósiles y Facies de Bolivia – Vol. I Vertebrados. 673-684, Santa Cruz (Revista Técnica de YPFB, 12, 3-4).
- Ubilla, M. (1996): Paleozoología del Cuaternario continental de la Cuenca Norte del Uruguay: Biogeografía, Cronología y aspectos climático-ambientales. - Unpublished thesis, Universidad de la República, Montevideo, 232 pp.
- Voorhies, M. R. (1969): Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Krox Couty, Nebraska. - Contributions to Geology, **1**: 69.
- Vucetich, M. G. & Verzi, D. H. (1999): Changes in Diversity and Distribution of the Caviomorph Rodents during the Late Cenozoic in South America. - Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, **12**: 207-223.
- Vucetich, M. G., Deschamps, C. M., Olivares, A. I. & Dozo, M. T. (2005): Capybaras, size, shape, and time: a model kit. - Acta Palaeontologica Polonica, **50**: 259–272.

Appendix

Table 1. Measurements of the skull of fossil and extant specimens of *H. hydrochaeris*. The specimens highlight in bold are the fossils. AC: Age Classes 0-4 of Ojasti (1971) and Mones (1991), Ind: Indefinite.

Specimen	AC	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
MCPU-PV 047	4	268.0	75.0	96.0	91.5	49.0	84.0	71.0	47.0	37.0	35.0	71.0	80.0
MCN-PV 9574	Ind.	----	----	89.0	92.0	----	90.0	77.0	51.0	----	35.0	69.0	84.5
MCN-M 3222	4	278.0	76.5	92.0	104.0	51.0	96.0	76.0	55.0	34.0	38.0	70.0	87.0
MCN-M 2652	4	275.5	77.5	93.0	101.0	50.0	88.0	75.0	55.0	34.5	35.5	63.0	84.0
MCN-M 1698	4	270.5	76.0	89.0	95.0	47.0	85.0	65.0	53.5	32.5	36.5	66.0	79.0
MCN-M 3223	4	270.0	81.5	86.0	101.0	50.0	89.0	72.0	55.0	29.0	27.0	63.0	85.0
MCN-M 1098	4	265.0	75.5	89.0	102.0	51.0	90.0	75.0	53.0	37.0	38.5	69.5	80.0
MCN-M 2830	4	262.0	75.0	84.0	95.0	50.0	79.0	71.0	50.5	38.5	37.5	70.0	76.0
MCN-M 2727	4	260.0	74.0	86.0	96.3	54.0	82.0	67.5	55.5	35.0	36.0	69.0	77.5
MCN-M 2721	4	259.0	71.0	87.0	93.0	51.0	77.5	67.0	51.0	34.5	35.0	65.0	77.5
MCN-M 3221	4	255.0	80.0	81.0	98.0	53.0	83.0	68.5	49.0	31.0	37.0	70.0	74.0
MCPU-M 041	4	255.0	71.0	84.5	90.0	48.0	86.5	68.5	47.0	33.0	37.0	70.0	74.0
MCN-M 1696	Ind.	254.0	68.0	86.0	86.0	47.0	80.0	64.5	51.0	34.0	30.0	66.0	78.5
MCN-M 2679	4	246.0	71.0	79.0	91.0	46.0	76.0	62.5	50.0	33.0	33.5	60.0	70.0
MCN-M 1699	4	246.0	70.5	84.0	92.5	48.5	76.0	69.0	51.0	35.0	35.0	65.0	74.0
MCN-M 1691	4	253.0	65.0	88.0	88.0	50.0	82.0	66.5	49.0	36.0	39.0	69.0	75.0
MCPU-M 047	4	245.0	75.0	80.0	90.5	50.0	79.0	67.0	46.0	36.0	37.0	66.5	71.0
MCN-M 3206	3	245.0	68.5	79.0	86.0	44.0	79.0	62.0	45.0	33.0	31.0	58.0	69.0
MCN-M 3205	3	241.0	65.0	80.0	89.0	47.0	81.0	65.0	45.0	32.0	31.0	59.0	72.0
MCN-M 3207	2	237.0	66.0	77.0	83.0	43.5	70.0	60.0	49.0	31.0	34.0	62.5	73.0
MCN-M 3217	Ind.	237.0	67.0	77.0	85.0	45.5	78.0	63.0	45.0	32.0	32.0	58.0	73.0
MCN-M 1639	3	235.0	65.0	78.0	85.0	42.5	77.0	63.0	47.0	30.8	30.0	57.0	68.0
MCN-M 2812	Ind.	232.0	61.0	75.0	81.0	38.0	77.0	62.0	46.0	28.5	31.0	58.0	68.0
MCN-M 3224	2	232.0	61.0	78.0	85.0	42.5	75.0	66.0	47.5	29.0	32.5	57.5	70.0
MCN-D 0350	4	230.0	69.0	78.5	91.0	46.0	72.0	68.5	45.0	31.5	34.5	65.0	70.0
MCN-M 1697	3	226.0	61.0	81.5	82.0	43.5	72.0	54.0	45.5	31.0	33.0	60.0	68.5
MCN-M 3026	Ind.	220.0	61.0	75.0	90.0	35.0	70.0	59.0	45.0	27.5	27.0	52.0	69.0
MCPU-046	2	212.0	56.0	67.0	81.0	38.0	71.0	61.0	41.0	29.0	30.0	56.0	60.0
MCN-M 0502	1	205.0	58.0	65.0	84.0	40.0	71.0	61.0	39.0	31.0	30.0	56.0	68.0
MCN-M 3219	Ind.	188.0	45.0	61.0	66.0	32.0	61.0	51.0	39.0	24.0	35.0	49.0	54.5
MCN-M 3208	Ind.	185.0	45.0	59.5	69.0	33.0	61.0	50.0	38.0	24.0	25.0	46.0	55.0
MCN-M 3239	Ind.	176.5	41.0	55.0	65.0	32.5	66.0	49.0	35.0	23.0	25.0	41.0	51.0
MCN-M 1766	Ind.	146.0	38.5	47.0	54.0	27.5	55.0	40.0	32.0	21.5	22.5	38.5	47.0
Specimen	Age	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
MCPU-PV 047	4	48.5	71.0	150.0	118.0	19.0	15.0	15.0	15.5	14.8	14.0	47.5	19.0
MCN-PV 9574	Ind.	----	74.5	----	----	18.0	13.0	14.0	13.5	14.0	13.5	47.0	18.0
MCN-M 3222	4	56.0	77.0	147.0	132.0	18.0	15.5	13.0	14.0	14.0	14.5	51.0	19.0
MCN-M 2652	4	51.0	75.0	145.0	131.5	16.0	13.0	13.0	13.0	12.5	13.0	51.0	16.0
MCN-M 1698	4	51.0	66.5	143.0	127.5	15.0	14.0	13.0	14.0	13.0	14.0	48.5	17.0
MCN-M 3223	4	50.0	75.0	145.0	125.5	15.0	14.0	14.0	14.0	13.5	13.5	47.0	17.0
MCN-M 1098	4	48.0	77.0	145.0	120.0	16.0	14.5	13.0	14.0	13.0	14.0	46.0	17.0
MCN-M 2830	4	47.0	73.0	143.0	119.0	15.0	14.0	13.0	14.0	13.0	13.0	47.0	17.0
MCN-M 2727	4	48.0	71.0	135.0	125.0	16.0	15.0	12.5	13.5	12.5	13.5	45.0	17.0
MCN-M 2721	4	46.0	69.0	139.0	120.0	14.0	13.0	13.0	12.0	13.0	12.0	46.0	17.0
MCN-M 3221	4	49.0	73.0	135.0	120.0	15.0	13.0	13.0	13.0	13.0	12.5	43.0	15.0
MCPU-M 041	4	46.5	74.0	133.0	121.5	15.0	13.0	13.0	12.0	13.0	12.0	46.0	16.0
MCN-M 1696	Ind.	47.5	64.5	133.0	121.0	13.5	13.0	11.0	12.0	11.0	13.0	45.0	15.5
MCN-M 2679	4	45.0	65.0	136.0	110.0	14.0	13.0	12.0	11.0	12.0	11.0	42.0	16.0
MCN-M 1699	4	48.0	72.0	130.0	116.0	16.0	14.5	12.0	14.0	12.0	14.0	44.0	16.0
MCN-M 1691	4	42.0	66.5	138.0	115.0	18.5	12.0	13.5	13.0	13.0	13.5	43.5	15.0
MCPU-M 047	4	46.0	71.0	127.0	120.0	14.0	13.5	13.0	13.0	13.0	13.0	41.5	15.5
MCN-M 3206	3	49.0	63.5	131.0	144.0	13.5	12.5	11.5	11.0	11.5	11.0	38.5	19.0
MCN-M 3205	3	46.0	66.5	131.0	110.	14.5	12.5	12.5	14.0	12.5	12.0	45.0	16.0
MCN-M 3207	2	47.0	66.5	119.0	118.0	13.5	14.0	11.0	13.5	11.0	13.5	43.0	15.5
MCN-M 3217	Ind.	43.0	64.0	127.0	110.0	14.0	12.5	11.0	11.0	11.0	11.0	40.0	14.5
MCN-M 1639	3	45.0	68.0	126.0	109.0	11.5	12.0	12.0	13.0	12.0	13.0	42.0	14.0
MCN-M 2812	Ind.	45.0	66.0	120.0	112.0	14.0	12.5	12.0	12.0	12.0	12.0	38.0	13.0
MCN-M 3224	2	48.0	68.0	120.0	112.0	15.0	12.5	10.5	12.0	12.0	11.5	40.0	13.5
MCN-D 0350	4	45.5	69.0	125.0	110.0	15.0	12.5	13.0	15.0	13.0	15.0	41.0	16.0

MCN-M 1697	3	42.5	62.5	121.0	105.0	14.0	10.0	12.0	12.0	12.0	11.5	45.0	16.0
MCN-M 3026	Ind.	43.0	60.0	118.0	102.0	14.0	12.0	11.5	12.0	11.0	12.0	39.0	13.5
MCPU-046	2	44.0	62.0	107.0	105.0	13.0	10.5	10.5	11.0	11.0	11.0	33.5	13.0
MCN-M 0502	1	44.0	61.0	105.0	100.0	12.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	31.0	12.0
MCN-M 3219	Ind.	36.5	58.0	92.0	95.0	11.0	10.0	9.0	10.0	9.0	10.0	31.0	11.5
MCN-M 3208	Ind.	39.0	57.0	93.0	92.0	11.5	10.0	9.0	10.0	9.0	10.0	30.0	11.0
MCN-M 3239	Ind.	38.0	54.0	88.5	88.0	10.0	8.0	9.0	8.0	9.0	8.0	28.5	10.0
MCN-M 1766	Ind.	35.0	50.5	74.5	71.5	8.0	7.0	7.0	6.0	7.0	6.0	23.0	8.0

Table 2. Measurements of the dentary of fossil and extant specimens of *H. hydrochaeris*. The specimen highlight in bold are the fossils. AC: Age Classes 0-4 of Ojasti (1971) and Mones (1991), Ind: Indefinite.

Specimen	AC	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
MCN-PV 9573	Ind.	39.5	40.0	86.0	20.5	10.5	18.5	11.5	20.0	13.0	24.5	16.0
MCN-M 2727	4	42.0	37.5	86.0	23.5	12.0	20.0	13.0	20.0	15.0	24.0	16.0
MCN-M 3221	4	41.0	36.0	79.0	21.0	12.0	19.0	12.5	20.0	13.5	24.0	15.5
MCPU-047	4	41.0	33.5	80.5	20.5	11.5	17.5	11.0	20.0	18.5	24.0	15.0
MCN-M 2830	4	39.5	40.0	90.0	23.0	12.0	20.0	12.0	22.0	16.5	23.0	17.5
MCN-M 2652	4	39.5	35.0	89.0	22.0	10.0	18.5	11.0	22.2	15.0	26.5	17.0
MCN-M 2721	4	38.0	32.0	78.0	21.0	10.0	19.0	11.0	20.0	12.0	24.0	15.0
MCN-M 1691	4	38.0	36.0	80.0	20.5	10.0	20.0	11.0	18.0	14.0	22.0	15.0
MCN-M 3222	4	37.5	35.5	90.0	24.0	12.0	21.0	25.0	22.5	16.0	26.0	18.0
MCN-M 2812	Ind.	37.0	29.0	75.0	19.0	10.0	17.0	11.0	18.0	13.0	22.0	14.0
MCPU-041	4	37.0	35.5	84.0	22.0	11.0	20.0	12.0	20.0	15.0	23.0	16.0
MCN-M 1639	3	37.0	29.0	75.9	20.0	12.0	16.5	12.5	17.0	12.5	19.0	14.0
MCN-M 3207	2	36.5	32.0	76.5	19.5	10.0	17.5	11.5	19.0	14.0	24.0	15.5
MCN-M 3217	Ind.	36.0	32.5	76.0	19.0	11.0	16.0	22.0	18.5	22.0	21.0	15.0
MCN-M 2679	4	36.0	32.0	78.0	21.0	10.0	19.0	11.0	20.0	12.0	24.0	15.0
MCN-M 3205	3	35.5	20.5	78.0	21.0	11.0	19.0	12.0	17.0	14.0	23.0	15.0
MCN-D-0350	4	35.0	33.0	80.0	21.0	11.5	18.5	14.0	22.5	20.0	22.0	15.0
MCN-M 3206	3	35.0	32.0	75.0	20.0	10.5	16.0	10.0	17.5	11.0	23.5	15.0
MCN-M 3234	2	35.0	30.5	75.0	20.0	10.5	16.0	10.0	18.0	13.5	23.0	15.0
MCN-M 3223	4	35.0	34.5	84.5	23.0	12.0	20.5	12.5	21.5	15.0	25.0	17.0
MCN-M 3026	Ind.	31.0	30.0	72.0	18.8	11.0	17.0	11.0	18.0	12.5	19.0	19.0
MCN-M 3208	Ind.	29.0	25.5	61.0	15.0	9.0	14.5	10.0	15.0	12.0	17.0	12.0
MCN-M 3219	Ind.	28.5	27.0	61.0	16.0	9.0	13.5	10.0	14.0	12.0	17.0	12.0
MCN-M 2320	Ind.	28.0	27.0	59.8	15.5	8.0	14.0	10.0	14.0	11.0	17.5	11.0
MCN-M 3218	Ind.	25.0	23.5	54.0	15.0	7.5	13.0	9.0	12.0	9.5	16.0	10.0
MCN-M 1766	Ind.	23.0	22.0	48.5	12.0	6.0	10.0	6.0	11.0	7.0	14.0	8.0

FIGURES AND CAPTIONS

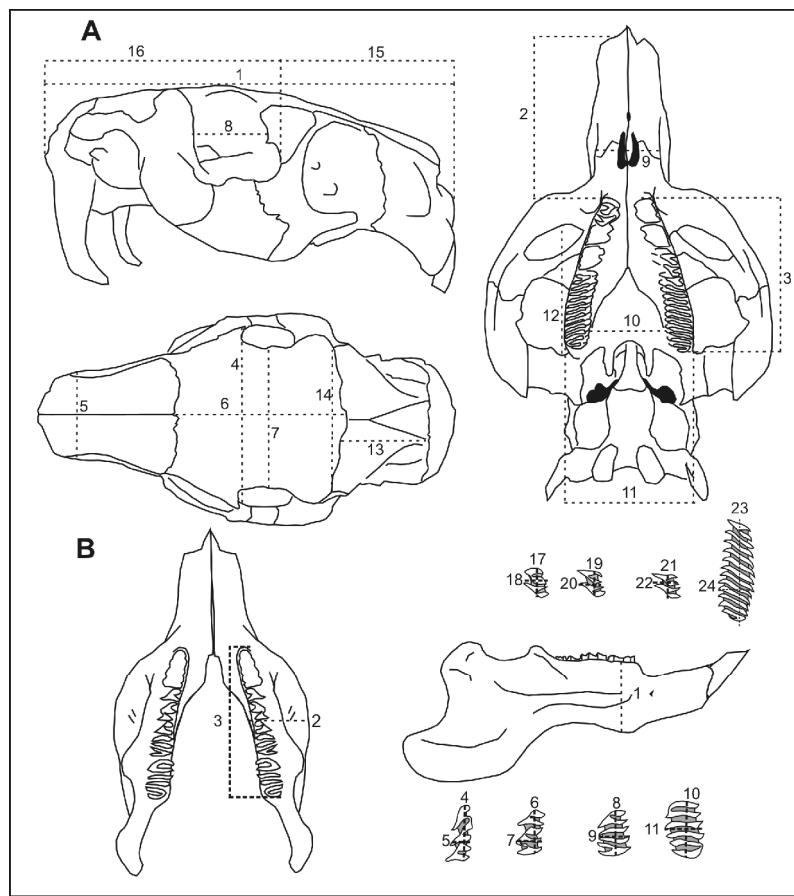


Fig. 1. Measurements used for comparison with living *H. hydrochaeris*: **A.** Skull and upper cheek teeth, **B.** Dentary and lower cheek teeth.

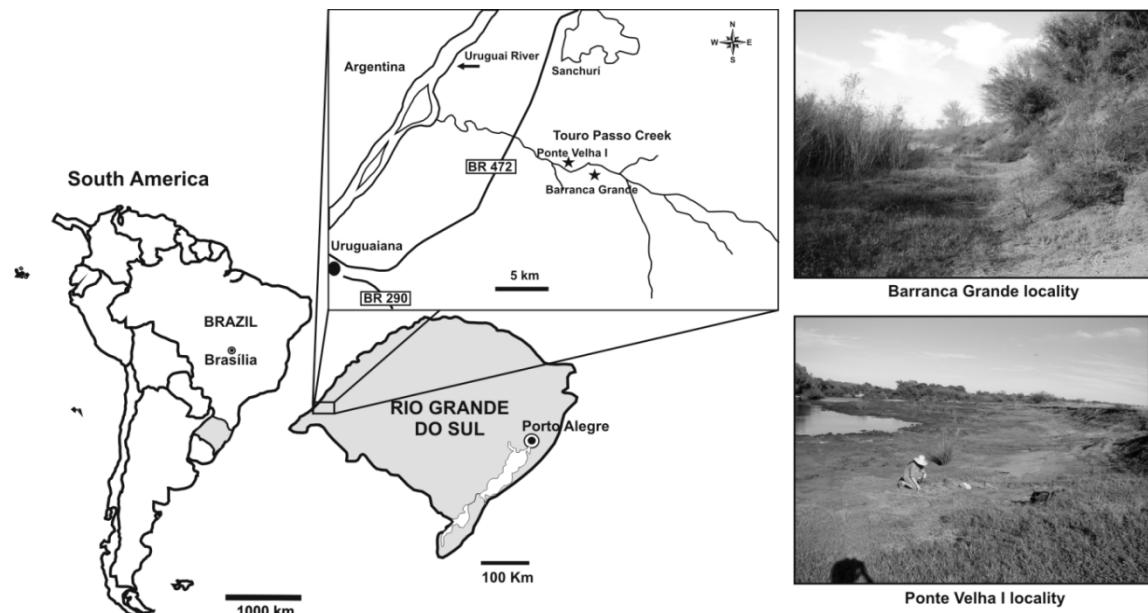


Fig. 2. Location map of Touro Passo Creek and its fossiliferous localities. Photos of Barranca Grande by L. Kerber and Ponte Velha I by E.V. Oliveira.

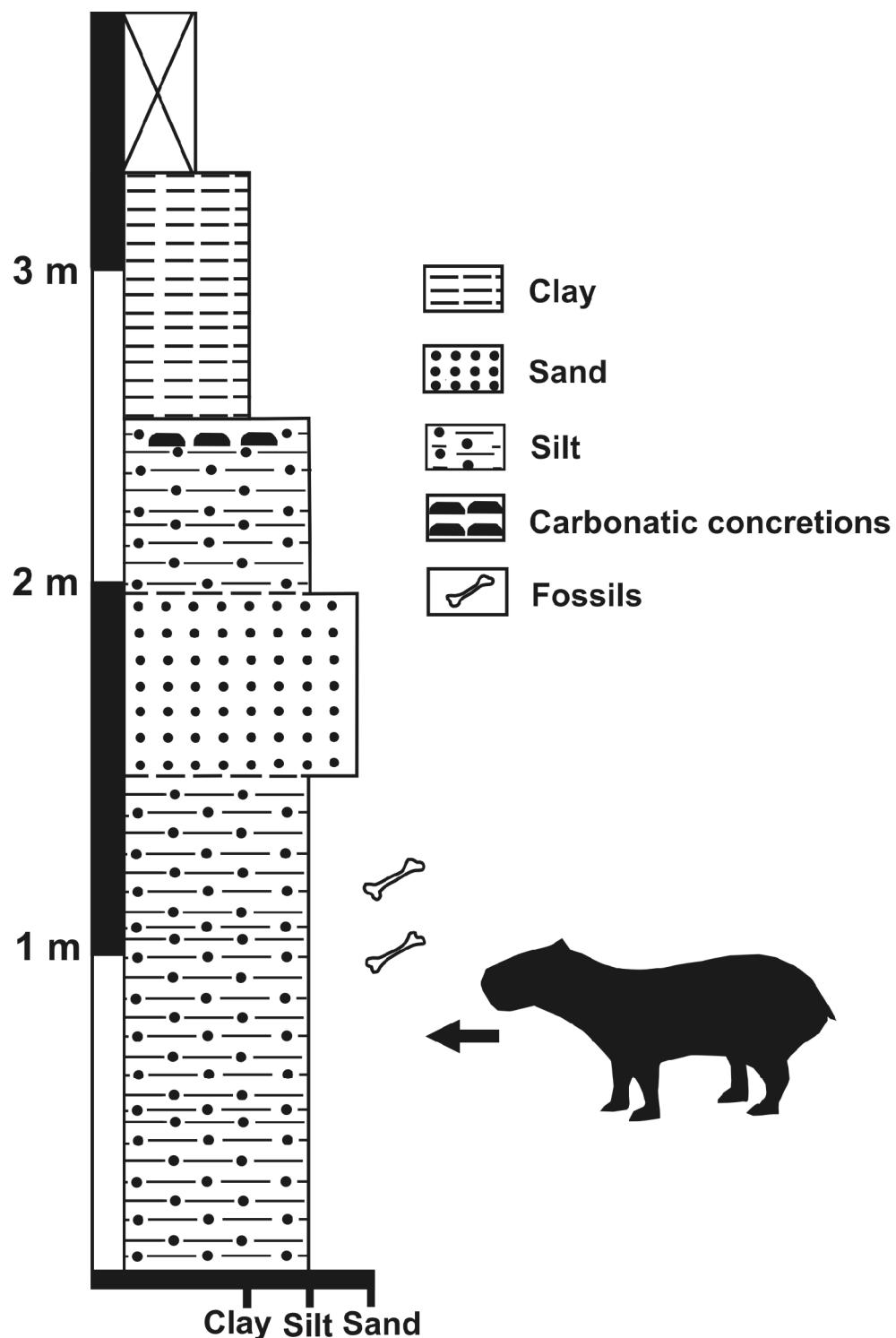


Fig.3. Stratigraphic profile of Barranca Grande locality.

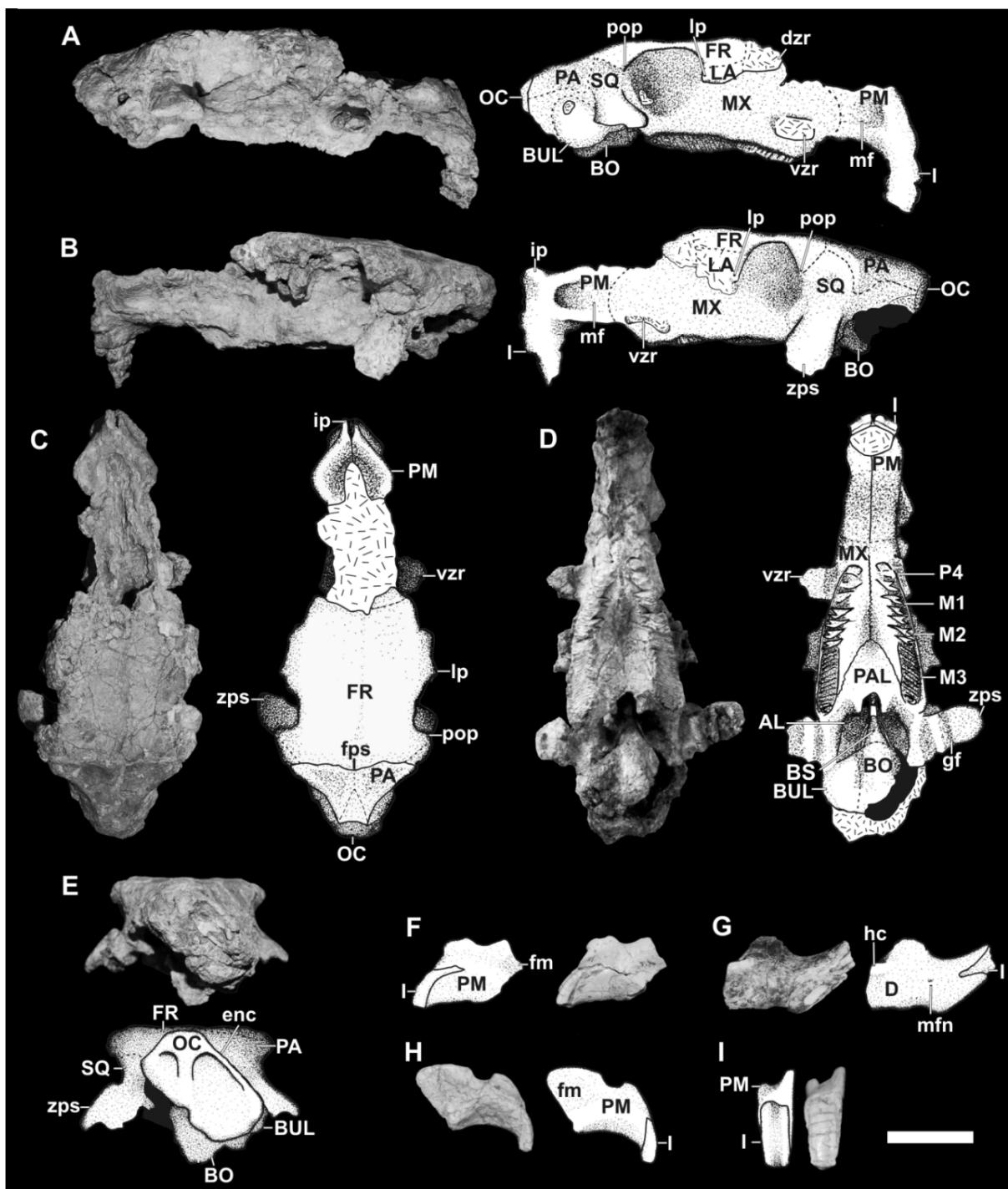


Fig. 4. *Hydrochoerus hydrochaeris* from Touro Passo Creek. **A-E**, Skull MCPU-PV 047, right side in lateral (**A**), left side in lateral (**B**) dorsal (**C**), palatal (**D**) and posterior (**E**) views. **F**, left premaxilla (MCN-PV 2072) in lateral view; **G**, fragment of right dentary (MCN-PV 9572) in lateral view; **H-I**, right premaxilla (MCN-PV 1978) in lateral (**H**) and anterior (**I**) views. Scale-bar = 30 mm.

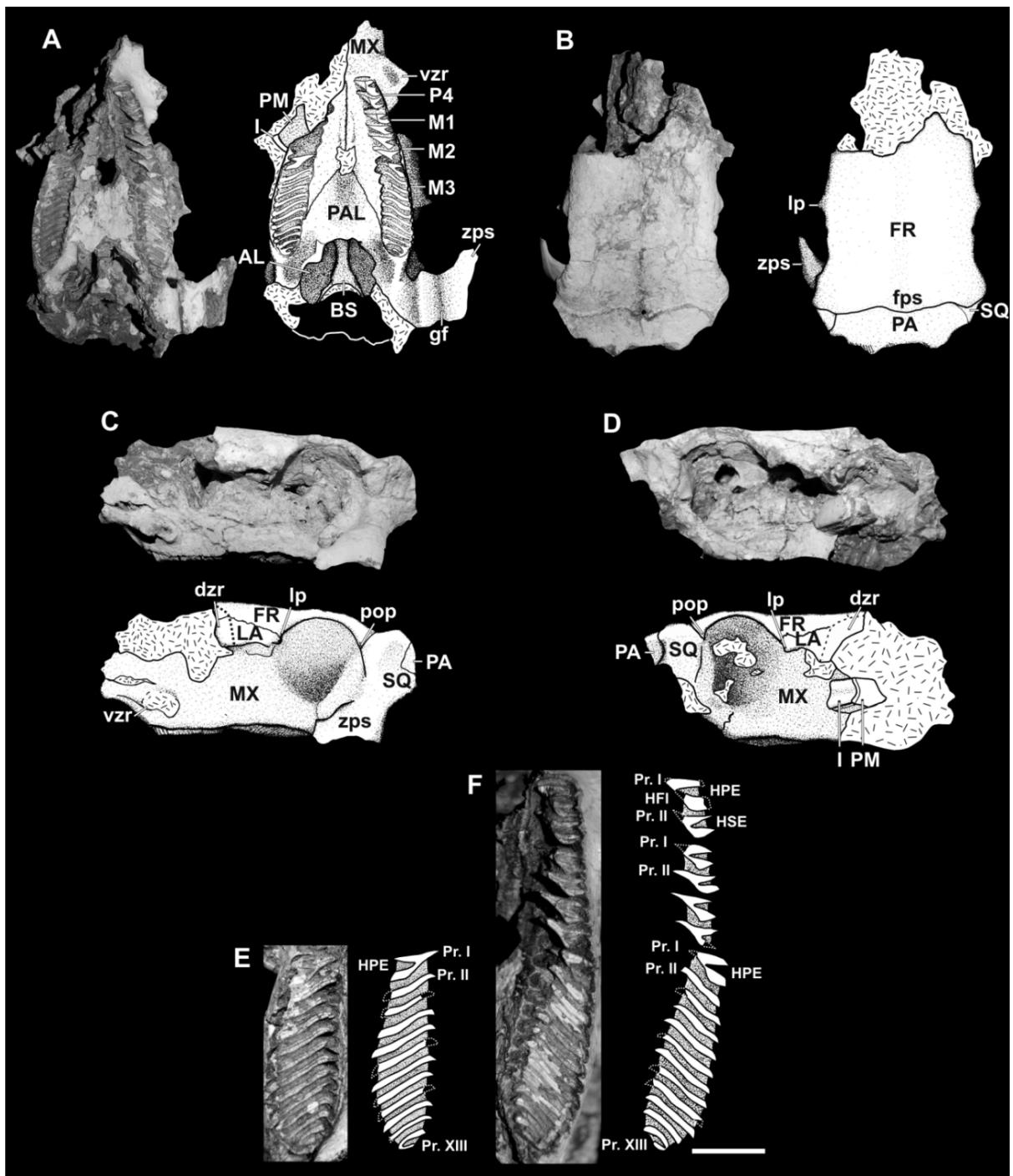


Fig. 5. *Hydrochoerus hydrochaeris* from Touro Passo Creek. **A-D** Skull MCN-PV 9574 in palatal (**A**), dorsal (**B**), left side in lateral (**C**) right side in lateral (**D**) views. **E-F** upper dental series of MCN-PV 9574 in occlusal view, right and left respectively. Scale-bar to **A, B, C, D** = 30 mm and to **E, F** = 20 mm.

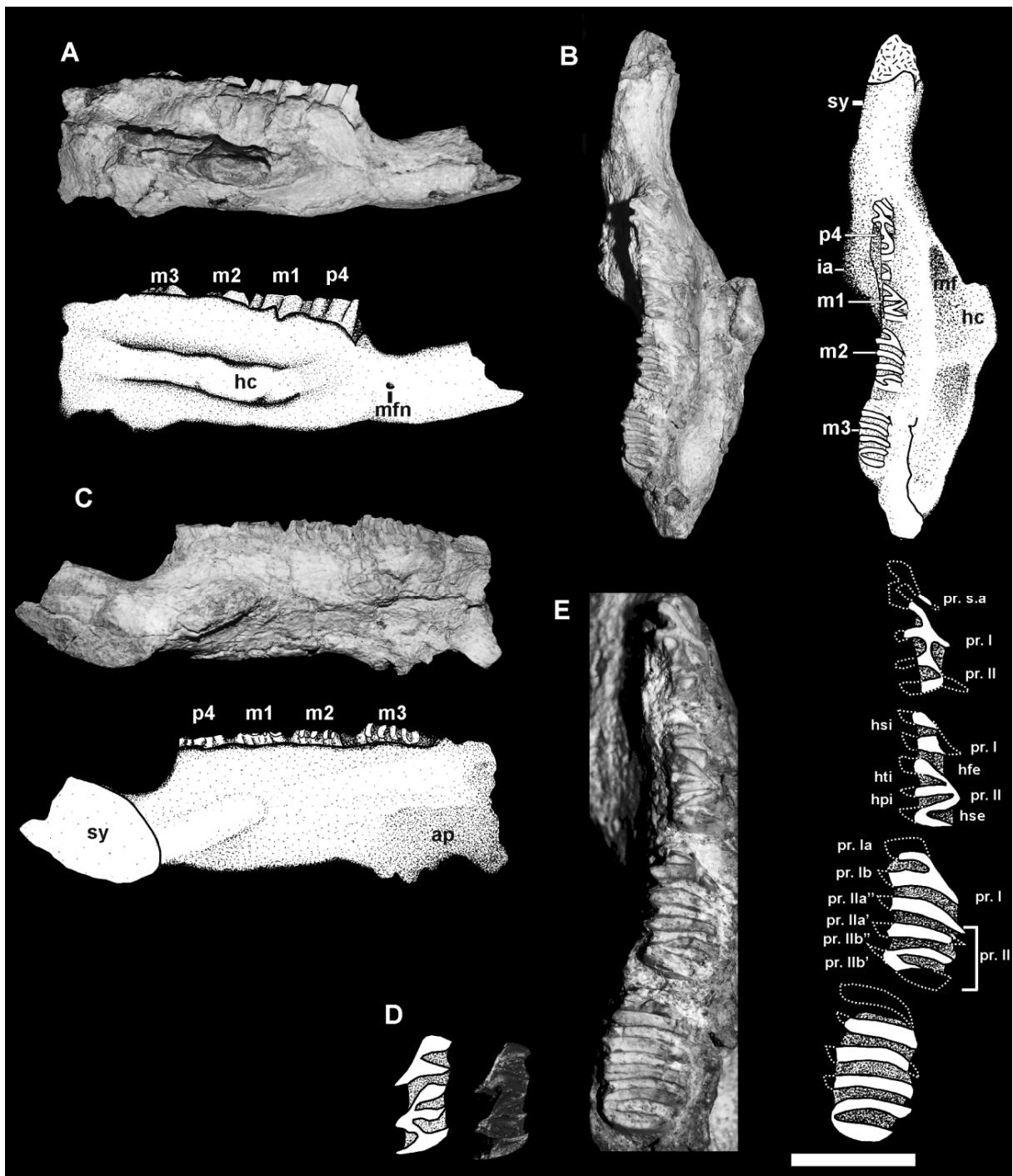


Fig.6. *Hydrochoerus hydrochaeris* from Touro Passo Creek. **A-C** right dentary MCN-PV 9573 in lateral (**A**), occlusal (**B**) and medial (**C**) views. **D.** m1 in occlusal view (MCPU-PV 047). **E.** lower dental series of MCN-PV 9573, in occlusal view. Scale-bars to **A**, **B**, **C** = 35 mm and **D-E** = 20 mm.

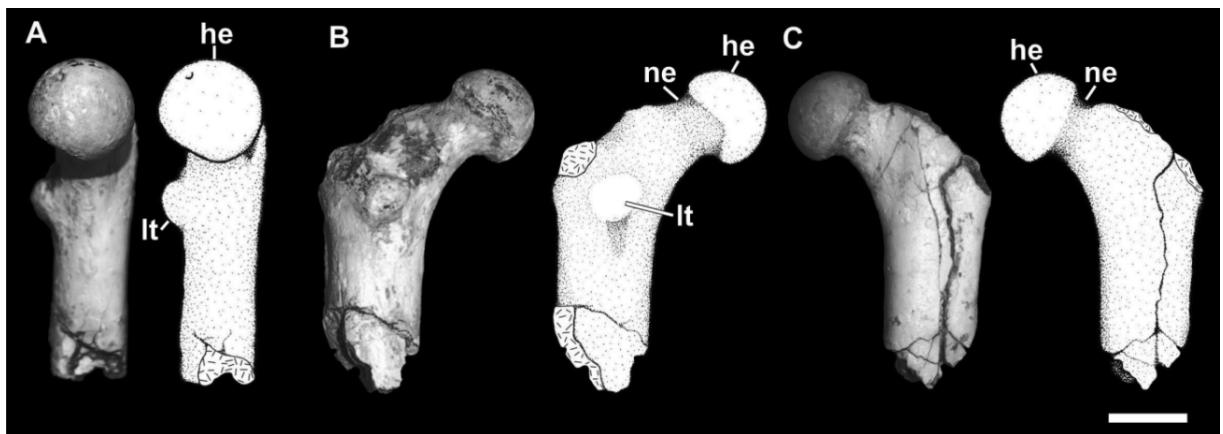


Fig. 7. *Hydrochoerus hydrochaeris* from Touro Passo Creek. **A-C** left femur MCN-PV 2088, in medial (**A**), posterior (**B**) and anterior (**C**) views. Scale-bar = 20 mm.

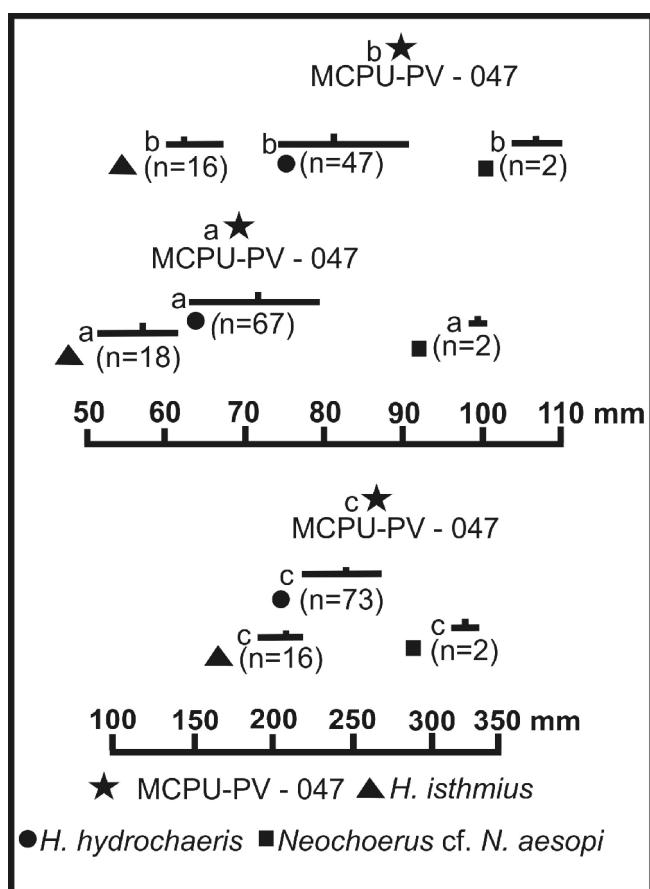


Fig. 8. Univariant diagram comparing measurements of *H. hydrochaeris*, *H. isthmius*, *Neocheroerus* cf. *aesopi* and MCPU-PV 047. **a.** length of upper diastema; **b.** length of P4-M3 series; **c.** total length of skull. Measurements of *H. hydrochaeris* and *H. isthmius* taken from Mones (1991) and of *Neocheroerus* cf. *aesopi* from Ubilla (1996).

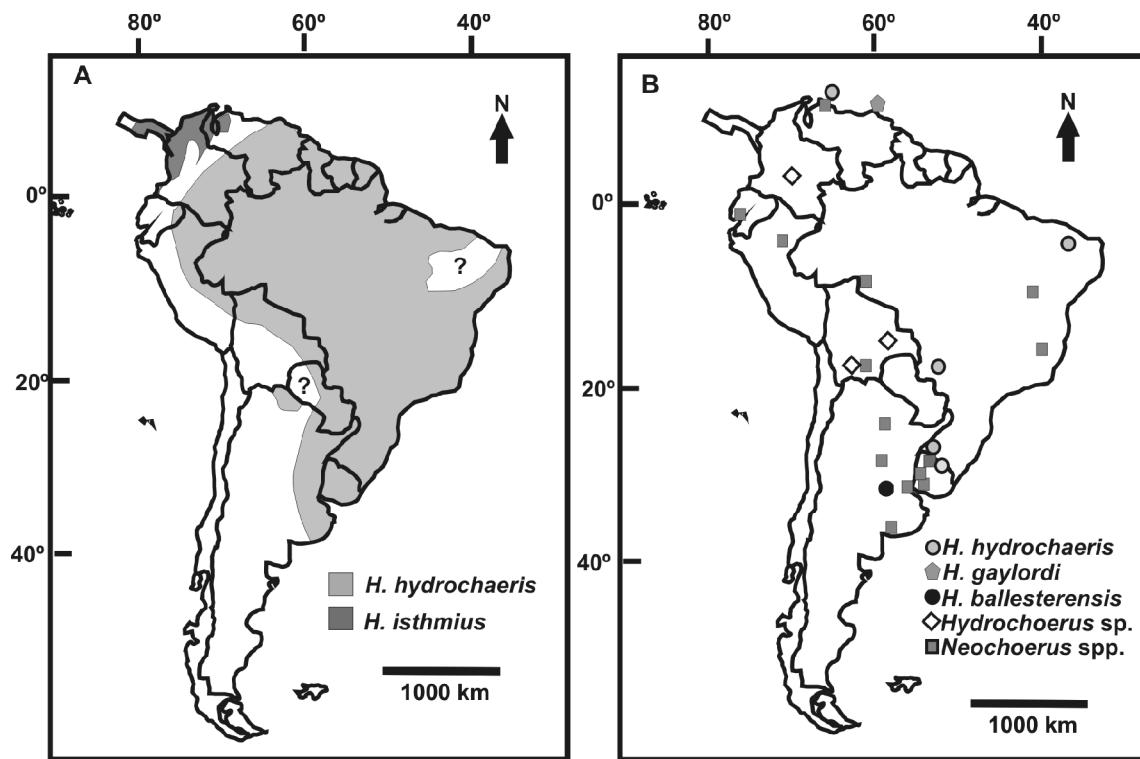


Fig.9. **A.** Current distribution of the genus *Hydrochoerus*. **B.** Localities with fossil record of *Hydrochoerus* and *Neochaerus* in South America. The references are in the text.

Artigo III – Kerber, L.; Lopes, R.P.; Vucetich, M.G.; Ribeiro, A.M. & Pereira, J.
Chinchillid and Dolichotine rodents (Rodentia, Hystricognathi, Caviomorpha)
from the late Pleistocene of southern Brazil. Revista Brasileira de
Paleontologia. (Manuscrito em fase de finalização).

**CHINCHILLIDAE AND DOLICHTINAE RODENTS (RODENTIA,
HYSTRICOGNATHI, CAVIOMORPHA) FROM THE LATE PLEISTOCENE OF
SOUTHERN BRAZIL**

LEONARDO KERBER

Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Av. Salvador França, 1427, 90690-000, Porto Alegre, RS, Brasil.

leonardokerber@gmail.com

RENATO PEREIRA LOPES

Universidade Federal do Rio Grande (FURG) – Instituto de Oceanografia, Setor de Paleontologia. Av. Itália, km 08, CEP 96201-900, Vila Maria, Rio Grande - RS

MARIA GUIOMAR VUCETICH

División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, B1900FWA, La Plata, Argentina. *vucetich@fcnym.unlp.edu.ar*

ANA MARIA RIBEIRO

Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Av. Salvador França, 1427, 90690-000, Porto Alegre, RS, Brasil,

ana.ribeiro@fzb.rs.gov.br

JAMIL PEREIRA

Museu Coronel Tancredo Fernandes de Mello – Rua Barão do Rio Branco, 467, CEP Santa Vitória do Palmar, RS, Brasil, jamil_pereira@terra.com.br

ABSTRACT – This paper presents new records of rodents from fossiliferous deposits of Chuí Creek (upper Pleistocene), Rio Grande do Sul State, southern Brazil. The material of Chinchillidae is identified as *Lagostomus* cf. *L. maximus* and consists of a left dentary lacking the posterior portion, with the incisor preserved and very fragmented cheek teeth. The other two specimens were identified as cheek teeth of caviid rodents of the Dolichotinae subfamily. The previous Pleistocene fossil records of *Lagostomus* were restricted to Argentina and Uruguay. Thus, this is the first record of this taxon in Brazil. Pleistocene fossil remains of Dolichotinae have been found in deposits of Argentina, Uruguay and other areas of southern Brazil, but the latter lack a precise stratigraphic context. The presence of these taxa in southern Brazil extends their paleobiogeographic distribution.

Key words: *Lagostomus*, Chinchillidae, Lagostominae, Caviidae, Dolichotinae, Chuí Creek, Rio Grande do Sul.

RESUMO – ROEDORES CHINCHILLIDAE E DOLICHTINAE (RODENTIA, HYSTRICOGNATHI, CAVIOMORPHA) DO PLEISTOCENO FINAL DO SUL DO BRASIL. Este trabalho reporta novos materiais de roedores provenientes dos depósitos fossilíferos do Arroio Chuí, Rio Grande do Sul, sul do Brasil. O material de Chinchillidae é identificado como *Lagostomus* cf. *L. maximus* e é representado por um dentário esquerdo faltando sua região posterior, com o incisivo preservado e a série p4-m3 fragmentada. Os outros dois espécimes são identificados como molariformes de um roedor Caviidae da subfamília Dolichotinae. Os registros fósseis de *Lagostomus* durante o Pleistoceno estavam restritos a Argentina e Uruguai, e desta forma, o material aqui reportado é o primeiro registro deste táxon no Brasil. Fósseis de Dolichotinae têm sido encontrados em depósitos pleistocênicos da Argentina, Uruguai e sul do Brasil, porém este último provém de uma localidade sem contexto estratigráfico preciso. A presença destes táxons no Pleistoceno do sul do Brasil estende sua distribuição paleobiogeográfica.

Palavras Chave: *Lagostomus*, Chinchillidae, Lagostominae, Caviidae, Dolichotinae, Arroio Chuí, Rio Grande do Sul.

INTRODUCTION

The Chinchillidae are South American hystricognath rodents that include the extant chinchillas (*Chinchilla* Bennett, 1829), mountain vizcachas (*Lagidium*, Meyen, 1833) and pampas vizcachas (*Lagostomus* Brookes, 1908). Their stratigraphic distribution extends from early Oligocene to Recent (Vucetich *et al.*, 1999; 2010). Molecular studies confirmed that the extant Chinchillidae are a monophyletic group (Spotorno *et al.*, 2004) and suggested a closer relationship with the Dinomyidae (Huchon & Douzery, 2001). The chinchillids have euhypsodont cheek teeth, constituted by laminar and oblique prisms, labially (upper teeth) or lingually (lower teeth) united, with a very thin interlaminar cement layer, bullae well developed and locomotion partially saltatory (Wood, 1955; Bondesio *et al.*, 1975). According to Bondesio *et al.* (1975), Chinchillidae have two subfamilies, the Chinchillinae Pocock, 1922 and the Lagostominae Pocock, 1922. Chinchillines have teeth with two flexi/flexids and the lagostomines have two lophs/lophids, separated by only one flexus/flexid (Bondesio *et al.*, 1975). Lagostomines have fossil representatives since the Oligocene (Vucetich *et al.*, 1999; Flynn *et al.*, 2003; Vucetich *et al.*, 2010), and for the Pliocene and Pleistocene, two genera were referred, *Lagostomopsis* from Montehermosan and Chapadmalalan Ages, and *Lagostomus* from Barrancalobian to Recent (Vucetich & Verzi, 1995). But according to these

authors, the differences between both taxa are based only in size. Thus, due to absence of more diagnostic characters, Vucetich & Verzi (1995) suggested that the only valid genus in the Pliocene/Pleistocene is *Lagostomus*. The current taxonomy of the family needs a review (Vucetich & Verzi, 1995; Candela, 2005), as well as cladistic work, with fossil and extant taxa.

The Caviidae Fischer de Waldheim, 1817 are taxonomically diverse caviomorphs restricted to South America (Quintana, 1996). According to Wood (1955), the caviids are often small and cursorial rodents, with extreme hypsodonty. The group originated in the middle/late Miocene (Vucetich *et al.*, 1999), probably derived from Eocardiidae (Wood, 1955; Pérez, 2010), and reached its greatest diversity during the late Pliocene (Quintana, 1997). According to Paula Couto (1979), the family includes an extinct subfamily, the Cardiomysinae Kraglievich, 1930 (but see Vucetich & Deschamps, *in press*), and two extant subfamilies, the Caviinae Fischer de Waldheim, 1817 and the Dolichotinae Pocock, 1922. Dolichotines share the skull modified to a more erect posture with the foramen magnum displaced ventrally, diastema longer than P4-M3 series, nasolacrimal foramen absent on the maxilla, and mesopterygoid fossa reaching the M2 (Paula Couto, 1979; Quintana, 1998, Ubilla & Rinderknecht, 2003). According to Quintana (1998), Dolichotinae is a monophyletic clade, however this author suggest that is necessary a cladistic analysis including extinct dolichotines. The Quaternary dolichotines are represented by a single genus, *Dolichotis* Desmarest, 1820 (including *Pediolagus*), with two species, *D. patagonum* Zimmermann, 1870 and *D. salinicola* Burmeister, 1876

Until now, the Pleistocene fossil records of caviomorph rodents in southern Brazil were exclusively of Caviidae, Hydrochoeridae and Echimyidae. For coastal plain of RS, Rodrigues & Ferigolo (2004) described several teeth and a fragment of a dentary of *Myocastor coypus*, a P4 of Dolichotinae indet. and a dentary of Eumysopinae indet. For Chuí Creek, Ubilla *et al.* (2008) reported cranial fragments, dentary and postcranial elements of *Microcavia* sp. and Pereira *et al.* (2009) mentioned remains of *Myocastor* sp. From Touro Passo Formation remains of *H. hydrochaeris* (Linnaeus, 1766) (Kerber & Ribeiro, *in press*), Caviidae indet. (Kerber & Oliveira, 2008a), and *Galea* sp. (Kerber *et al.* *in press*) have been recognized; and for the Quaraí River, Oliveira (1992) reported *H. hydrochaeris*. This paper reports materials assigned to a chinchillid and dolichotines from the Chuí Creek (upper Pleistocene), southern Brazil and discusses the Quaternary fossil record of both taxa as well as the paleobiogeographic implications of these findings.

MATERIAL AND METHODS

The specimens here studied are deposited in the paleovertebrates collection of Museu Coronel Tancredo Fernandes de Melo, Santa Vitória do Palmar municipality (MCTFM). The material of Chinchillidae was compared with the chinchillids *Lagostomus maximus*, *Chinchilla laniger*, *Lagidium viscacia* and *Lagidium* sp. (specimens from Argentina); and the Dolichotinae were compared with the caviids *Dolichotis patagonum*, *D. salinicola*, *Microcavia*, *Galea* (from Argentina) and *Kerodon* (from northeast Brazil) (see appendix 1). Traditionally, *Kerodon* was considered as a Caviinae. However, recent papers have been considered it more closely related to Hydrochoeridae (see Rowe & Honeycutt, 2002; Pérez, 2010). We include it in this comparison because it shares several dental features with Caviidae. The mandibular nomenclature follows Woods & Howland (1979) and Pérez (2010), and the dental nomenclature of Caviidae follows Quintana (1996).

Institutional abbreviations: **MCTFM:** Museu Coronel Tancredo Fernandes de Melo; **MCN-M:** Coleção de Mamíferos do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul; **MCPU-M:** Coleção de Mastozoologia do Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Uruguaiana; **MDJ – Mr:** Coleção de Mamíferos recentes do Laboratório de Paleontologia do Museu Dom José (SOBRAL-CE), **MLP:** Colección de Mastozoología, Museo de La Plata, **LGP-V:** Laboratório de Geologia e Paleontologia, Universidade Federal do Rio Grande (FURG).

LOCATION AND GEOLOGICAL SETTING

The Chuí Creek (53°23' S and 33°22' W) is located in southernmost Brazil, and is part of the Coastal Plain of Rio Grande do Sul State (Fig. 1). In this creek, late Pleistocene mammal remains of Lujanian age (*Equus A. neogaeus* Biozone, *sensu* Cione & Tonni, 1999) are reported (Oliveira *et al.*, 2005). The fossils are collected in a ~1,5 meter-thick muddy sandstone bed (Lopes *et al.* 2001). The fossils are found either articulated or isolated, mostly fragmented but also including complete and well-preserved specimens, probably deposited and reworked in a meandering fluvial system. The fluvial dynamics was able to rework most of the remains but not to transport them far from the burial area after decomposition of soft tissues (Lopes *et al.* (2005). According to Buchmann *et al.* (2009) the presence of a fossiliferous bed, lenses of organic matter-rich sediments interpreted as abandoned meanders (oxbow lakes), high proportion of broken fossils after the fossilization, and occurrence of fossils at a considerable distance from the present course of the creek, suggest that the fossils were accumulated and reworked in a wide flood plain. Lopes *et al.* (2010) dated teeth of

megamammals from the fossiliferous level using Electron Spin Resonance, showing ages between 42 and 33 Ka BP. The fossiliferous bed contains fossils of large-bodied mammals, mostly herbivores, represented by xenarthrans and ungulates, while carnivores are very scarce in comparison (Oliveira, 1992; Oliveira *et al.*, 2005; Oliveira & Pereira, 2009; Marcon, 2008; Lopes & Pereira, 2010; Scherer *et al.*, 2009). Remains of medium- and small-sized mammals are scarcely represented.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

RODENTIA Bowdich 1821

HYSTRICOGNATHI Tullberg, 1899

CAVIOMORPHA Wood & Patterson (in Wood, 1955)

Family CHINCHILLIDAE Bennett, 1833

Subfamily LAGOSTOMINAE Pocock, 1922

Genus *Lagostomus* Brookes, 1828

Lagostomus cf. *L. maximus* (Desmarest, 1817)

(Figure 2)

Material: MCTFM-PV 0769, left dentary lacking its posterior area, with the cheek teeth very fragmented.

Geographical and stratigraphic provenance: Chuí Creek, in the upper portion of the muddy sandstone bed.

Description and comparison: The dorsal area of the diastema is thin and forms a tenuous crest that extends from mesial face of p4 alveolus up to the symphysis (on the middle of the diastema). The incisor alveolus forms a well developed prominence on the medial face of the dentary, which extends up to the level of m3, as in *L. maximus* and different from the comparative specimens of *Chinchilla* and *Lagidium*, in which is extended up to the m1/m2 level. The coronoid process is located at the level of distal area of m3 alveolus and it is posteriorly oriented. This process is thin and is different from *Chinchilla* and *Lagidium*, which is located posteriorly to the m3, and is more vertical than *L. maximus*. The lunar notch is deeper than in *Chinchilla* and *Lagidium*. The mandibular foramen is located on the dorsal face of the dentary, postero-medially to the m3 alveolus. The notch for the insertion of the tendon of the *masseter medialis pars infraorbitalis muscle* is located below m1 and m2, as in *L. maximus*, *Lagidium* and *Chinchilla*. The incisor is slightly longitudinally striated on the labial face. The cheek teeth are very fragmented, but it is possible to observe that they are

bilophodont and obliquely oriented, features that characterize Lagostominae. In size, MCTFM-PV 0769 is smaller than the adult males of *L. maximus* and more similar to the young and females analyzed (see Table 1).

Family CAVIIDAE Fischer de Waldheim, 1817

Subfamily Dolichotinae Pocock, 1922

Dolichotinae indet.

(Figure 3)

Material: isolated left m1 or m2 (MCTFM-PV 0736) plus another poorly preserved molariform (LGP-V0001).

Geographic and stratigraphic provenance: Chuí Creek, MCTFM-PV 0736 was recovered from sediments dredged from the bottom of the creek, while LGP-V0001 was found in the muddy sandstone bed.

Description and comparison: the description is based on MCTFM-PV 0736, which is the best preserved, but the same characters are observed in LGP-V0001. MCTFM-PV 0736 is euhypsodont and biprismatic. It has a clear curvature. The hypoflexid is well developed, transversally oriented, and its deeper region reaches the middle of the tooth. In opposition to this one, there is a tenuous flexid located between both prisms (Fig. 3). Both prisms have very similar size and shape and are transversally oriented, different from *Kerodon*, in which they are more oblique (Fig. 4). The prisms have rounded form in the labial face, without flexid, different from *Microcavia* and *Galea* (Fig. 4), in which this area is more rectilinear. The prisms are united by a thin and short isthmus, different from Caviinae, as *Galea* and *Microcavia* (Fig. 4), in which the isthmus is longer. The distinction of the molars of Dolichotinae is minimal (Kraglievich, 1930). The material is very similar to *D. salinicola* and *D. patagonum*, but in smaller size than the adult specimens of *D. patagonum* (Table 2). According to Kraglievich (1930), the absence of flex (us-id) in the prisms, and the presence of an only flex (us-id), poorly developed, and opposite to hypoflex (us-id), are characters that allow distinguish the Dolichotinae from the Caviinae.

Dimensions (in mm): mesiodistal length: 4.28; linguolabial width: 3.5; height: 14.4.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

The specimen MCTFM-PV 0769 is assigned to the genus *Lagostomus* based on tooth structure with two oblique laminae, coronoid process located at the level of distal area of m3

alveolus and posteriorly oriented and striated incisor extending up to the m3 level. The material described here does not differ from comparative specimens of *L. maximus*, but due to its fragmentary status, we assigned it to *Lagostomus* cf. *L. maximus*. The specimen MCTFM-PV0736 is assigned to Dolichotinae due to the characteristic structure with of two chordiform lobules with only one external flexid poorly developed and placed opposite to the hypoflexid. These characteristics are similar to *Dolichotis* (Fig. 4); however due to the scarcity of the material, unfortunately there are no characters that allow assign the specimen to generic or specific level. New findings of more complete remains can help clarifying the taxonomic status of these taxa.

Today, *Lagostomus maximus* lives in plains of southern Bolivia, western Paraguay and central Argentina (Fig. 5 A) (see Jackson *et al.*, 1996) and the extant Dolichotinae are also represented in these regions, but their distribution reach higher latitudes than *Lagostomus* (Fig. 5 B).

The previous fossil records of *Lagostomus* for the Pleistocene were from Argentina and Uruguay (Fig. 5 A). According Cione *et al.* (1999), during the Quaternary *Lagostomus* sp. is recognized from Ensenadan onwards. In Argentina, this taxon has been mentioned for Punta Hermengo (late Pleistocene), Buenos Aires Province (Tonni & Fidalgo (1982), Bajo San Jose (middle Pleistocene), Buenos Aires Province (Deschamps, 2005), Dolores locality (late Pleistocene), Buenos Aires Province (Chimento, 2007), Córdoba Province (late Pleistocene) (Cruz *et al.*, 2009), and in Uruguay, it was referred for the El Caño locality and Libertad and Dolores Formations (Ubilla & Perea, 1999; Ubilla *et al.*, 2009). *L. maximus* is considered a fossil guide of Platan Age (Holocene) (Cione & Tonni, 1999). Nevertheless, *L. maximus* was mentioned for Paso Otero (late Pleistocene), Buenos Aires Province (Prado *et al.*, 1987), Punta Hermengo (late Pleistocene), Buenos Aires Province (Tonni & Fidalgo, 1982), Arroyo Seco 2 (late Pleistocene/Holocene), Buenos Aires Province (Gómez *et al.*, 1999), Cueva Tixi (late Pleistocene/Holocene) (Tonni *et al.*, 1988) and Córdoba Province (late Pleistocene) (Sarrat, 2009).

The Quaternary fossil record of Dolichotinae is exclusively of the genus *Dolichotis* and it is very scarce (Fig. 5 B). This taxon is recognized, at least, since the late Pliocene (Verzi & Quintana, 2005). In the Pleistocene, *Dolichotis* sp was referred for Arroyo Toropí, Corrientes Province, Argentina (Scillato-Yané *et al.*, 1998) and Sopas Formation (late Pleistocene), Uruguay (Ubilla *et al.*, 2004). *Dolichotis* cf. *D. patagonum* was mentioned for Jesús María, Córdoba Province (late Pleistocene), Argentina (Sarrat, 2009), Dolores Formation (late Pleistocene), Uruguay (Ubilla *et al.*, 2009). *D. sanicola* is referred for the late Pleistocene of Buenos Aires Province Aires (Tonni, 1981). A P4 of Dolichotinae indet. was

previously reported for the continental shelf of southern Brazil (Rodrigues & Ferigolo, 2004), but unfortunately these submarine deposits have no stratigraphic context, and the associated fossils encompass ages from Ensenadan to Lujanian (Lopes *et al.*, 2010).

Thus, *Lagostomus* cf. *L. maximus* here describe is the first record of a Chinchillidae in Brazil, and Dolichotinae confirms presence of the subfamily in the late Pleistocene of southern Brazil.

Lagostomus maximus usually lives in open areas, with grasslands or shrubs, often with little rain (Eisenberg & Redford, 1989). They are colonial diggers that live in colonial burrows systems, the “vizcacheras”, which are occupied by many generations (Villarreal *et al.*, 2001). The vizcachas can be found in the same environment that other mammals indicatives of dry environments, as the xenarthrans *Chaetophractus villosus* and *Zaedyus pichiy* (Villarreal *et al.*, 2001). Although predominantly associated with dry environments, *Lagostomus* seems be more plastic than *Chinchilla* and *Lagidium*, because it is found in diverse environments, from arid to subtropical, with rainfall ranging from > 1000 mm in the north of Argentina, and <300 mm in west central region of this country (Jackson *et al.*, 1996). The dolichotines are cursorial rodents and they have a distribution restricted to arid and semi-arid environments (Eisenberg & Redford, 1989; Campos *et al.*, 2001).

Diverse taxa indicative of open areas and environments drier than today have been reported for the late Pleistocene of southern Brazil, as camelids, the tayassuid *Catagonus* and the rodent *Microcavia* (Scherer *et al.*, 2007; Ubilla *et al.*, 2008, Gasparini *et al.*, 2007). On the other hand, other rodents, as *Myocastor* and *H. hydrochaeris*, suggest the presence of permanent water bodies. These discrepancies can be explained by the presence of mosaic environments (see Bombin, 1975; 1976). The palynological data available to the late Pleistocene of Rio Grande do Sul suggests a predominance of open areas and grasslands (see Bauermann *et al.*, 2009). Based on the ecology of the living taxa, the material here reported are consistent with this pattern. The presence of *Lagostomus* and Dolichotinae in of southern Brazil, together with *Microcavia* which has a similar distribution, is probably related to the latitudinal displacement of the environmental and climatic belt during the late Pleistocene, correlated glacial cycles.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the CNPq (Conselho Nacional de Pesquisa e Tecnologia) for financial support to L.K. and R.P.L. as fellowship of Programa de Pós-Graduação em Geociências (UFRGS); CNPq for financial support (Universal 474485/2008-0); FZBRS for the

infrastructure provided; D. Sanfelice (MCN/FZBRS), D. Verzi and I. Olivares (MLP) for the access to collections under their care.

REFERENCES

- Bauermann, S.G.; Behling, H. & Macedo, R.B. 2009. Biomas regionais e evolução da paisagem no Rio Grande do Sul com base em paleopalinologia. In: Ribeiro, A.M.; Bauermann, S.G. & Scherer, C.S., (eds). *Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos*. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Porto Alegre, p. 81-93.
- Bombin, M. 1975. Afinidade paleoecológica, cronológica e estratigráfica do componente de megamamíferos na biota do Quaternário terminal da Província de Buenos Aires (Argentina), Uruguai e Rio Grande do Sul (Brasil). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS*, **9**: 1-28.
- Bombin, M. 1976. Modelo paleoecológico evolutivo para o Neoquaternário da região da Campanha-Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil). A Formação Touro Passo, seu conteúdo fossilífero e a pedogênese pós-deposicional. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS*, **15**:1-90.
- Bondesio, P., Pascual, R. & Vucetich, M.G. 1975. Los Neoepiblemidae (Rodentia, Caviomorpha): su caracterización y sus relaciones filogenéticas con los Chinchillidae: In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 1975. Actas, Tucumán, p. 431-447.
- Buchmann, F.S.C.; Caron, F.; Lopes, R.P. Ugri, A. & Lima, L.L. 2009. Panorama geológico da planície costeira do Rio Grande do Sul. In: Ribeiro, A.M.; Bauermann, S.G.; Scherer, C.S. (eds) *Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos*. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, p. 35-56.
- Campos, C.M.; Tognelli, M.F. & Ojeda, R.A. 2001. *Dolichotis patagonum*. *Mammalian Species*, **652**: 1-5.
- Candela, A.M. 2005. Los roedores del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío, Formación Ituzaingó) de la provincia de Entre Ríos (Argentina). In: Aceñolaza, F.G. (Ed.) *Temas de la biodiversidad del Litoral fluvial argentino II*. INSUGEO, Miscelánea, **14**: 37-48.
- Cione, A.L. & Tonni, E.P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, **12**: 23-52.

- Cione, A.L.; Tonni, E.P.; Bond, M.; Carlini, A.; Pardiñas, U.F.J.; Scillato-Yané, G.; Verzi, D. & Vucetich, M.G. 1999. Occurrence charts of Pleistocene mammals in the Pampean area, eastern Argentina. *Quaternary of South America and Antarctica Peninsula*, **12**: 53-59.
- Chimento, N.R. 2007. Nueva localidad fosilífera del Pleistoceno Tardío en Centro-Este de la Provincia de Buenos Aires, Argentina: In: JORNADAS ARGENTINAS DE MASTOZOOLOGIA, 21, 2007. Libro de resúmenes, Tafí del Valle, p. 236.
- Cruz, L.E.; Fornicola, J.C.; Carignano, C. & Bargo, M.S. 2009. Nueva asociación faunística del Pleistoceno del este de la Provincia de Córdoba. *Ameghiniana*, Suplemento **46**(4): 17R.
- Deschamps, C.M. 2005. Late Cenozoic mammal bio-chronostratigraphy in southwestern Buenos Aires Province, Argentina. *Ameghiniana*, **42** (4): 733-750.
- Eisenberg, J.F. & Redford, K.H. 1989. *Mammals of the Neotropics – The Central Neotropics*. Chicago Press, 609 p.
- Flynn, J.J., Wyss, A.R., Croft, D.A. & Charrier, R. 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal "age". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **195**: 229-259.
- Gasparini, G.M.; Kerber, L.; Oliveira, E.V. 2009. *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo Formation (Late Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomic and palaeoenvironmental comments. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **254** (3): 261-273.
- Gómez, G.; Prado, J.L. & Albedi, M.T. 1999. Micromamíferos del Sitio Arroyo Seco 2 (Provincia de Buenos Aires, Argentina). Sus implicaciones tafonómicas y paleoambientales. *Estudios Geológicos*, **55**: 273-281.
- Huchon, D. & Douzery, E. 2001. From the Old World to the New World: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **20**: 238–251.
- Jackson, J.E.; Branch, L.C. & Vilarreal, D. 1996. *Lagostomus maximus*. *Mammalian Species*, **543**: 1-6.
- Kerber, L. & Oliveira, E.V. 2008. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. *GAEA – Journal of Geoscience*, **4**: 49-64.
- Kerber, L. & Ribeiro, A. M. Capybaras (Rodentia, Hystricognathi, Hydrochoeridae) from the late Pleistocene of southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, (in press).

- Kerber, L.; Ribeiro, A.M. & Oliveira, E.V. The first record of *Galea* Meyen, 1832 (Rodentia, Hystricognathi, Caviidae) in the late Pleistocene of southern Brazil and its paleobiogeographic implications, *Alcheringa (in press)*.
- Kraglievich, L. 1930. Diagnosis osteológico-dentaria de los géneros vivientes de la subfamilia "Caviinae". *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, **36**: 59-96.
- Llanos, A.C. & Crespo, J.A. 1952. Ecología de la vizcacha ("Lagostomus maximus maximus" Blaiv.) en el nordeste de la provincia de Entre Ríos. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, **6**(3-4): 289-378.
- Lopes, R.P.; Buchmann, F.S.C.; Caron, F. & Itusarry, M.E. 2001. Tafonomia dos fósseis de vertebrados (megafauna extinta) encontrados ao longo das barrancas do arroio Chuí e linha de costa, RS, Brasil. *Pesquisas em Geociências*, **28** (2): 67-73.
- Lopes, R.P.; Buchmann, F.S.C.; Caron, F.; Itusarry, M.E.G. 2005. Barrancas fossilíferas do arroio Chuí, RS - Importante megafauna pleistocênica no extremo sul do Brasil. In: Winge, M.; Schobbenhaus, C.; Berbert-Born- M.; Queiroz, E. T.; Campos, D. A.; Souza, C. R. G.; Fernandes, A. C. S. (Eds.) *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil (Volume 2)*. Available on the Internet at <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio119/sitio119.pdf>
- Lopes, R.P.; Kinoshita, A.; Figueiredo, A.M.G.; Baffa, O. & Buchmann, F.S.C. 2010. ESR dating of Pleistocene mammal teeth and its implications for the biostratigraphy and geologic evolution of the Rio Grande do Sul coastal plain, southern Brazil. *Quaternary International*, **212** (2): 213-222.
- Lopes, R.P. & Pereira, J.C. 2010. Fossils of Scelidotheriinae Ameghino, 1904 (Xenarthra, Pilosa) in the Pleistocene deposits of Rio Grande do Sul, Brazil. *Gaea – Journal of Geoscience*, **6**(1): 44-52.
- Marcon, G.T.G. 2008. Contribuição ao estudo dos Proboscidea (Mammalia, Gomphotheriidae) do Quaternário do estado Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista UnG – Geociências*, **7**(1): 93-109.
- Oliveira, E.V. 1992. *Mamíferos fósseis do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 118 p.
- Oliveira, E.V.; Prevosti, F.J. & Pereira, J.C. 2005. *Protocyon troglodytes* (Lund) (Mammalia, Carnivora) in the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul and their paleoecological significance. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8** (3): 215-220.
- Oliveira, E.V. & Pereira, J.C. 2009. Intertropical cingulates (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of southern Brazil: systematic and paleobiogeographical aspects. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **12** (3): 167-178.

- Paula Couto, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoologia*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 590 p.
- Pereira, J.C.; Kerber, L. & Lopes, R.P. 2009. Novas ocorrências de mamíferos nos depósitos fossilíferos do Arroio Chuí (Pleistoceno Tardio), Rio Grande do Sul. In: PALEO-RS, 2009. Resumos, São João do Polesini, p. 19-20.
- Pérez, M. E. 2010. A new rodent (Cavioidea, Hystricognathi) from the middle Miocene of Patagonia, mandibular homologies, and the origin of the crown group Cavioidea sensu stricto. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**(6):1848–1859.
- Prado, J.L., Menegaz, A.Z.; Tonni, E.P. & Salemme, M.C. 1987. Los mamíferos de la Fauna local Paso Otero (Pleistoceno Tardío), Provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos. *Ameghiniana*, **24**: 217-233.
- Quintana, C.A. 1996. Diversidad del roedor *Microcavia* (Caviomorpha, Caviidae) en América del Sur. *Mastozoología Neotropical*, **3**: 63-86.
- Quintana, C.A. 1997. El roedor *Dolicavia minuscula* (Caviomorpha, Caviidae) del Plioceno Superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Historia Animalium*. **3**: 55-71.
- Quintana, C.A. 1998. Relaciones filogenéticas de roedores Caviinae (Caviomorpha, Caviidae) de América del Sur. *Boletín Real de la Sociedad Española de Historia Natural, Sección de Biología*, **94**: 125-134.
- Sarrat, C.M. 2009. Nueva localidad fosilífera del Pleistoceno de la provincia de Córdoba, Argentina: implicancias bioestratigráficas. *Ameghiniana*, suplemento **46** (4): 37 R.
- Scillato-Yané, G.J.; Tonni, E.P.; Carlini, A.A. & Noriega, J.I. 1998. Nuevos hallazgos de mamíferos del Cuaternario en el arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos bioestratigráficos, paleoambientais y paleozoogeográficos. CONGRESO LATINOAMERICANO DE GEOLOGÍA, 10, Y CONGRESO NACIONAL DE GEOLOGÍA ECONÓMICA, 6, 1998. Actas, p. 263 – 268.
- Scherer, C.S.; Pitana, V.G. & Ribeiro, A.M. 2009. Proterotheriidae and Macrauchenidae (Liptoterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **12**(3): 231-246.
- Spotorno, A.E.; Valladares, J.P.; Marin, J.C.; Palma, E.R. & Zuleta, C. 2004. Molecular divergence and phylogenetic relationships of chinchillids (Rodentia: Chinchillidae). *Journal of Mammalogy*, **85**(3): 384–388.
- Rodrigues, P.H. & Ferigolo, J. 2004. Roedores pleistocénicos da Planície Costeira do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **7**(2): 231-238.

- Rowe, D.L. & Honeycutt, R.L. 2002. Phylogenetic relationships, ecological correlates, and molecular evolution within the Cavioidea (Mammalia, Rodentia). *Molecular Biology and Evolution* **19**, 263–277.
- Tonni, E.P. 1981. *Pediolagus salinicola* (Rodentia, Caviidae) en el Pleistoceno tardío de la Provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana*, **18**(3-4):123-126.
- Tonni, E.P. 2009. Los mamíferos del Cuaternario de la región pampeana de Buenos Aires, Argentina. In: Ribeiro, A.M.; Bauermann, S.G.; Scherer, C.S. (eds) *Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos*. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, p. 193-205.
- Tonni, E.P.; Bargo, M.S. & Prado, J.L. 1988. Los cambios ambientales em el Pleistoceno Tardio y Holoceno del sudeste de la Provincia de Buenos Aires através de uma secuencia de mamíferos. *Ameghiniana*, **25**(2): 99-110.
- Tonni, E.P. & Fidalgo, F. 1982. Geología y Paleontología de los sedimentos del Pleistoceno en el area de Punta Hermengo (Miramar, Prov. de Buenos Aires, Rep. Argentina): aspectos paleoclimáticos. *Ameghiniana*, **19**(1-2): 79-108.
- Ubilla, M.; Oliveira, E.V.; Rinderknecht, A. & Pereira, J.C. 2008. The hystricognath rodent *Microcavia* in the late Pleistocene of Brazil (Rio Grande do Sul, South America) (Mammalia: Caviidae): biogeographic and paleoenvironmental implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **247**, 15-21.
- Ubilla, M. & Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates from Uruguay: a biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, **12**: 75-90.
- Ubilla, M.; Perea, D.; Aguilar, C.G. & Lorenzo, N. 2004. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for bioestratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International*, **114**: 129-142.
- Ubilla, M.; Perea, D.; Rinderknecht, A. & Corona, A. 2009. Pleistocene mammals from Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and environmental connotations. In: Ribeiro, A.M.; Bauermann, S.G. & Scherer, C. S. (eds.) *Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos*. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, p. 217-230.
- Ubilla, M. & Rinderknecht, A. 2003. A Late Miocene Dolichotinae (Mammalia, Rodentia, Caviidae) from Uruguay, with comments about the relationships of some related fossil species. *Mastozoología Neotropical*, **10**(2): 293:302.

- Verzi, D.H. & Quintana, C.A. 2005. The caviomorph rodents from the San Andrés Formation, east-central Argentina, and global Late Pliocene climatic change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **219**: 303-320.
- Villarreal, D.; Branch, L.C.; Machicote, M. & Hierro, J.L. 2001. Riqueza de especies en un gradient de herbivoría de vizcachas (*Lagostomus maximus* Hollister). *Revista de la Facultad de Agronomía – UNLPam*, **12**(1): 41-54.
- Vucetich, M.G. & Deschamps, C.M., In press. Palaeontology, evolution and systematics of capybaras. In: Moreira, J.R., Barros Ferraz, K.M.P.M. de, Herrera, E.A., Macdonald, D.W. (Eds.), *Capivaras: biología, produção e conservação*. Springer.
- Vucetich, M.G., & Verzi, D.H. 1995. Los Roedores Caviomorpha. In: M. T. Alberdi, G. Leone, & E.P. Tonni (eds.). *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana durante los últimos Cinco Millones de años*. Monografías del Museo de Ciencias Naturales de Madrid, **12**. 211–225
- Vucetich, M.G. & Verzi, D.H. 1999. Changes in Diversity and Distribution of the Caviomorph Rodents during the Late Cenozoic in South America. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, **12**: 207-223.
- Vucetich, M.G., Verzi, D.H. & Hartenberger, J.L. 1999. Review and analysis of the radiation of the South American Hystricognathi (Mammalia, Rodentia). *Comptes Rendus de la Académie Des Sciences de Paris, Sciences De La Terre et Des Planètes*, **329**: 763-769.
- Vucetich, M.G., Vieytes, E.C., Pérez, M.E. & Carlini, A.A., 2010. The rodents from La Cantera and the early evolution of caviomorphs in South America. In: Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G., Kay, R.F. (Eds.). *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, p. 189-201.
- Wood, A.E. 1955. A revised classification of the Rodents. *Journal of Mammalogy*, **36**(2): 165-187.
- Woods, C.A. & Howland, E.B. 1979. Adaptive radiation of capromyid rodents: anatomy of the masticatory apparatus. *Journal of Mammalogy*, **60**:95-116.

Appendix 1 – Comparative specimens

Caviidae: *Dolichotis patagonum* MLP 371, MLP 8-XI-9-5, MLP 488, MLP 247, MLP 371 (Juvenile), MLP 5-II-49-2 (Juvenile), MLP 1418; *D. salinicola*: MLP 672 – 673; *Kerodon rupestris*: MDJ/Mr 002; *Microcavia australis*: MLP 683 (1-10), MLP 684 (1-23). *Galea musteloides*: MLP 738 (2, 4, 6, 7). Chinchillidae: *Chinchilla laniger*: MCN 2805, MLP 1767; *Lagostomus maximus*: MCPU-M 013, MLP 2-VI-60-7, MLP 1657, MLP 1656, MLP 5-II-49-4, MLP 359, MLP 1773, MLP 1617, MLP 1659, MLP 26-V-99-5, MLP 1728, MLP 1639, MLP 1599, MLP 30-V-97-1, MLP 1636, MLP 30-XII-02-3, MLP 1781, MLP 1601, MLP 05-IX-97-01, MLP 19-V-98-1, MLP 1654, MLP 19-IX-47-3, MLP 1729, MLP 1649, MLP 19-V-98-3, MLP 19-V-98-2, MLP 1637, MLP 1598, MLP 19-IX-47-4, MLP 1650, MLP 25-X-95-2, MLP 1602, MLP 1774, MLP 1642, MLP 26-V-99-6, MLP 1597, MLP 693; *Lagidium viscacia*: MLP-M 1429, MLP 1432, MLP 20-V-96-1; *Lagidium* sp.: MLP 22-IV-47-4; MLP 377, MLP 343.

TABLES

Table 1. Measurements (in mm) of the specimen MCTFM-PV 769 and comparative specimens (young and adults) of *L. maximus*. Due to the sexual dimorphism in *L. maximus* (see Llamos & Crespo, 1957), in this table we separated the males (n=7) from females (n=10), and performed a statistic analysis with males, females and the specimens without determined sex (n=22) to estimate variation within the species. Measurements: **1.** Diastema length; **2.** Height of the dentary body at the level of p4; **3.** p4-m3 series length; **4.** Mesiodistal length (MDL) of p4; **5.** Linguolabial width (LLW) of p4; **6.** MDL of m1; **7.** LLW of m1; **8.** MDL of m2 **9.** LLW of m2; **10.** MDL of m3; **11.** LLW of m3; **12.** Width of the incisor. Abbreviations: **M**, Measurements, (**m**) males, (**f**) females and (*) males, females and specimens without sex determined.

M	MCTFM 769			<i>L. maximus</i> (m)			<i>L. maximus</i> (f)			<i>L. maximus</i> *			
	n	Mean	Min/Max	SD	n	Mean	Min/Max	SD	n	Mean	Min/Max	SD	
1	19.97	7	24.22	18.96/29.84	4.14	9	20.15	17.87/23.15	1.80	35	22.61	17.65/29.84	3.90
2	16.16	7	19.93	16.17/23.38	2.88	9	16.46	14.22/18.81	1.51	37	18.41	13.67/25.05	3.23
3	23.82	7	25.65	20.7/30.33	3.57	9	23.49	19.84/25.82	2.0	37	24.62	19.34/30.45	3.23
4	4.36	7	4.46	3.4/6.0	0.93	9	4.29	3.33/5.16	0.61	36	4.49	3.33/6.01	0.70
5	8.11	7	7.87	6.56/9.74	1.03	9	6.98	5.6/8.39	0.94	36	7.50	5.33/11.11	1.28
6	4.51	7	4.92	3.92/5.67	0.70	9	4.64	3.98/5.73	0.53	36	4.83	3.17/6.1	4.83
7	8.23	7	8.12	4.36/10.08	1.90	9	7.58	5.78/9.01	0.94	36	8.08	4.36/10.88	1.42
8	4.78	7	4.88	3.83/5.96	0.72	9	4.93	4.16/7.68	1.09	36	4.94	3.72/7.68	0.84
9	7.47	7	8.62	6.32/9.96	1.29	9	7.59	6.74/8.35	0.59	36	8.23	5.91/10.85	1.34
10	4.31	7	5.31	4.04/9.8	2.02	9	4.64	4.0/5.37	0.44	36	4.99	3.78/9.8	1.11
11	8.01	7	8.64	6.44/10.29	1.42	9	7.62	5.54/8.49	1.16	36	8.29	5.54/13.5	1.65
12	4.61	6	5.03	3.59/6.33	1.08	9	4.27	3.31/4.79	0.53	32	4.57	3.23/6.33	0.93

Table 2 – Measurements (in mm) of *D. patagonum* and *D. salinicola*. MD = mesiodistal length; LL = linguolabial width. .

	m1		m2		M1		M2	
	MD	LL	MD	LL	MD	LL	MD	LL
<i>D. salinicola</i>								
MLP 673	4.10	3.61	4.41	3.60	3.44	3.75	3.51	3.58
MLP 672	4.76	3.99	4.56	3.57	4.00	3.91	3.75	3.92
<i>D. patagonum</i>								
MLP 371	----	----	----	----	4.94	4.84	5.52	4.84
MLP 8-XI-95-5	5.19	4.60	5.49	4.64	4.72	4.58	4.88	4.41
MLP 488	6.25	5.56	6.50	5.50	5.78	5.55	5.42	5.02
MLP 247	----	----	----	----	6.35	5.68	5.95	5.82
MLP 371	4.29	3.26	3.95	3.27	3.80	3.29	3.42	3.09
MLP 5-II-49-2	3.50	2.84	3.69	2.69	2.94	2.85	2.77	4.80
MLP 1418	5.63	5.97	5.54	4.84	4.95	4.82	4.61	4.68

FIGURES AND CAPTIONS

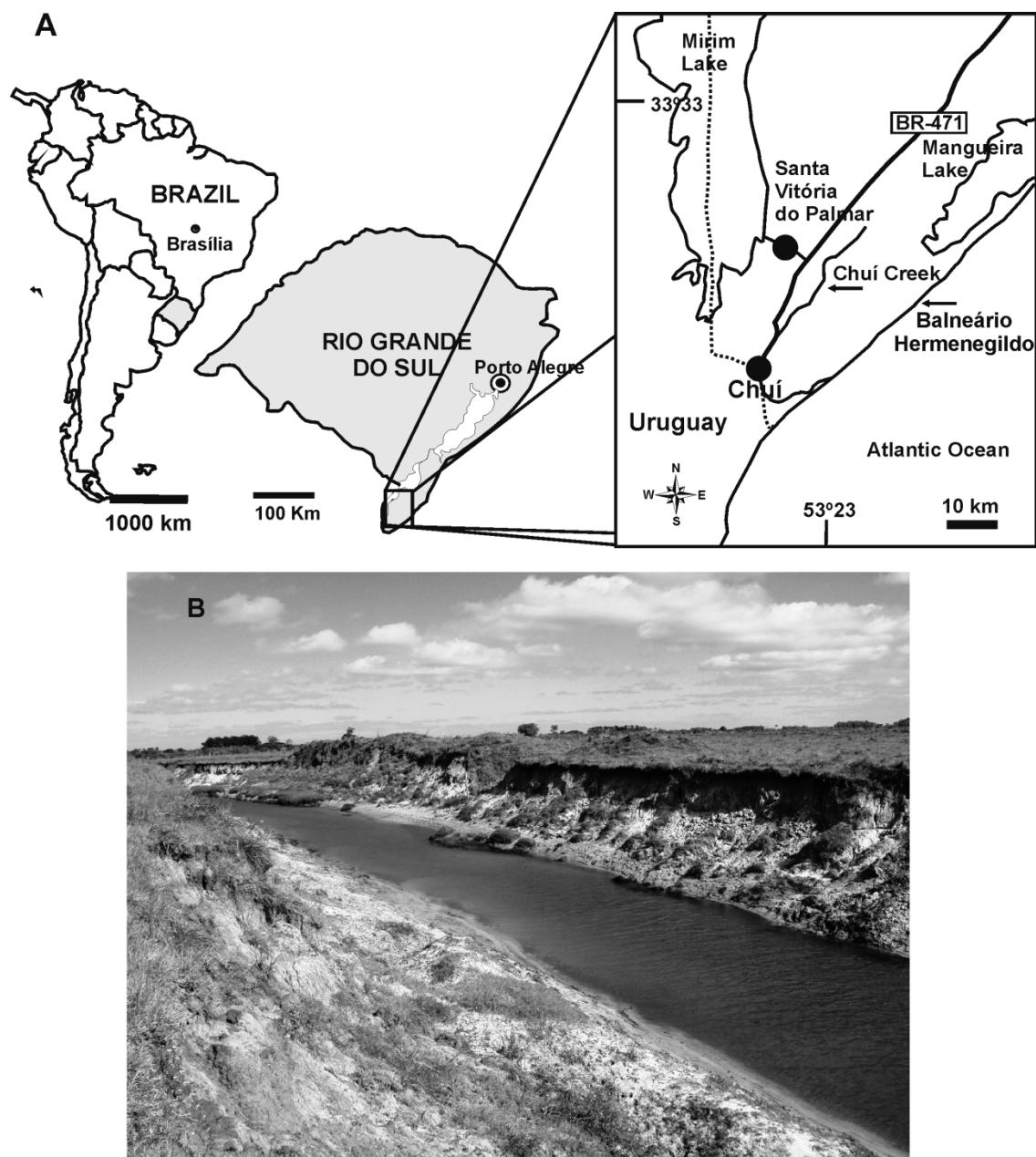


Figure 1. **A.** Geographical location of Chuí Creek and **B.** Panoramic view of Chuí Creek.

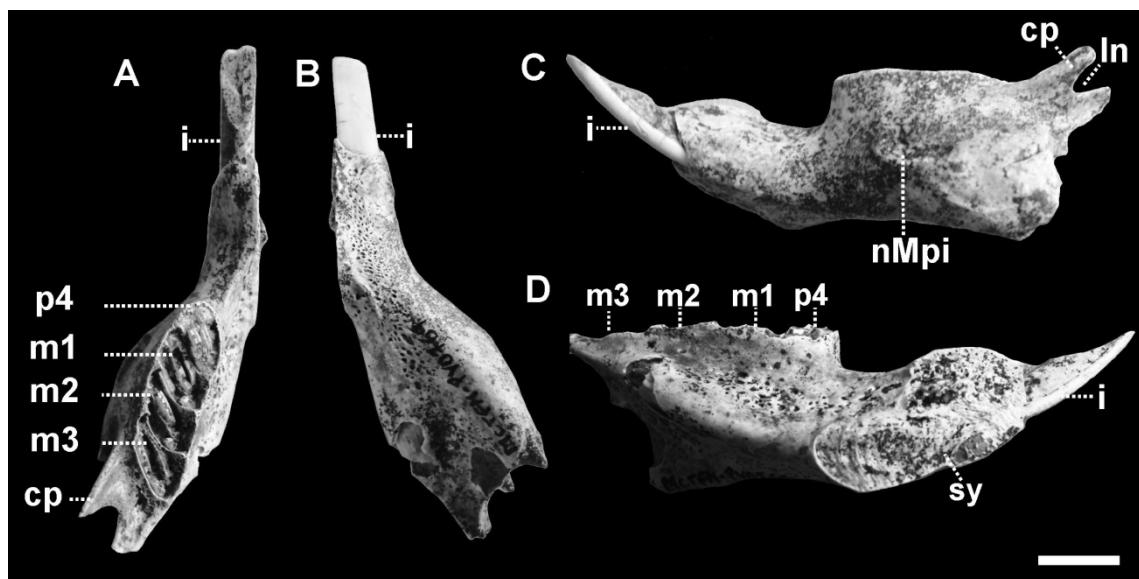


Figure 2. *Lagostomus* cf. *L. maximus* from Chuí Creek, in oclusal (A), ventral (B), lateral (C) and medial (D) views. Abbreviations: cp, coronoid process; In, lunar notch; nMpi, notch for insertion of the tendon of the masseter medialis pars infraorbitalis muscle; i, incisor; p4, fourth premolar; m1, first molar; m2, second molar alveolus; m3, third molar; sy, symphysis. Scale bar = 10 mm.



Figure 3. Molariform of Dolichotinae MCTFM-PV0736 from Chuí Creek, in oclusal (upper) and lateral (lower) views. Scale Bar = 5 mm.

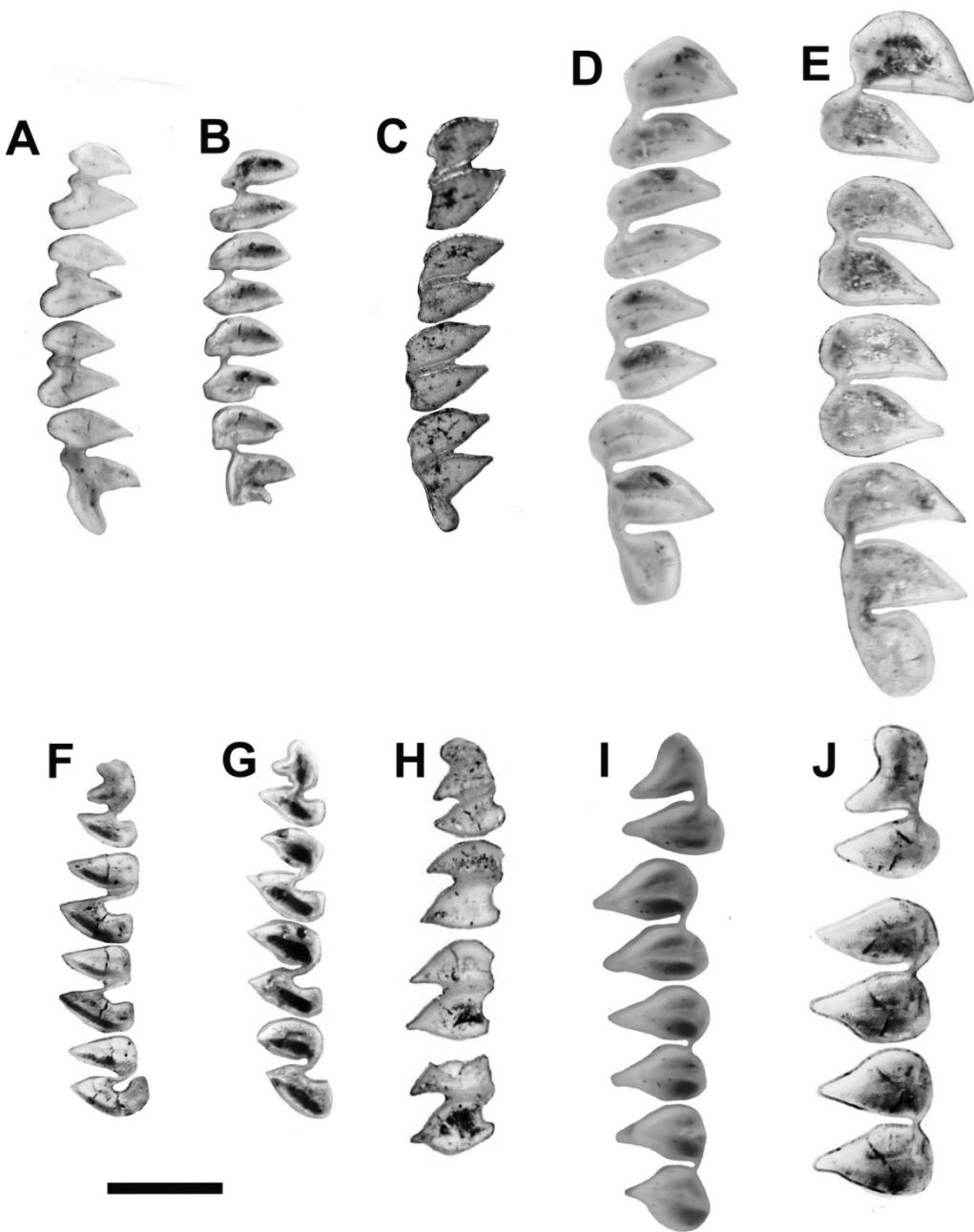


Figure 4. Upper (A – E) and lower (F – J) dental series of Caviidae used for comparison with MCTFM-PV0736. *Galea musteloides* MLP 738 (4) (A, E); *Microcavia australis* MLP 683 (2) (B, D); *Kerodon rupestris* MDJ/Mr 002 (C, H); *Dolichotis salinicola* MLP 673 (D, I) and *Dolichotis patagonum* MLP 8-XI-95.5 (E, J). Scale bar = 5 mm.

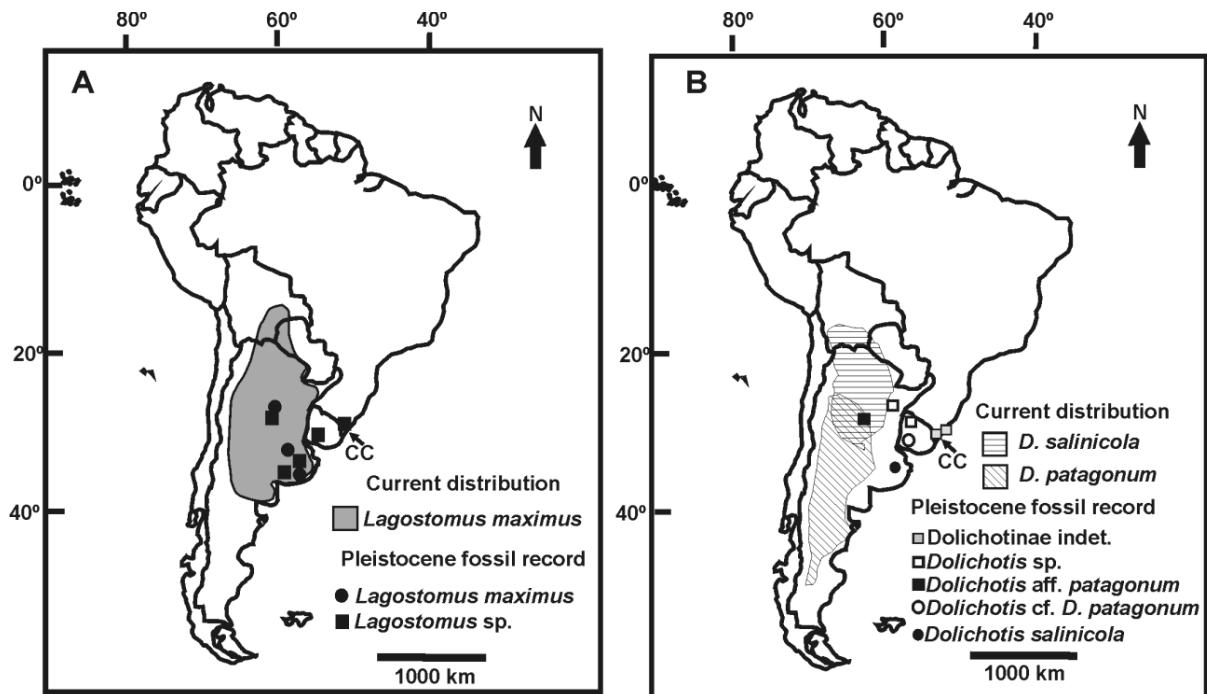


Figure 5. A. Current distribution of *Lagostomus* (Eisenberg & Redford, 1989) and its Pleistocene fossil records. Fossil record based on: Prado *et al.* (1987); Tonni *et al.* (1988), Tonni & Fidalgo (1982); Gómez *et al.* (1999); Deschamps (2005); Sarrat (2009); Ubilla & Perea, 1999; Ubilla *et al.*, 2009. B. Distribution of extant Dolichotinae (Eisenberg & Redford, 1989) and their Pleistocene fossil record. Fossil record based on: Tonni (1981); Scillato-Yané *et al.* (1998); Rodrigues & Ferigolo, (2004); Ubilla *et al.* (2004); Sarrat (2009); Ubilla *et al.* (2009). CC – Chuí Creek.

Material não incluído nos artigos científicos²⁸ - Novos espécimes de roedores Hydrochoeridae e Myocastorinae (Hystricognathi, Caviomorpha) do Pleistoceno do RS.

Neste tópico são apresentados novos materiais de roedores Hydrochoeridae provenientes da plataforma continental²⁹ e de Myocastorinae provenientes de depósitos da plataforma continental e do Arroio Touro Passo. Estes últimos materiais foram descritos preliminarmente e comparados a uma amostra de 28 espécimes de *Myocastor coypus*, entretanto, estes materiais ainda necessitam de mais comparações com táxons fósseis.

SISTEMÁTICA PALEONTOLOGÍCA

RODENTIA Bowdich 1821
 HYSTRICOGNATHI Tullberg, 1899
 CAVIOMORPHA Patterson & Wood (*in* Wood, 1955)
 CAVIOIDEA Kraglievich, 1930
 Família HYDROCHOERIDAE (Gray, 1825) Gill, 1872
 Gênero *Hydrochoerus* Brisson, 1762
Hydrochoerus cf. *H. hydrochaeris* (Linnaeus, 1766)

(Figura 1)

Material referido: MCTFM – PV 0756, M1 ou M2 direito; MCN – PV 9723 m1 ou m2 esquerdo.

Procedência geográfica e estratigráfica: Balneário Hermenegildo, Pleistoceno (Santa Vitória do Palmar).

Descrição: O espécime MCTFM- PV 0756 é um M1 ou M2 direito (Fig. 1 A). A diferenciação entre estes dentes é pouca ou nula. O dente é formado por dois prismas (Pr. I e II) em forma de Y com flexos (HPE e HSE) bem desenvolvidos. O espécime MCN – PV 9723 (m1 ou m2 esquerdo) (Fig. 1 B) está bastante desgastado em virtude das alterações tafonômicas, sendo que as extremidades linguais e labiais

²⁸ Este tópico não é considerado um manuscrito, pois o estudo ainda está em fase inicial.

Entretanto, são referidos aqui, pois fazem parte da discussão da presente dissertação.

²⁹ Estes materiais não foram incluídos no artigo II em virtude de terem sido coletados posteriormente ao aceite do manuscrito pelo periódico referido.

dos prismas estão faltando. O espécime apresenta o pr. I em forma de Y com um fléxido lingual bem desenvolvido (hs). A região distal de pr. II (pr. IIb' e IIb'') apresenta forma de Y com um fléxido labial (hse).

Discussão e conclusão: Ambos os espécimes não se diferenciam dos espécimes de *H. hydrochaeris* utilizados para comparação. Como referido no Artigo II, os molariformes (excetuando-se M3) de *Neochoerus* e *Hydrochoerus* são extremamente semelhantes, sendo que a diferença mais significativa está no maior tamanho de *Neochoerus*. Com base nestes critérios, os espécimes são seguramente identificados em nível genérico, porém em virtude do estado dos espécimes estes são identificados como *Hydrochoerus* cf. *H. hydrochaeris*. Estes espécimes representam os primeiros registros do táxon na plataforma continental do RS.

Medidas (em milímetros): MCTFM – PV 0756: Comprimento mesiodistal (CMD) – 13.83, Largura Linguolabial (LLL) – 8.90; MCN – PV 9723: CMD – 21.53, LLL – 9.17.

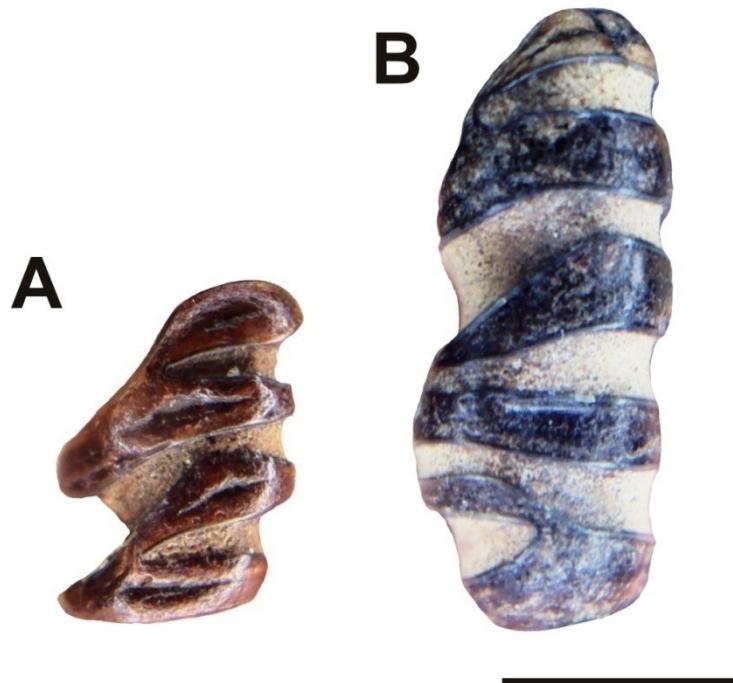


Figura 1. *Hydrochoerus* cf. *H. hydrochaeris* da plataforma continental do RS. **A.** M1 ou M2 (MCTFM – PV 0756); **B.** m1 ou m2 (MCN – PV 9723).

OCTODONTOIDEA Simpson, 1945
 Família ECHIMYIDAE Gray, 1825
 Subfamília Myocastorinae Ameghino, 1904
 Gênero *Myocastor* Kerr, 1792
Myocastor aff. *M. coypus*
 (Figuras 2, 3)

Material: MCN-PV 9712, crânio bastante fragmentado, com ambas as séries DP4-M3 preservadas.

Procedência geográfica e estratigráfica: MCN-PV 9712, Arroio Touro Passo, Localidade *Myocastor*, Pleistoceno final (Uruguaiana).

Descrição comparada:

Crânio (Fig. 2): O crânio está fragmentado e alterado pelos processos tafonômicos. O alvéolo do incisivo forma uma proeminência na superfície lateral da região rostral, que se estende sobre a pré-maxila e termina na maxila sobre a raiz ventral do processo zigomático da maxila. Em ambas as laterais do crânio, a raiz zigomática ventral apresenta apenas uma pequena porção preservada, sendo esta bastante robusta. O processo zigomático do esquamosal está preservado em ambas as laterais do crânio, todavia, na lateral direita está deformado. O diastema tem tamanho equivalente ao comprimento da série DP4-M3. A fosseta para inserção do músculo bucinador, observada na região mais posterior do diastema, é tênue como em *M. coypus*, e não profunda como em *M. columnaris* (DESCHAMPS *et al.*, 2000). A região palatal é plana e tem formato subtriangular devido à divergência das séries dentárias em sentido posterior. A região mais anterior da fossa mesopterigoide não está visível na região palatal que está preservada. Todavia, difere de *M. columnaris* onde esta é aprofundada até a face mesial do M3 (DESCHAMPS *et al.*, 2000). A região dorsal do crânio encontra-se bastante alterada, o que impossibilita a descrição.

Dentição (Fig. 3): os molariformes são protohipsodontes, tetralofodontes de hipsodontia unilateral. A face labial dos incisivos ainda possui coloração laranja como nos espécimes viventes. Esta face é convexa liguoabialmente. Os incisivos prolongam-se em sentido posterior até o nível do DP4. O incisivo é curvado como em *M. coypus*, diferente de *M. perditus* onde a curvatura é menos acentuada (FRAILEY *et al.*, 1980). No DP4 a face mesial do anterolofo é arredondada. O hipoflexo atinge a metade do dente e é posicionado contrariamente ao protolofo, entre o paraflexo e o mesoflexo. O paraflexo e o mesoflexo apresentam a mesma profundidade, atingindo a metade da superfície oclusal. O metaflexo está fechado, em forma de fosseta. No M1 a face mesial do anterolofo é menos arredondada do que em DP4. O paraflexo e o mesoflexo apresentam a mesma profundidade, atingindo a metade do dente. O metaflexo está fechado, em forma de fosseta. Não há vestígios de uma posterofosseta como em *Myocastor columnaris* (RUSCONI, 1929). Em M2 a morfologia é muito semelhante ao M1, exceto pelo metaflexo está

aberto lingualmente. No M3 o protocone e o hipocone são reduzidos em comparação com os outros dentes. O posterolofo apresenta pouco desgaste.

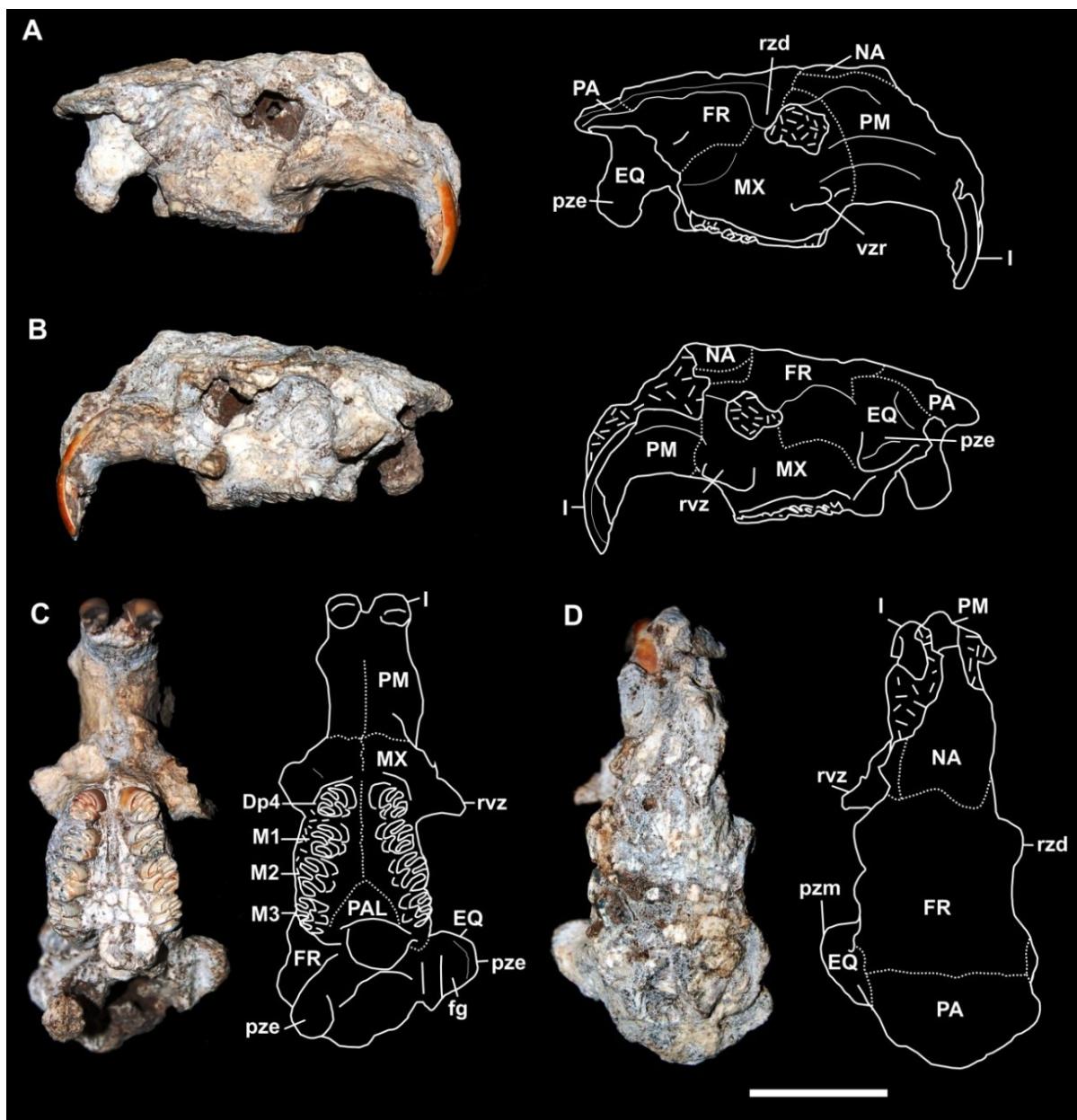


Figura 2. Crânio de *Myocastor* aff. *M. coypus* (MCN-PV 9712) do Arroio Touro Passo, em vista lateral direita (**A**), lateral esquerda (**B**), ventral (**C**) e dorsal (**D**). Abreviaturas: **Crânio** - EQ, esquamosal; fg, fossa glenóide; FR, frontal; LA, lacrimal; MAX, maxila; NA, nasais; PA, parietal; PAL, palatino; PM, pré-maxila; pzm, processo zigomático da maxila; rvz, raiz zigomática ventral; rzd, raiz zigomática ventral. **Dentição** - DP4, quarto pré-molar superior decíduo; M1, primeiro molar superior; M2, segundo molar superior; M3, terceiro molar superior. Obs.: as linhas tracejadas indicam a provável localização das suturas.

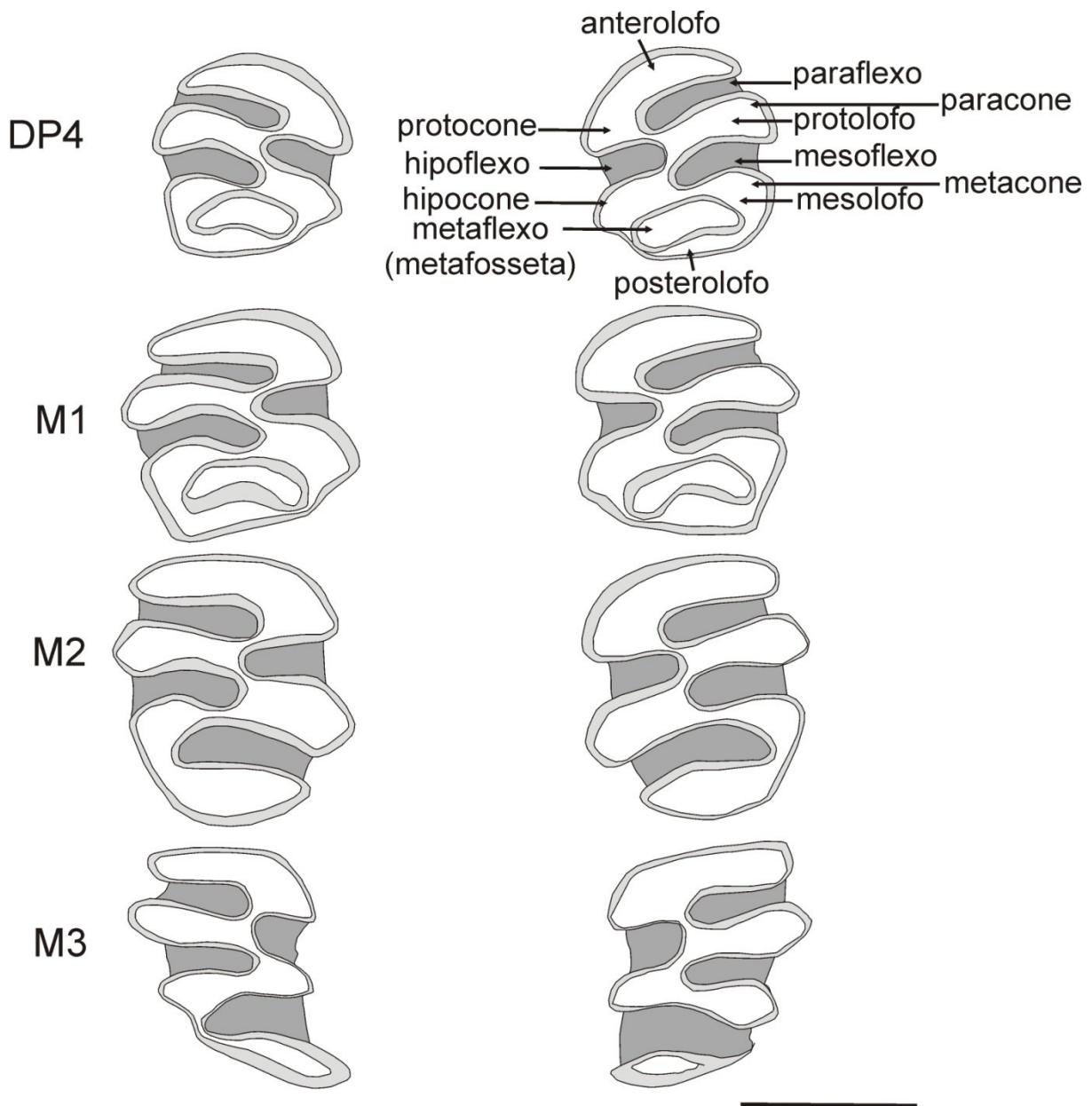


Figura 3. Superfície oclusal das séries dentárias superiores de *Myocastor* aff. *M. coypus* MCN-PV 9712 e nomenclatura dentária. Escala: 5 mm.

Myocastor sp.

(Figura 4 A; 5)

Material referido: MCN-PV 9721, região palatal com P4, M1 e M2

Procedência geográfica: Balneário Hermenegildo, Pleistoceno (Santa Vitória do Palmar).

Descrição: região palatal com P4, M1 e M2. A sutura maxilopalatina estende-se anteriormente até a região do hipoflexo do M1 (Fig. 4 A). Na região posterior da lámina horizontal do palatino, a fossa mesopteroigoide estende-se anteriormente até hipoflexo de M2. Comparando estas características com indivíduos de diferentes

estágios ontogenéticos de *M. coypus* (Fig. 5), se observa que em indivíduos mais juvenis (MCN-M 3038), com apenas o P4 e M1 erupcionados, a região mais anterior da sutura maxilopalatina está ao nível do anterolofo do M1 e a região mais anterior da fossa mesopteroigoide está em um nível posterior ao M1. Em um indivíduo (MCN-M 3215) com o M2 erupcionando, e ainda se desgaste, se observa que a sutura está ao nível do hipoflexo do M1 e a fossa mesopteroigoide ao nível da região distal de M2. No espécime MCN-M 2958 ainda não há o M3, porém, o M2 já se apresenta totalmente funcional, exibindo desgaste, se observa que a sutura está ao nível do anterolofo de M1 e a fossa mesopteroigoide em um nível posterior ao M2. No espécime MCN-PV.DM 0005, onde o M3 já é erupcionado e todos os dentes são funcionais, a sutura está em um nível entre o posterolofo do M2 e anterolofo de M3. A configuração destas estruturas no espécime fóssil é semelhante ao espécime MCN-M 3215, porém, o fóssil é maior e aparenta ter dentes já funcionais.

Na lateral da maxila, na região do P4 não há sinais da presença da raiz zigomática ventral. Em *M. coypus* a região mais posterior desta estrutura está ao nível da região distal do P4 em adultos e na região da metade deste em juvenis. As séries dentárias são menos divergentes do que em *M. coypus*. A dentição é de hipsodontia unilateral e está bastante desgastada em virtude dos processos tafonômicos. O hipoflexo dos molariformes é aprofundado até a metade do dente e sua região mais profunda tem forma arredondada e está posicionada entre a parafosseta e a metafosseta. O hipoflexo de P4 é levemente obliquo e em M1 e M2 é transverso. Em P4 o anterolofo e o posterolofo estão faltando. Os fléxidos labiais estão fechados em forma de fossetas. Em M1 a já estão formadas a parafosseta e a posterofosseta, porém, ainda está presente o meaflexo. Em M2 o paraflexo e o metaflexo estão abertos. A região distal destes dentes está bastante fragmentada, não permitindo uma descrição detalhada.

Myocastor cf. M. coypus

(Figuras 4 B – G)

Material referido: MCN-PV 9719, fragmento de dentário esquerdo com m2 e m3; MCN-PV 9720, fragmento de dentário esquerdo com m1, m2 e m3, MCN-PV 9722, fragmento de dentário direito com m2; MCN-PV 10070, m2 direito.

Procedência geográfica e estratigráfica: MCN-PV 10070, Afloramento no Rio Ibicuí, Sanga da Cruz, Alegrete, Pleistoceno final (Alegrete); MCN-PV 9719, MCN-

PV 9720, MCN-PV 9721, MCN-PV 9722, Balneário Hermenegildo, Pleistoceno (Santa Vitória do Palmar).

Dentário: os três espécimes estão bastante fragmentados (Fig. 4 B, C, D, F). Em MCN-PV 9722 se observa que a região mais anterior da crista massetérica está ao nível do p4, como em *M. coypus*.

Série dentária inferior: Em m1 de MCN-PV 9720 (Fig. 4 B) a região anterior está faltando. O mesofléxido e o posterofléxido estão fechados. O hipoflexo aprofunda-se até a metade do dente e sua região mais profunda é arredondada está entre a mesofossétida e a posterofossétida. Em m2 de MCN-PV 9720 e MCN-PV 9722 (Fig. 4 B, C), os fléxidos linguais estão fechados e o hipofléxido apresenta as mesmas características de m1. No m2 de MCN-PV 9719 (Fig. 4 D) a região labial está fraturada. No m3 deste espécime, o anterofléxido projeta-se mesialmente, sendo que sua região mais profunda esta localizada na região mesial do anterolófo. O fundo do hipofléxido e o fundo do posterofléxido estão conectados devido à ausência do contorno de esmalte do fundo dos fléxidos nesta região. No m3 de MCN-PV 9720 todos os fléxidos linguais estão fechados e a região mais profunda do hipofléxido está entre o mesofléxido e o posterofléxido (Fig. 4 B). No m2 MCN-PV 10070 (Fig. 4 G) as faces mesial e distal são arredondadas diferenciando-se de *Paramyocastor* onde estas são mais retilíneas (VERZI *et al.*, 2002). O espécime provavelmente apresenta os fléxidos linguais fechados, em forma de fossétidas, todavia, estas apresentam as extremidades linguais abertas pela fragmentação. Os fléxidos linguais estão orientados de maneira obliqua, com fundo mais mesial, sendo que a mesofossétida atinge a metade da superfície oclusal, enquanto o parafossétida e a metafossétida apresentam a mesma profundidade, ultrapassando a linha medial. O hipofléxido é transverso e com o fundo arredondado como referido por VERZI *et al.* (2002) para *Myocastor coypus*, diferenciando-se de *Paramyocastor* onde o hipofléxido é mais obliqua e seu fundo mais estreito. O posterolófido é menos alongado posteriormente do que o m3 de espécimes utilizados para comparação.

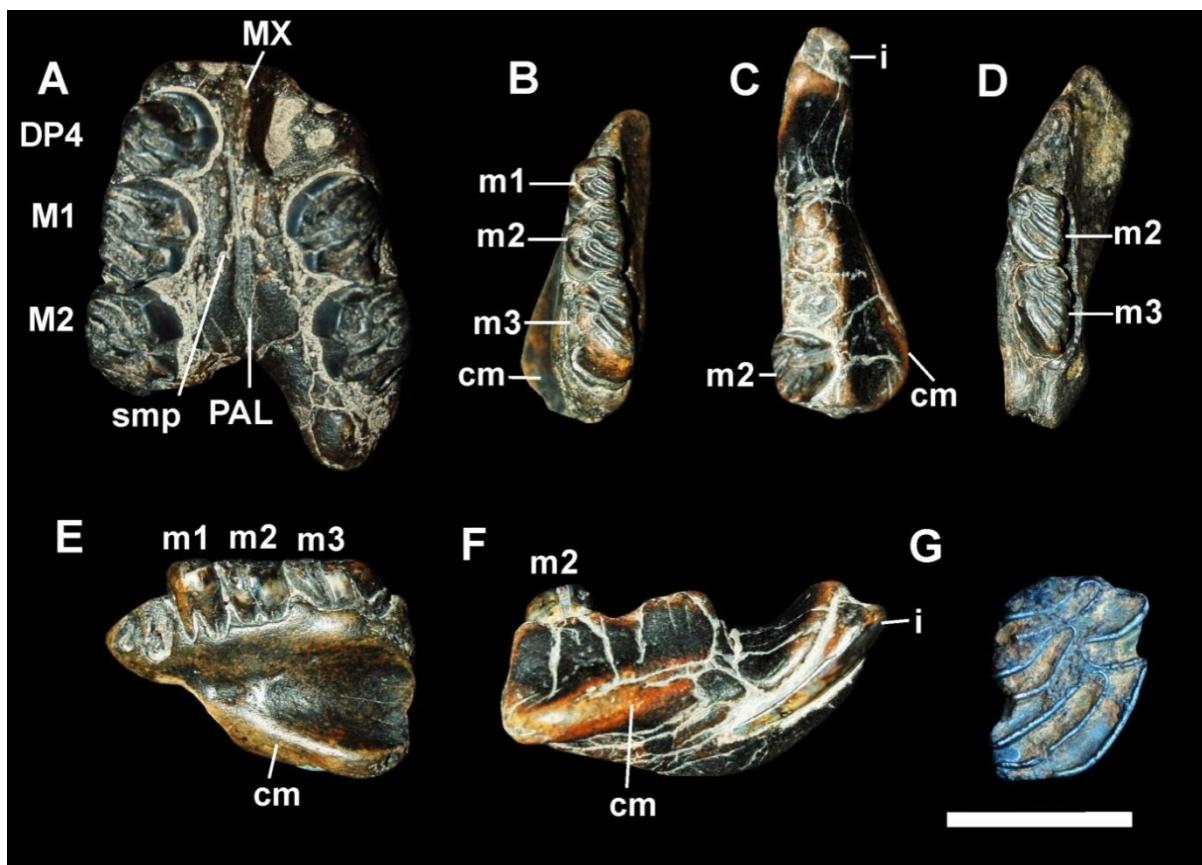


Figura 4. *Myocastor* da plataforma continental (A-F) e da Sanga da Cruz (G)-*Myocastor* sp. (A) e *Myocastor* cf. *M. coypus* (B-G). A. região palatal em vista ventral (MCN-PV 9721), B. Dentário esquerdo (MCN-PV 9720) em vista oclusal; C. Dentário direito (MCN-PV 9722) em vista oclusal; D. Dentário esquerdo (MCN-PV 9719) em vista oclusal; E. Dentário esquerdo (MCN-PV 9720) em vista lateral e F. Dentário direito (MCN-PV 9722) em vista lateral; G. m2 (MCN-PV 10.070) em vista oclusal. **Abreviaturas:** PAL, Palatino, MX, Maxila, smp, sutura maxilopalatina; DP4, quarto pré-molar superior decíduo; M1, primeiro molar superior; M2, segundo molar superior; m1, primeiro molar inferior; m2, segundo molar inferior, m3, terceiro molar inferior; cm, crista massetérica. Legenda: A – 15 mm, B-F – 20 mm, G – 10 mm.

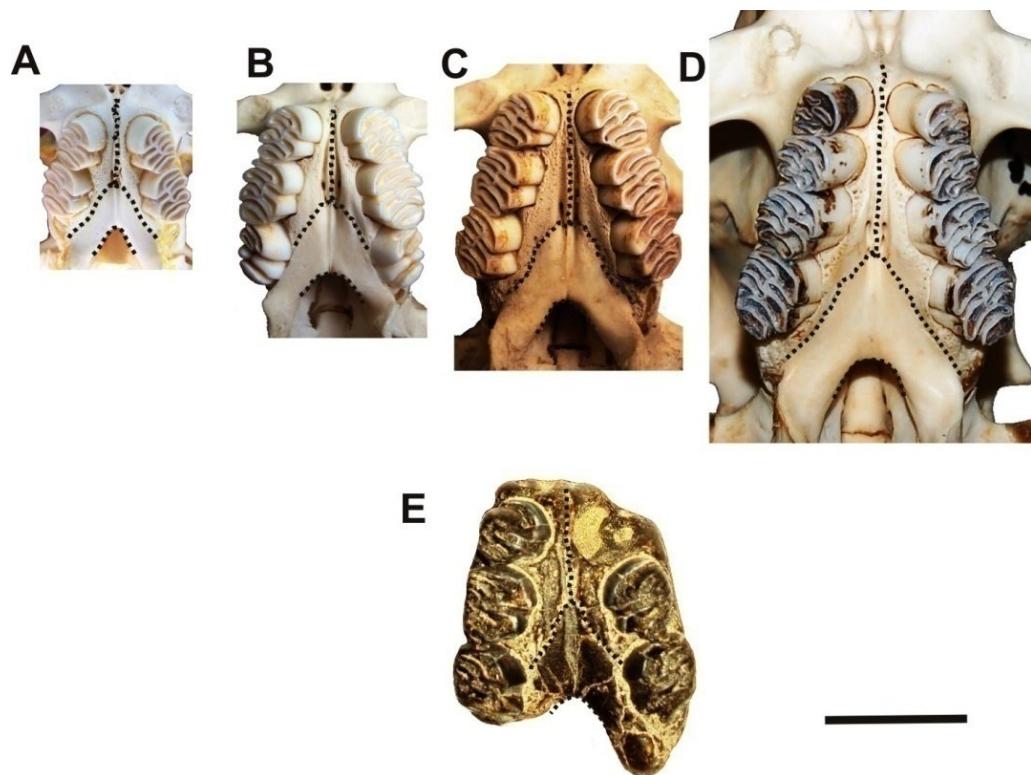


Figura 5. Comparação entre indivíduos de diferentes estágios ontogenéticos de *M. coypus* (A-D) e o espécime fóssil MCN-PV 9721 (E). A. MCN-M 3038, B. MCN-M 3215, C. MCN-M 2958, D. MCN-PV.DM 0005. Escala: 20 mm.

Discussão e conclusões: O espécime MCN-PV 9712 já apresenta o M3 erupcionado, entretanto, exibindo pouco desgaste, sendo neste caso interpretado como um adulto jovem. Este espécime é semelhante a *M. coypus*, entretanto apresenta algumas diferenças, como: raiz zigomática ventral do processo mais robusta do que todos os espécimes comparativos, inclusive os mais velhos (11.55 mm em comparação com o maior espécime comparativo 10.76 mm) e a maior largura da região palatal entre os M3 (13.91 mm em comparação com o maior espécime comparativo 12.27 mm) (Tabela 1). O espécime MCN-PV 9721 difere de *M. coypus* por possuir a sutura maxilopalatina e a fossa mesopterigoide anteriormente deslocados em relação a este último. Estes espécimes apresentam algumas características distintas do táxon vivente, todavia, até o momento não é possível afirmar se estas características são variáveis dentro de *M. coypus*, se pertencem a uma espécie extinta conhecida, ou se correspondem a táxons ainda não descritos, sendo que mais estudos comparativos ainda são necessários a fim de testar estas hipóteses. Os espécimes MCN-PV 9719, MCN-PV 9720 e MCN-PV 9722 não diferem em forma e tamanho de *M. coypus* (Tabela 2), porém apresentam-se bastante fragmentados para realizar uma identificação específica segura.

Tabela 1. Medidas (em mm) do material craniano (MCN-PV 9712 e MCN-PV 9721) de *Myocastor* sp. (em negrito) e dos espécimes recentes utilizados para comparação. **Faixa etária³⁰:** A – Adulto; S - Sub-adulto; J – Juvenil. **Medidas:** **1.** Comprimento do diastema; **2.** Largura da região palatal entre os pré-molares; **3.** Largura do palato entre os M3; **4.** Distância entre raiz ventral do processo zigomático da maxila e processo zigomático do esquamosal; **5.** Largura da raiz ventral do processo zigomático da maxila; **6.** Distância da cavidade glenoide até o teto craniano; **7.** Comprimento da série PD4-M3; **8.** Largura do incisivo; **9.** Comprimento mesiodistal do DP4; **10.** Largura linguolabial do DP4; **11.** Comprimento mesiodistal do M1; **12.** Largura linguolabial do M1; **13.** Comprimento mesiodistal do M2; **14.** Largura linguolabial do M2; **15.** Comprimento mesiodistal do M3; **16.** Largura linguolabial do M3. Abreviaturas: n – número de indivíduos, DP – Desvio Padrão, Min – mínimo, Max – máximo.

	1	2	3	4	5	6	7	8
MCN-PV 9712	28.43	2.15	13.91	24.22	11.55	22.53	27.82	5.61
MCN-PV 9721	---	2.03	---	---	---	---	---	---
9	10	11	12	13	14	15	16	
MCN-PV 9712	6.06	5.88	6.79	6.91	8.31	7.68	6.73	5.80
MCN-PV 9721	6.15	5.74	6.96	6.35	8.18	7.01	---	---
1	2	3	4	5	6	7	8	
<i>M. coypus</i> J	17.18	2.27	10.98	18.93	4.97	12.68	---	3.11
9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>M. coypus</i> J	6.31	5.20	6.63	5.25	----	----	----	----
<i>M. coypus</i> S	1	2	3	4	5	6	7	8
n	4	4	4	4	4	4	---	4
Média	22.5	1.97	9.77	23.58	6.43	14.40	---	4.5
Min/Max	20.12/24/.6	1.4/2.8	9.5/9.89	20.94/25.82	5.95/7.12	13.01/15.32	---	4.33/4.74
DP	1.75	0.67	0.18	2.02	0.56	0.99	---	0.17
<i>M. coypus</i> S	9	10	11	12	13	14	15	16
n	3	3	3	3	4	4	---	---

³⁰ Devido à inexistência de um estudo ontogenético de *M. coypus*, que defina classes etárias, os espécimes foram classificados em juvenis, quando só DP4 e M1 estavam erupcionados; sub-adultos quando o M2 estava erupcionado; e adultos quando o M3 estava erupcionado, sendo que a partir desta premissa, o espécime MCN-PV 9712 é aqui classificado como um adulto, porém o M3 deste espécime apresenta pouco desgaste (ver discussão).

Média	6.35	5.62	7.0	6.20	6.72	5.77	---	---
Min/Max	6.04/6.64	5.04/5.09	6.91/7.17	5.7/6.56	6.12/7.21	5.4/6.78	---	---
DP	0.30	0.25	0.14	0.44	0.46	0.66	---	---
<i>M. coypus A</i>	1	2	3	4	5	6	7	8
n	23	23	23	23	23	23	18	20
Média	31.32	1.45	10.94	31.2	8.60	18.08	27.7	6.39
Min/Max	27.76/36.53	0.72/2.38	8.91/12.77	28.6/35.2	7.24/10.76	15.76/20.92	25.94/30.45	5.43/8.03
DP	2.26	0.51	1.04	1.91	0.97	1.18	1.02	0.56
<i>M. coypus A</i>	9	10	11	12	13	14	15	16
n	18	18	20	20	23	23	23	23
Média	5.82	5.79	6.38	6.78	8.0	7.62	8.48	7.27
Min/Max	5.04/6.48	5.28/6.59	5.61/7.55	6.16/7.63	7.27/9.12	6.51/8.39	6.32/9.81	5.61/8.55
DP	0.35	0.36	0.48	0.44	0.52	0.54	0.89	0.75

Tabela 2. Medidas (em mm) dos fragmentos de dentário, série dentária inferior de *Myocastor cf. M. coypus* (MCN-PV 9719, 9720, 9722, 10.070) (em negrito) e comparação com os espécimes recentes utilizados para comparação. **Medidas:** 1. Comprimento mesiodistal do m1; 2. Largura linguolabial m1; 3. Comprimento mesiodistal do m2; 4. Largura linguolabial do m2; 5. Comprimento do m3; 6. Largura linguolabial do m3; 7. Comprimento mesiodistal do diastema; 8. Altura do dentário ao nível do dp4. Abreviaturas: n – número de indivíduos, DP – Desvio Padrão, Min – mínimo, Max – máximo.

	1	2	3	4	5	6	7	8
MCN-PV 9722	----	----	8.33	6.48	----	----	16.64	21.38
MCN-PV 9720	5.31	4.92	7.76	5.76	9.82	6.27	----	----
MCN-PV 9719	----	----	6.55	8.98	6.45	10.24	----	----
MCN-PV 10.070	----	----	9.25	7.08	----	----	----	----
<i>M. coypus A</i>	1	2	3	4	5	6	7	8
n	11	11	12	12	11	11	12	12
Média	6.61	5.55	8.57	6.40	9.39	6.57	19.52	22.38
Min/Max	5.76/7.51	5.07/6.17	7.7/9.84	4.98/7.13	7.67/10.99	5.31/7.91	13.8/24.5	16.32/27.21
DP	0.60	0.32	0.57	0.60	1.22	0.74	2.88	3.34

ANEXOS

ANEXO A – Tabela de medidas do dentário de *Galea* sp (MCPU-PV 221) e espécimes comparativos.

Espécimes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
MCPU-PV 221	2.97	2.36	3.38	2.90	3.17	2.91	3.24	3.21	13.65	8.01
MLP - 5.VII.45.1	2.71	1.92	3.02	2.16	3.12	2.16	3.25	2.34	10.57	7.96
MLP - II.49.5	2.58	1.90	3.09	2.49	3.17	2.56	3.12	2.57	11.25	7.11
MLP - 738.4	2.46	1.82	3.19	2.27	2.96	2.42	2.96	2.41	10.62	6.50
MLP - 738.6	2.64	1.83	2.95	2.43	2.96	2.58	3.17	2.37	10.86	7.17
MLP - 15.X.28.5	2.82	1.89	3.03	2.44	3.02	2.63	3.40	2.47	11.13	7.15
MLP - 22.VI.99.2	2.78	2.03	3.12	2.48	3.23	2.52	3.60	2.46	11.40	7.91
MLP - 676	2.20	1.71	2.84	2.11	2.87	2.29	2.55	2.22	8.91	6.07
MLP - 14.IX.98.3	2.94	1.97	2.99	2.62	3.33	2.60	3.61	2.57	11.29	7.69
MLP - 738.7	2.29	2.10	2.99	2.42	3.24	2.27	3.30	2.36	11.20	7.24
MLP - 738	2.30	1.68	2.63	2.21	2.63	2.19	2.81	2.22	9.68	6.07
MLP - 1665	2.54	1.95	3.02	2.37	3.22	2.40	3.26	2.53	10.50	6.44
MLP - 738.2	2.52	2.02	3.19	2.43	3.28	2.68	3.47	2.60	11.68	7.78
MLP - 553	2.11	1.93	2.75	2.19	2.74	2.36	3.20	2.63	10.02	6.45
MLP - 6.XII.35.2	2.62	2.16	2.83	2.46	2.86	2.36	2.79	2.35	10.64	7.19
MLP - 22.VI.99.1	2.23	1.66	-----	-----	2.65	2.09	2.49	2.06	8.16	6.28
MLP - 22.VI.8	2.35	2.18	2.70	2.31	2.68	2.62	3.07	2.43	11.25	7.80
MLP- 80.VIII.139	2.96	2.22	3.51	2.53	3.40	3.04	-----	-----	-----	7.23
MLP - IX.29.55	2.83	2.07	3.10	2.51	3.09	2.65	3.40	2.72	11.54	8.12
MLP - 52.IX.27.61	2.74	1.97	2.98	2.37	2.92	2.53	3.17	2.58	10.84	7.88
MLP - 84.X.20.55	2.90	2.00	3.55	2.88	3.30	2.89	3.67	2.80	12.62	8.09
MLP - 84.X.20.54	3.01	2.69	3.50	-----	-----	-----	-----	-----	-----	7.93
MLP - 84.X.20.53	2.74	1.95	2.95	-----	-----	-----	-----	-----	-----	7.71
MLP - 84.X.20.52	3.13	2.11	3.18	2.91	3.64	3.03	3.70	3.69	12.94	8.83
MLP - 84.X.20.40	3.02	2.28	3.21	2.78	3.23	2.92	-----	-----	-----	8.72
MLP - 84.X.20.41	3.50	2.21	3.85	2.87	3.72	3.06	-----	-----	-----	8.75
MLP - 84.X.20.42	2.84	2.04	3.39	2.73	3.46	2.58	-----	-----	-----	8.76
MLP - 84.X.20.43	2.72	2.20	3.26	2.66	3.37	3.01	-----	-----	-----	8.09
MLP - 84.X.20.44	2.90	2.40	3.62	2.81	3.35	3.40	3.57	3.36	13.01	8.66
MLP - 84.X.20.45	3.08	2.10	3.61	2.67	3.50	2.72	3.47	2.59	12.98	7.43
MLP - 84.X.20.46	3.08	2.44	3.28	2.89	3.59	3.13	3.40	2.72	12.87	8.40
MLP - 84.X.20.47	3.22	2.04	2.72	-----	-----	-----	-----	-----	-----	7.96
MLP - 84.X.20.48	3.21	1.90	3.24	2.59	3.64	2.82	3.60	2.94	12.79	8.10
MLP - 84.X.20.50	3.07	2.12	3.27	2.84	-----	-----	-----	-----	-----	8.96
MLP - 84.X.20.51	3.10	2.43	3.51	2.93	3.50	2.84	3.98	2.60	13.11	9.21
MN-34833	2.72	2.05	3.17	2.83	2.79	2.90	3.11	2.45	12.72	6.05
MN-34842	2.24	2.07	2.93	2.55	3.00	2.54	3.59	2.64	12.52	6.15
MN-35628	2.45	1.91	2.86	2.17	2.79	2.06	2.94	1.99	11.51	6.26
MN-35625	2.83	2.16	3.38	2.50	3.31	2.58	3.42	2.46	12.86	7.03
MN-35623	2.95	2.11	3.50	2.74	3.25	2.53	3.05	2.40	12.65	6.71
MN-35613	2.24	1.75	2.69	2.08	2.82	2.31	2.94	2.02	10.56	5.54
MN-34837	3.32	2.44	3.50	2.76	3.68	3.22	3.96	2.87	14.19	8.83
MN-10156	2.61	2.10	2.96	2.60	3.20	2.50	3.33	2.55	12.0	7.02
MN-10158	2.73	1.87	2.97	2.21	3.12	2.30	3.61	2.63	12.19	6.45
MN-35737	2.40	2.06	3.39	2.35	3.33	2.42	3.39	2.27	11.90	6.47
MN-2607	2.70	2.05	2.73	2.46	3.15	2.46	3.46	2.38	12.38	7.31
MN-2031	2.11	2.02	2.97	2.16	2.88	2.16	3.03	2.06	10.67	6.92
MN-10149	2.48	1.98	3.14	2.55	3.37	2.63	3.50	2.80	12.48	7.52
MN-10116	2.67	2.00	3.38	2.43	3.32	2.45	3.60	2.66	12.51	7.28
MN-10117	2.27	1.91	3.08	2.21	3.08	2.36	3.01	2.10	12.10	5.78
MN-10118	2.47	1.97	2.75	2.38	3.06	2.43	3.02	2.28	11.20	6.48
MN-10122	2.69	2.52	3.04	2.43	3.26	2.64	3.40	2.42	11.94	7.07
MN-10123	2.57	1.70	2.68	2.27	3.08	2.39	3.33	2.49	11.34	6.69
MN-10126	2.55	1.93	3.00	2.81	3.32	2.68	3.38	2.60	12.40	7.38

MN-10135	2.51	1.94	2.83	2.54	3.03	2.56	3.84	2.50	12.56	6.61
MN-10141	2.24	1.83	2.85	2.46	3.13	2.41	3.78	2.67	12.61	6.88
MN-10145	2.31	2.14	3.00	2.37	2.80	2.28	3.46	2.75	11.40	6.41
MN-10147	2.51	2.02	3.01	3.33	2.65	3.39	3.99	2.94	12.37	6.98
MN-10151	2.61	2.16	3.24	2.64	2.92	2.66	3.55	2.72	11.52	6.31
MN-10153	2.65	2.22	3.21	2.46	3.13	2.46	3.90	2.87	11.62	6.79
MN-35445	2.91	2.26	3.43	2.50	3.10	2.46	3.57	2.44	13.27	7.68
MN-35446	2.58	1.90	3.29	2.48	3.22	2.56	3.80	2.58	12.68	6.92
MN-35447	2.93	2.06	3.42	2.66	3.23	2.80	3.31	2.83	12.71	7.05
MN-35448	2.59	2.38	3.22	2.37	3.25	2.48	3.66	2.91	12.53	7.60
MN-35449	3.08	1.96	3.34	2.67	3.44	2.60	3.53	2.78	13.37	6.85
MN-35450	2.86	2.02	3.33	2.46	3.50	2.91	4.12	3.20	13.34	6.84
MN-35452	2.69	1.92	3.00	2.66	3.28	2.78	3.14	2.76	12.42	6.91
MN-35451	2.44	1.74	2.66	1.94	2.59	2.24	3.28	2.31	10.63	5.51
MN-35454	2.73	2.03	2.91	2.28	2.66	2.50	3.15	2.53	11.66	6.21
MN-34570	2.74	2.05	3.05	2.41	3.19	2.56	3.68	2.46	13.01	6.43
MN-34573	2.85	2.34	3.14	2.87	3.39	3.10	3.99	2.83	13.81	7.25
MN-34569	2.69	2.03	3.32	2.53	3.23	2.39	3.71	2.53	12.85	7.44
MN-34546	2.59	2.02	2.79	2.47	2.84	2.53	3.70	2.55	11.99	6.12
MN-34577	1.62	1.76	2.88	2.36	2.90	2.53	3.35	2.77	11.46	6.16
MN-34580	2.71	1.77	2.93	2.21	2.85	2.59	3.66	2.47	11.05	6.38
MN-34585	2.72	2.22	3.32	2.77	3.17	2.36	3.70	2.68	12.38	6.31
MN-35427	3.11	2.04	3.15	2.72	3.22	2.90	4.70	3.31	14.32	7.28
MN-35433	2.82	2.21	3.34	2.76	3.25	2.71	3.47	2.97	12.59	6.82
MN-35435	3.07	2.00	3.22	2.87	3.44	2.74	4.27	2.12	12.31	7.25
MN-35436	2.38	1.98	2.73	2.48	3.03	2.44	3.33	3.09	11.56	6.81
MN-35444	3.14	2.11	3.08	2.74	3.39	2.86	4.09	2.62	13.00	7.48

Medidas: 1. Comprimento mesiodistal (CMD) do p4, 2. Largura linguolabial (LLL) do p4, 3. CMD do m1; 4. LLL do m1; 5. CMD do m2; 6. LLL do m2, 7. CMD do m3, 8. LLL do m3. 9. Comprimento da série alveolar p4-m3, 10. Altura do dentário ao nível do hipofléxido do p4.

ANEXO B – Tabela de medidas comparativas do dentário de *Lagostomus maximus*.

Espécime	Sexo	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
MLP 2-VI-60-7	----	21.12	17.86	26.11	4.37	8.17	4.80	9.21	3.94	9.55	4.35	9.18	4.42
MLP 1657	F	23.15	18.81	25.82	4.60	8.39	4.34	8.70	4.56	8.17	4.44	8.46	4.65
MLP 1656	M	25.81	20.57	30.33	5.14	9.74	5.31	9.06	4.71	9.50	4.59	9.95	6.33
MLP 5-II-49-4	----	26.94	23.92	30.21	4.77	9.20	5.55	10.88	5.79	9.62	5.61	10.54	5.84
MLP 359	----	25.99	20.51	27.27	5.35	8.93	5.08	9.13	5.76	9.42	5.37	10.27	----
MLP 1773	----	25.60	21.70	27.87	5.56	8.91	6.10	9.47	5.20	9.41	4.38	9.91	5.85
MLP 1617	F	19.14	15.63	23.31	3.33	6.53	4.49	7.78	4.67	7.26	4.79	7.89	4.56
MLP 1659	F	22.95	17.92	25.65	5.16	7.65	4.37	7.67	4.26	8.35	5.37	8.42	4.79
MLP 26-V-99-5	----	18.19	15.74	21.70	4.41	7.27	4.34	7.55	6.20	7.00	6.21	7.16	3.46
MLP 1728	M	20.96	17.08	22.56	3.54	7.34	4.03	8.03	4.83	8.20	4.04	8.16	---
MLP 1639	----	----	15.17	20.00	3.81	5.74	4.03	6.85	3.72	6.54	4.10	6.67	---
MLP 1599	----	19.55	15.72	23.31	3.91	6.60	4.92	7.21	4.58	7.19	5.09	7.80	4.43
MLP 30-V-97-1	----	27.66	22.73	27.43	5.68	9.26	5.36	9.32	5.46	10.85	5.06	9.46	5.81
MLP 1636	M	20.61	16.17	20.70	3.40	6.56	3.92	7.23	3.83	6.32	4.22	6.44	3.59
MLP 30-XII-02-3	----	29.69	22.81	28.52	5.40	8.14	5.81	8.57	6.30	9.41	5.28	9.35	6.31
MLP 1781	----	29.38	25.05	30.45	4.98	11.11	5.37	10.37	5.86	9.76	6.16	13.50	5.60
MLP 1601	M	28.31	23.25	29.02	6.01	8.20	5.67	9.42	5.27	9.96	5.29	9.76	5.78
MLP 05-IX-97-01	----	25.73	20.95	26.74	4.52	8.36	5.39	10.02	5.40	10.45	5.01	9.25	5.03
MLP 19-V-98-1	----	26.61	20.67	23.29	3.92	7.59	4.91	8.74	4.37	9.02	4.88	8.19	4.29
MLP 1654	M	25.06	20.96	24.95	4.26	7.14	5.11	8.69	5.40	8.40	9.80	8.42	4.75
MLP 19-IX-47-3	F	19.00	15.82	22.49	4.16	6.26	4.54	6.92	4.70	6.91	4.68	8.49	3.93
MLP 1729	M	18.96	18.13	23.94	4.01	7.78	4.85	4.36	4.21	8.11	4.37	7.49	4.04
MLP 1649	F	20.69	16.98	25.03	4.54	6.19	5.27	7.73	7.68	8.25	5.01	8.44	4.60
MLP 19-V-98-3	----	18.32	14.79	20.0	3.84	6.62	4.49	7.27	4.32	7.45	3.93	6.77	3.39
MLP 19-V-98-2	----	20.96	14.52	21.60	4.25	6.42	4.81	6.58	4.14	6.42	4.09	6.65	3.54
MLP 1637	F	19.17	14.22	19.84	3.58	5.60	4.35	5.78	4.38	6.74	4.00	6.13	3.60
MLP 1598	----	17.65	15.28	21.16	3.65	5.69	3.17	6.60	4.10	6.12	4.21	6.10	3.41
MLP 19-IX-47-4	F	17.87	15.08	21.50	3.93	7.07	4.76	7.27	4.16	7.29	4.11	6.75	3.31
MLP 1650	F	19.90	17.87	24.66	4.99	8.16	5.73	9.01	5.49	7.83	4.95	8.48	4.31
MLP 1602	M	29.84	23.38	28.05	4.89	8.37	5.57	10.08	5.96	9.91	4.89	10.29	5.72
MLP 1774	----	20.28	18.50	25.10	4.86	6.95	5.73	8.55	5.43	9.34	5.07	8.89	4.86
MLP 1642	F	19.50	15.88	23.13	4.40	7.02	3.98	7.43	4.55	7.56	4.43	5.54	4.68
MLP 26-V-99-6	----	19.44	15.51	20.59	4.13	6.23	4.37	6.61	3.98	6.99	3.78	6.37	3.60
MLP 1597	----	18.10	13.67	20.18	3.85	5.33	3.99	5.77	4.53	5.91	7.35	5.73	3.23
MLP 693	----	26.69	22.21	27.91	5.24	7.83	4.22	9.07	5.29	9.32	6.11	8.34	---
MCPU-M 013	----	22.69	17.82	26.20	5.25	7.94	5.25	7.96	4.83	7.79	4.80	9.20	4.80

Medidas: 1. Comprimento do diastema 2. Altura do dentário no nível do p4; 3. Comprimento da série p4-m3; 4. Comprimento mesiodistal (CMD) do p4; 5. Largura labiolabial (LLL) do p4; 6. CMD do m1; 7. LLL do m1; 8. CMD do m2 9. LLL do m2; 10. CMD do m3; 11. LLL do m3; 12. Largura do incisivo.

ANEXO C – Artigo científico “Electron Spin Resonance dating of the southern Brazilian Pleistocene mammals from Touro Passo Formation and remarks on the geochronology, fauna and palaeoenvironments” aguardando publicação no periódico *Quaternary International*.



Contents lists available at ScienceDirect



Electron Spin Resonance dating of the southern Brazilian Pleistocene mammals from Touro Passo Formation, and remarks on the geochronology, fauna and palaeoenvironments

Leonardo Kerber ^{a,*}, Angela Kinoshita ^{b,c}, Flávio Augusto José ^b, Ana Maria Graciano Figueiredo ^d, Edíson Vicente Oliveira ^e, Oswaldo Baffa ^b

^a Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais - Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil

^b Departamento de Física e Matemática, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP, Brazil

^c Universidade do Sagrado Coração, Bauru-SP, Brazil

^d Instituto de Pesquisas Energéticas e Nucleares (IPEN), São Paulo-SP, Brazil

^e Departamento de Geologia, Centro de Tecnologia e Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife-PE, Brazil

ARTICLE INFO

Article history:

Available online xxx

ABSTRACT

Quaternary mammals from Touro Passo Formation (southern Brazil, Rio Grande do Sul State) were studied in the 1970s and assigned to the Pleistocene/Holocene transition, approximately between 13,000 and 3500 years BP. Subsequent dating by thermoluminescence indicated that the sediments of this formation are older, between 42 and 15 ka BP, and ages obtained by AMS in mollusks and ¹⁴C of charcoal ranged from 16 to 10 ka BP. However, none of these ages were obtained directly from vertebrates. In this work, four teeth samples of Artiodactyla indet., Gomphotheriidae indet. (2 samples, called G1 and G2) and *Toxodon* sp., from Ponte Velha I locality, Touro Passo Creek were dated by Electron Spin Resonance (ESR). The results are 34 ± 6 ka for Artiodactyla, 23 ± 5 ka for G1, 28 ± 3 ka for G2 and 19 ± 3 ka for *Toxodon* sp. The variation in the ages of the materials corroborates the hypothesis that the fossils of Ponte Velha I locality have been reworked. The dating contributes to the chronology of the Brazilian Pleistocene mammals and corroborates the previous interpretations on the timing of deposition of Touro Passo Formation during the late Pleistocene.

© 2010 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

1. Introduction

The early studies on the fossil content from Touro Passo Creek (TPC) were performed during the 1970s, when Bombin (1976) described the type section of the Touro Passo Formation (TPF) in the Milton Almeida locality of this creek. This author subdivided the formation in two units, the basal conglomerate level Rudaceo Member (Membro Rudáceo) and the upper level of muddy sandstone Lamítico Member (Membro Lamítico). On basis of a ¹⁴C age of 11 ka BP (Table 1) from the base of the Lamítico Member, Bombin (1976) proposed that the Rudaceo Member was deposited over the basaltic basement of the Serra Geral Formation between 13,000 and 12,000 years BP, and the Lamítico Member was deposited on top of this, between 12,000 and 3500 years BP. According to Oliveira and Lavina (2000), the members defined by Bombin (1976)

characterize only a local episode of sedimentation, and more studies, considering other localities, should be made for a better understanding of the sedimentation of the Quaternary from western Rio Grande do Sul State (RS). Recently, Da-Rosa (2009) suggested that the TPF can be recognized not only in the Touro Passo Creek, but in other watercourses of Uruguay River Basin. The TPF has been temporally correlated, based on its fauna and the available radiometric dating, with Pleistocene deposits from northern Uruguay and Argentine Mesopotamian (Oliveira and Kerber, 2009).

According to Kerber (2008), in the fossiliferous localities of the Touro Passo Creek there are different sedimentary environments (point bars, floodplains, channel deposits), with different ages, sedimentology and taphonomic features, and studies of each locality are necessary, with radiometric dating to understand the evolution of this fluvial system and its palaeofauna. Although one of the best studied formations from Quaternary of southern Brazil (Ribeiro and Scherer, 2009), the TPF has few radiometric dates (Table 1). Bombin (1976) dated wood and tried to perform an

* Corresponding author.

E-mail address: leonardokerber@gmail.com (L. Kerber).

Table 1

Previous radiometric dating of Touro Passo Creek, TPF. ^{14}C : Carbone 14, TL: Thermoluminescence, AMS: Accelerator Mass Spectrometry.

Dating	Method	Sample	Reference
11,010 ± 190	^{14}C	wood	Bombin (1976)
10,810 ± 275	^{14}C	charcoal	Miller (1987) ^a
42,600	TL	sediment	Milder (2000); Da-Rosa (2003)
15,400	TL	sediment	Milder (2000); Da-Rosa (2003)
16,327	TL	sediment	Milder (2000); Da-Rosa (2003)
15,970 ± 90	AMS	mollusk	Kotzian et al. (2005)
16,650 ± 203	AMS	mollusk	Kotzian et al. (2005)

^a Kerber and Oliveira (2008a) referred wrongly two ages from the work of Miller (1987). These ages are from archaeological sites in Quarai and Ibicuí Rivers.

^{14}C analysis of a fossil mammal, unsuccessfully due to the absence of collagen. This author did not mention the exact origin of the dated sample. Later published dating, using ^{14}C (charcoal), Thermoluminescence (TL) (sediments) and Acceleration Mass Spectrometry (AMS) (mollusks), showed some older ages (Miller, 1987; Milder, 2000; Da-Rosa, 2003; Kotzian et al., 2005) (Table 1). However, none of these dates were done directly on vertebrates from these sedimentary packages.

Electron Spin Resonance (ESR), also known as Electron Paramagnetic Resonance (EPR), is an important technique for analyzing the structure of the matter. This method has been successfully employed to date fossil teeth samples from Pleistocene mammals. In Brazil, Pleistocene mammals from deposits of "cacimbas", (Kinoshita et al., 2005, 2008), deposits of karst systems (Baffa et al., 2000), bones from Sambaquis (Mascarenhas et al., 1982) and recently teeth from submerged deposits and fluvial systems (Lopes et al., 2010) were dated by ESR.

The main goals of this paper are: a) to report the first absolute dating of fossil vertebrates from Touro Passo Creek, using the methodology of Electron Spin Resonance and b) provide an update on the chronology, biostratigraphy, fauna and palaeoenvironmental information of the Touro Passo Creek.

2. Location and geological setting

The materials studied in this work were collected at the Ponte Velha I locality Touro Passo Creek ($29^{\circ} 40' \text{S}$ and $56^{\circ} 51' \text{W}$), in Uruguaiana municipality, western Rio Grande do Sul State (RS), southern Brazil (Fig. 1A). In the Touro Passo Creek, there are several fossiliferous outcrops assigned to the late Pleistocene, Lujanian Age (*Equus neogaeus* Biozone, sensu Cione and Tonni, 2005), and the best studied are Milton Almeida, Ponte Velha I (Fig. 1B) and II, Barranca Grande and Confluência do Pindaiá (Kerber and Oliveira, 2008a). The fossil remains are usually disarticulated, reworked, and exhibit diagenetic alterations (Kerber, 2008). The outcrops of Touro Passo Creek have abundant carbonate concretions, freshwater mollusks (Table 2), coalified woods, silicophytoliths and Pleistocene mammals (Table 3) (Kerber and Oliveira, 2008a; Bombin, 1976). The fossiliferous levels were deposited by a meandering river system in flood plains, represented by silt and clay with carbonate concretions at the top, and point bars by basal conglomerates and sandstone, deposited over the Cretaceous basalts of the Serra Geral Formation (Bombin, 1976; Da-Rosa, 2003; Oliveira and Kerber, 2009). The Ponte Velha I locality ($29^{\circ} 39' 56'' \text{S}$; $56^{\circ} 52' 14'' \text{W}$) is one of the most fossiliferous localities of Touro Passo Creek. The fossils were collected from a bed of relatively fine conglomerates and sandstone (Fig. 1B).

3. Material and methods

Four teeth of mammals (Artiodactyla indet. - cf. Camelidae, Gomphoteriidae indet., two samples, called G1 and G2, and

Toxodon sp.) and 100 mg of sediment were collected in the Ponte Velha I locality, Touro Passo Creek. These samples were analyzed in the Departamento de Física e Matemática of Universidade de São Paulo (FFCLRP-USP) and Instituto de Pesquisas Nucleares of Universidade de São Paulo (IPEN-SP).

Tooth enamel was mechanically separated from dentin and chemically treated with a 30% weight concentration of NaOH solution in an ultrasound bath to clean off remaining dentin. After about 60 min, samples were etched with an acidic solution (HCl 1:10) and an external layer of ~ 500 μm was eliminated. The enamel was powdered into fine particles ($\phi < 0.5 \text{ mm}$) using an agate mortar and pestle, divided in aliquots (~100 mg) and a set of additive doses was given. These samples were irradiated with gamma rays, using a Gammacell Cobalt-60 irradiator at Instituto de Pesquisas Energéticas e Nucleares (IPEN) in air, at room temperature with a dose rate of 2.49 kGy/h using a 0.4 g/mm² thick Lucite built-up cap over the samples.

ESR spectra of samples were recorded using a JEOL FA200 X spectrometer operating at X-Band ($\nu \sim 9 \text{ GHz}$). The peak to peak signal amplitude at g_{\perp} was used to construct the dose-response curve and equivalent dose (D_e) determination. Other measuring conditions were: modulation amplitude 0.2 mT, scan range 10 mT, scan time 1 min, incident microwave power 2 mW.

The concentration of ^{238}U and ^{232}Th present in the samples (enamel and dentine) and in the soil were obtained by Neutron Activation Analysis (NAA). The Potassium concentration was obtained by Atomic Absorption Spectroscopy (AAS). These data were employed to calculate the internal and external dose rates, converting D_e into age, using the ROSY software (Brennan et al., 1999).

For taphonomic inferences, specimens from the fossiliferous level of Ponte Velha I deposited in the palaeovertebrate collection of Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Uruguaiana (MCPU-PV) were examined. These specimens were collected between 2006 and 2008 following taphonomic recommendations (Holz and Barberena, 1989). The following specimens were analyzed: osteoderms of *Propraopus* (MCPU-PV 230), osteoderms of pampatheriids (MCPU-PV 080; MCPU-PV 157, MCPU-PV 036), isolated osteotombs of Glyptodontidae and Pilosa (MCPU-PV 158, MCPU-PV 056, MCPU-PV 101, MCPU-PV 057, MCPU-PV 224, MCPU-PV 225, MCPU-PV 228), M1 and P4 of *Toxodon* sp. (MCPU-PV 040, MCPU-PV 041), dental fragments of Gomphoteriidae (MCPU-PV 159; 042); skull fragments of artiodactyls (MCPU-PV 059, MCPU-PV 139), fragments of chelonians (MCPU-PV 227, MCPU-PV 127), and indeterminate fragments (MCPU-PV 200). The biostratigraphic scheme follows Cione and Tonni (2005).

Detailed descriptions and systematics of the freshwater mollusks of TPF are in Oliveira and Milder (1990), Oliveira (1996b) and Santos (1997) (Table 2) and the vertebrates are in Oliveira (1992, 1996a), Oliveira et al. (1999), Oliveira and Pereira (2009), Scherer et al. (2007, 2009), Hsiou (2007, 2009), Pitana and Ribeiro (2007), Kerber and Oliveira (2008a, 2008b), Gasparini et al. (2009), and Ribeiro and Scherer (2009) (Table 3).

4. Results and discussion

4.1. ESR dating

The ESR spectra of these samples show a signal related to CO_2^- radicals created by the natural radiation in Hydroxyapatite (Callens et al., 1989, 2002), with spectroscopic factors $g_{\perp} = 2.0025$ and $g_{||} = 1.9973$. Fig. 2 shows the spectrum of *Toxodon* sp. enamel tooth and some irradiated aliquots. The experimental data of signal amplitude peak to peak at g_{\perp} ($g = 2.0025$) was fitted using a saturating exponential function (1) for D_e determination. The results are listed in Table 4.

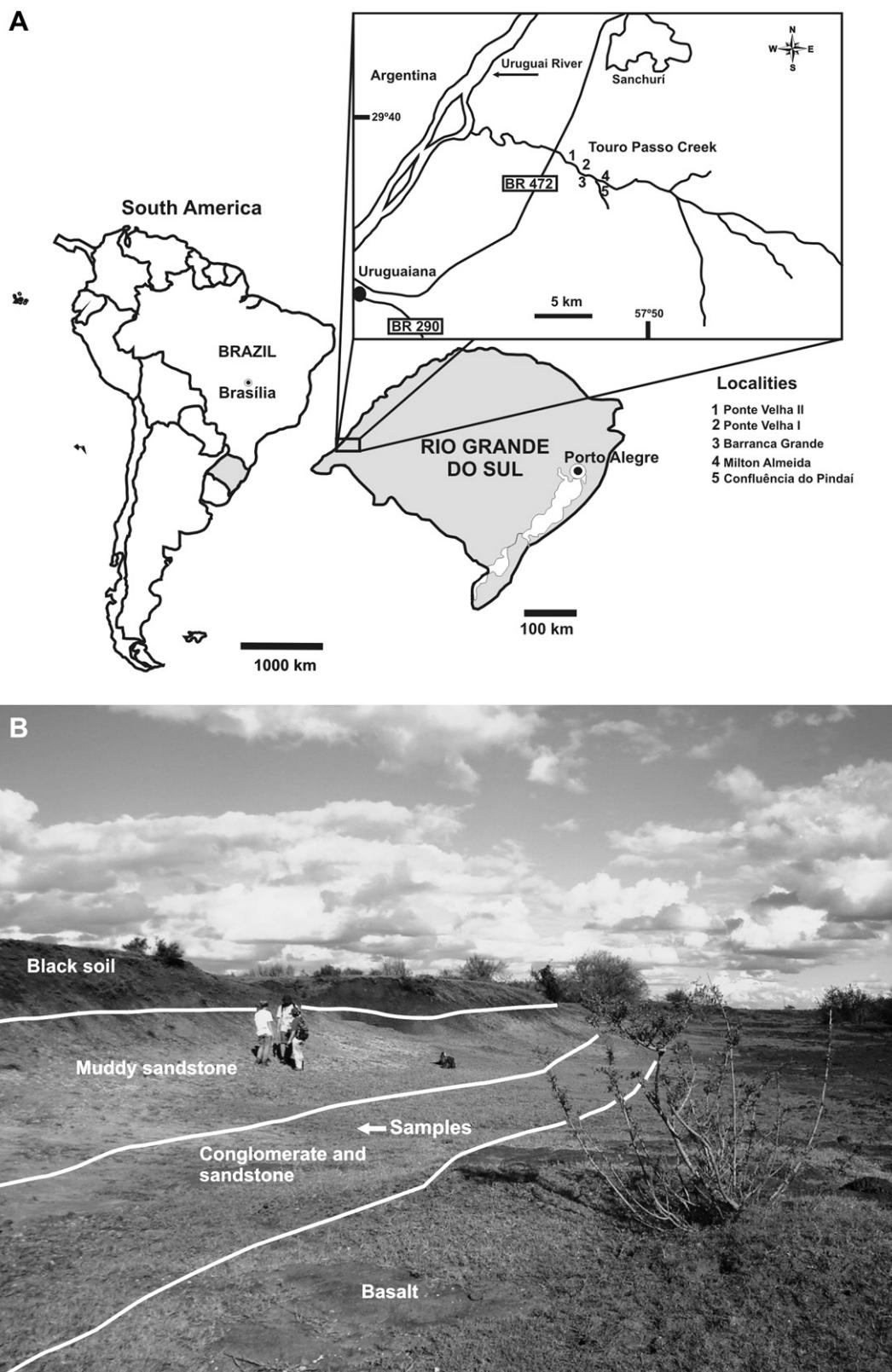


Fig. 1. A. Geographic location of Touro Passo Creek and its fossiliferous outcrops; B. Ponte Velha I locality in the Touro Passo Creek and the lithofacies exposed. Photo B by Carolina S. Scherer.

Table 2

Systematics of freshwater mollusks from Touro Passo Creek. Based on Bombin (1976), Oliveira and Milder (1990), Oliveira (1996b) and Santos (1997).

Gastropoda
Order Mesogastropoda
Family Hydrobiidae
<i>Heleobia australis</i> (D'Orbigny, 1835)
<i>Heleobia parchapii</i> (D'Orbigny, 1835)
<i>Heleobia piscium</i> (D'Orbigny, 1835)
<i>Heleobia</i> sp. Stimpson, 1865
<i>Potamolithus lapidum</i> (D'Orbigny, 1835)
<i>Potamolithus petitiatus</i> (D'Orbigny, 1835)
<i>Potamolithus</i> sp. Pilsbry and Rush, 1896
Family Aencylidae
<i>Gundlachia</i> sp. Pfeiffer, 1849
Bivalvia
Order Verenoidea
Family Corbiculidae
<i>Neocorbicula</i> sp. Mühlfeld, 1811
<i>Neocorbicula limosa</i> (Maton, 1811)
Order Unioidoidea
Family Hyriidae
<i>Diplodon</i> aff. <i>piceus</i> (Lea, 1860)
<i>Diplodon parallelopipedon</i> (Lea, 1834)
<i>Diplodon delodontus wymani</i> (Lea, 1860)
<i>Diplodon</i> sp. Spix, 1827
Family Myctopodidae
<i>Leila blainvilleana</i> (Lea, 1834)
<i>Monocondylaea minuana</i> (d'Orbigny, 1835)
<i>Anodontites</i> sp. Bruguière, 1792

$$I = I_0 \left\{ 1 + e^{-\left[\frac{(D+D_e)}{D_0} \right]} \right\} \quad (1)$$

I is the ESR signal intensity, D the added dose, I_0 and D_0 the intensity and the dose, respectively, at saturation. The software Microcal Origin 8.0 (Microcal Software Inc, Northampton, MA, USA) was used. Fig. 3 shows the dose dose-response curve of Artiodactyla and Gomphotheriidae 1.

Table 5 reports the concentration of radioisotopes in the samples and soil, used to convert the D_e into age. The energy released by α particles by the soil was not considered because the maximum penetration depths of these particles are 40–60 μm , shorter than the layer extracted in the sample preparation. An initial $^{234}\text{U}/^{238}\text{U}$ ratio of 1.2 ± 0.2 was assumed for age calculations. Table 4 shows the equivalent dose and the ages given by ROSY dating program according to the radioisotopes uptake model Early Uptake (EU), Linear Uptake (LU) and Combination Uptake (CU) taking into account the value of $190 \mu\text{Gy/y}$, obtained performing corrections suggested by Prescott and Hutton (1994) for latitude, longitude and depth where the samples were found. The DATA program (Grun, 2009) was also employed and the results are similar to the ROSY for EU and LU models, considering the uncertainties of D_e , radioisotopes concentrations and the depth of sample localization. This software does not present the CU option.

The CU model considered in this work used the LU for enamel and EU for dentine, due to density differences of these tissues. The dentine is porous and uranium absorption is assumed to have occurred rapidly while enamel is more compact, so the absorption occurred at a constant rate. Thus the CU model seems to represent more closely the radionuclide uptake in the teeth and, ages given by this model are more appropriate for the studied samples.

4.2. Biostratinomic features of the fossil vertebrates from Ponte Velha 1 locality

To characterize the fossil assemblage where the samples for dating were collected, a brief taphonomic analysis of the fossils

Table 3

Systematics of vertebrates from Touro Passo Creek. Based on Oliveira (1992, 1996a), Oliveira et al. (1999), Scherer et al. (2007, 2009), Hsiou (2007, 2009), Pitana and Ribeiro (2007), Kerber and Oliveira (2008a; 2008b), Gasparini et al. (2009), Oliveira and Pereira (2009), Ribeiro and Scherer (2009).

Reptilia	Order Proboscidea
Family Teiidae	Proboscidea indet.
<i>Tupinambis uruguaiensis</i> Hsiou, 2007	Order Perissodactyla
Family Chelidae	Family Equidae
<i>Hydromedusa tectifera</i> Cope, 1869	<i>Equus (Amerhippus) neogaeus</i>
Aves	Lund, 1840
Family Ciconiidae	<i>Hippidion</i> sp. Owen, 1869
<i>Mycteria</i> cf. <i>M. americana</i> Linnaeus, 1758	Family Tapiridae
Mammalia	<i>Tapirus</i> sp. Brünnich, 1772
Xenarthra	Order Artiodactyla
Family Dasypodidae	Family Tayassuidae
<i>Propraopus grandis</i> Ameghino, 1881	<i>Tayassu</i> sp. Fischer, 1814
<i>Propraopus</i> aff. <i>sulcatus</i> (Lund, 1842)	<i>Catagonus stenocephalus</i> Lund in Reinhardt, 1880
<i>Propraopus</i> sp. Ameghino, 1881	Family Cervidae
Family Pampatheriidae	<i>Antifer</i> sp. Ameghino, 1889
<i>Pampatherium typum</i> Gervais and Ameghino, 1880	<i>Morenelaphus</i> sp. Carette, 1922
Family Glyptodontidae	Family Camelidae
" <i>Neothoracophorus</i> aff. <i>elevatus</i> " Nodot, 1857	<i>Hemiauchenia paradoxa</i> Gervais and Ameghino (1880)
<i>Glyptodon clavipes</i> Owen, 1839	<i>Lama guanicoe</i> (Muller, 1776)
<i>Glyptodon reticulatus</i> Owen, 1845	<i>Lama gracilis</i> (Gervais and Ameghino, 1880)
<i>Panochthus tuberculatus</i> (Owen, 1845)	Order Carnivora
<i>Panochthus</i> sp. Burmeister, 1866	Family Canidae
Family Mylodontidae	Canidae indet.
<i>Glossotherium</i> sp. (Owen, 1842)	Order Rodentia
Family Megatheridae	Family Myocastoridae
Megatheridae indet.	<i>Myocastor</i> sp. Kerr, 1792
Order Notungulata	Family Caviidae
Family Toxodontidae	<i>Galea</i> sp. Meyen, 1831
<i>Toxodon</i> sp. Owen, 1837	Family Hydrochoeridae
Order Litopterna	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> (Linnaeus, 1766)
Family Macrauchenidae	Family Cricetidae
<i>Macrauchenia patachonica</i> Owen, 1838	Cricetidae indet.

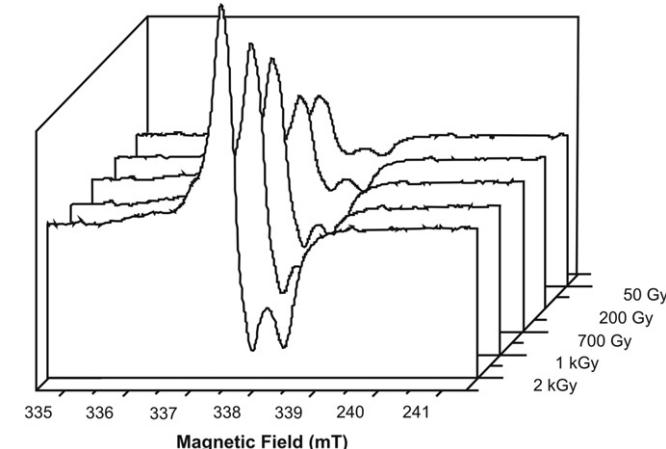


Fig. 2. ESR spectrum of tooth enamel of Gomphotheriidae 1 with different doses. The spectrum shows the signal due to the CO_2^- radical. Signal amplitude at g_{\perp} was used to determine the D_e .

Table 4

Equivalent Dose (D_e) and age results according to the Uranium uptake model: Early Uptake (EU), Linear Uptake (LU) and Combination Uptake (CU).

SAMPLE	D_e (Gy)	EU (ka)	LU (ka)	CU (ka)
Artiodactyla	300 ± 60	20 ± 3	36 ± 6	34 ± 6
<i>Toxodon</i> sp.	19 ± 3	18 ± 3	21 ± 4	19 ± 3
Gomphotheriidae 1	150 ± 40	12 ± 3	23 ± 5	23 ± 5
Gomphotheriidae 2	89 ± 7	23 ± 3	39 ± 4	28 ± 3

collected in the bed of conglomerate and sandstone from Ponte Velha locality (Fig. 4) was performed. In the upper level, we do not find fossils. In this study, 291 bone elements were analyzed. The fossil assemblage of this locality showed a polytypic composition, in which several taxonomic groups are present (see Kerber and Oliveira, 2008a). Of the 291 bone elements, only 38 received taxonomic assignment (see Kerber and Oliveira, 2008a; Kerber, 2008) due to fragmentation. Almost all specimens examined are isolated and/or fragmented. The samples were grouped into size classes and a predominance of elements of small size was observed (Fig. 5). The large number of fragments and small bony elements (Group I of Voorhies, 1969) can be interpreted as evidence of intense transport in the period preceding the final burial of the bioclasts.

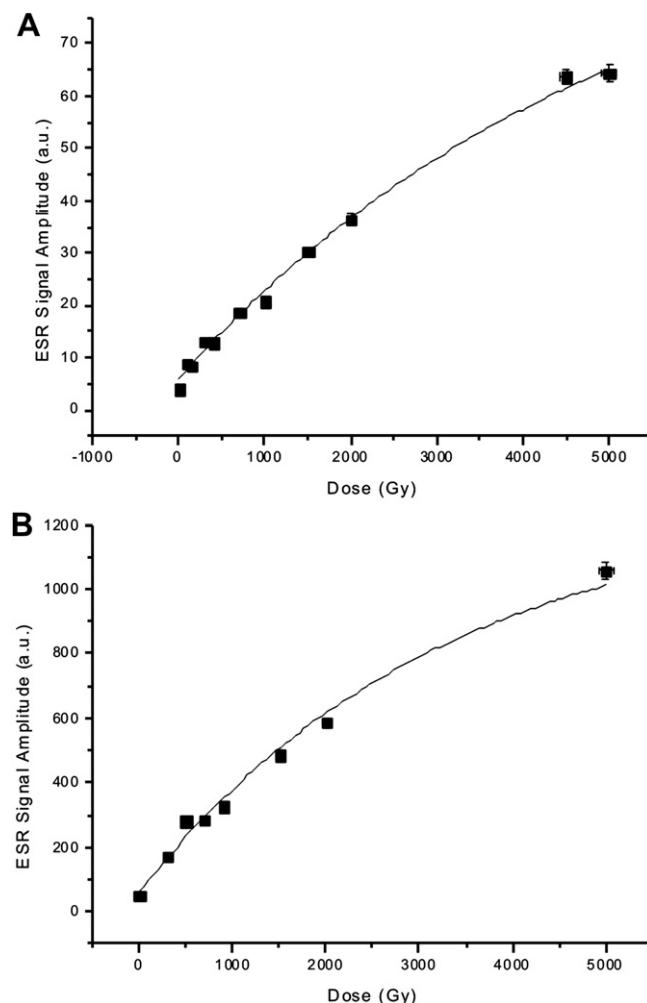


Fig. 3. Dose-response curves of Artiodactyla (A) and Gomphotheriidae 1 (B) samples. The values of D_e are (300 ± 60) Gy and (150 ± 40) obtained by exponential fitting (Eq. (1)).

Table 5

Radioisotopes concentration in enamel, dentine and soil. The average and standard deviation of values of soil was considered to age calculation.

Sample	Uranium (ppm)	Thorium (ppm)	Potassium (%)
Enamel			
Artiodactyla	87 ± 7	* <0.01	ND
<i>Toxodon</i> sp.	1.3 ± 0.3	< 0.01	ND
Gomphotheriidae 1 (G1)	73 ± 6	* <0.01	ND
Gomphotheriidae 2 (G2)	7.7 ± 2.0	* <0.01	ND
Dentine			
Artiodactyla	160 ± 40	1.19 ± 0.02	ND
<i>Toxodon</i> sp.	20 ± 2	* <0.01	ND
Gomphotheriidae 1 (G1)	290 ± 70	* <0.01	ND
Gomphotheriidae 2 (G2)	209 ± 16	* <0.01	ND
Soil			
Sample 1	1.6 ± 0.4	5.8 ± 0.1	0.17
Sample 2	1.7 ± 0.1	4.9 ± 0.3	
Sample 3	1.4 ± 0.3	4.78 ± 0.09	

The fractures of the fossils analyzed have smooth and uniform surfaces, indicating that they occurred after fossilization (Fig. 6). The majority of the specimens shows abrasive wear (Fig. 6). Usually, the abrasion on the bones surface is present in elements that were prefossilized and have been reworked by erosional episodes. Thus, the elements lose their original elasticity, increase their density and are transported in the deeper area of the channel (Behrensmeyer, 1990). When bones are not fossilized, they are resistant to fragmentation and abrasion due to the elasticity of the material and are less dense and capable of floating (Holz and Simões, 2002).

The features of the fossils from Ponte Velha I indicate an accumulation of elements quite transported and concentrated. Small bioclasts of similar size, showing fragmentation and abrasion, indicate selective hydraulic transport, in an environment of high energy. According to Holz and Simões (2002), the bioclasts tend to exhibit hydraulic behavior similar to the clasts and sediment, and with the increasing distance from the area of death of the organism the skeletal elements decrease in size and are abraded and fragmented, while elements closer to this area are larger and more complete. The process of reworking and redeposition causes time-averaging, and in this case, in the same fossil assemblage, it is possible there are taxa that lived in different times (Simões and Holz, 2004). Time-averaging in TPC is also reported by Kotzian and Simões (2006) in an analysis of mollusks.

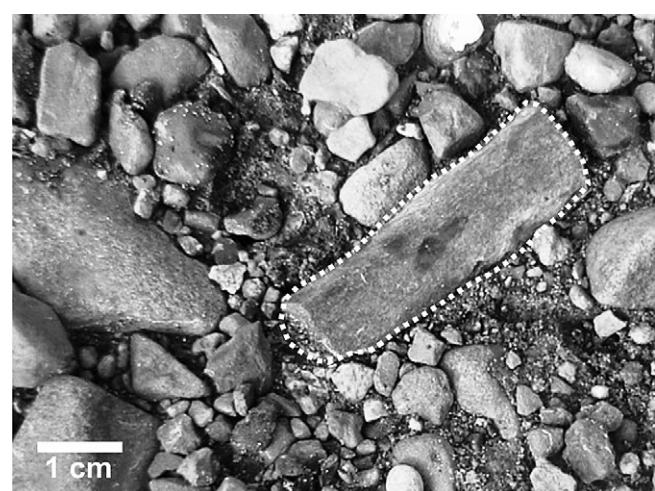


Fig. 4. Fragmented bone (outlined) among the gravels of the Conglomerate level of the Ponte Velha I locality. Photo by Carolina S. Scherer.

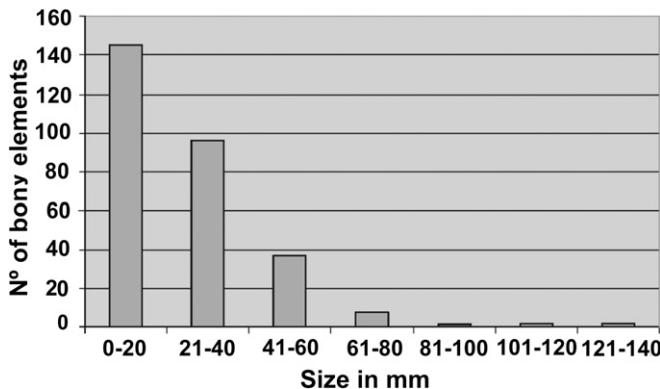


Fig. 5. Size of the fossils from Ponte Velha I locality ($n = 291$ elements).

4.3. Geochronology of Touro Passo creek and implications of ESR data

For the first time the mammals of Touro Passo Creek were directly dated using ESR. These dating ranged from 34 to 19 ka BP and they are within the variation of the previous dating by other methods (Table 1). The variation of the dating of the fossils collected in the same level supports the interpretation that the fossil assemblage of this locality was originated by reworking of older deposits, showing at least 15 ky of time-averaging. Thus, the fossiliferous level analyzed has, at the least, the age of the younger sample.

In the assemblages from TPC there are some biostratigraphic markers of the Lujanian Age, which is consistent with the ages here reported. In these outcrops, the fossils of *Equis (A.) neogaeus* are relatively common. This taxon has been considered the best guide fossil of this period, due to its wide geographical distribution during the late Pleistocene. Another taxon exclusively of Lujanian found in TPC is *Glyptodon reticulatus*.

Other Pleistocene localities with fossil vertebrates and radiometric dating from RS are also attributed to the late Pleistocene, with the exception of the submerged deposits of coastal plain that range from 600 to 20 ka BP (Lopes et al., 2010). The Sanga da Cruz locality was dated, by ^{14}C (*Glossotherium* skull) ($12,770 \pm 220$ BP) and TL (sediments) ($11,740 \pm 600$, $13,880 \pm 800$, $14,830 \pm 750$ years BP) (Miller, 1987; Milder, 2000). Fossil teeth from the Chuí Creek were dated by Lopes et al. (2010) using ESR, resulting in ages of $33,500 \pm 8000$ to $42,000 \pm 3000$ years BP. Sediments from the Quaraí River, on the Brazilian side were dated by TL between 13 and 11 ka BP (Ribeiro et al., 2008), and charcoal by ^{14}C between 33 and 10 ka BP (Miller, 1987).

4.4. Palaeofauna of Touro Passo Creek, palaeoenvironments and palaeozoogeography

The fossil assemblages of Touro Passo Creek have freshwater mollusks (Table 2), mammals, lizards, chelonians and birds (Table 3). The systematics of the freshwater mollusks were studied by Bombin (1976), Oliveira and Milder (1990), Oliveira (1996b), and Santos (1997), but unfortunately the first author does not refer the studied material and the diagnostic characters of the taxa. In these works, the authors suggest a faunal similarity with the Sopas Formation, with exception of *Potamolithus petitianus*, *Monocondylaea minuana*, *Diplodon aff. piceus* and *Leila blainvilleana* present only in Touro Passo Creek, and *D. paraformis* and *D. charruanus* exclusively from Sopas Formation. According to Santos (1997), these differences may be due to failures in the knowledge on the fossil record, or less probably to the regional differences. A fact registered by Bombin (1976) and Santos (1997) is that the fossils of living taxa are larger, in size and thickness, than the modern organisms. Bombin (1976) interpreted this fact due to an "optimum ecological" during the time deposition of the TPF. palaeoenvironmental changes indicated by freshwater mollusks during the deposition of these sedimentary packages were also recorded by Retamoso et al. (2001).

The last representatives of the megafauna from southern Brazil are in these deposits. The xenarthrans are represented by *Glyptodon clavipes*, *G. reticulatus*, *Panochthus cf. tuberculatus*, "*Neothoracophorus* aff. *elevatus*", *Megatheriidae* indet. *Glossotherium* sp., *Pampatherium typum*, *Propraopus grandis*, *Holmesina paulacoutoi*, and recently *Propraopus* aff. *sulcatus* was reported (Oliveira and Pereira, 2009). The large xenarthrans have been associated with open areas, with sparse vegetation (Scillato-Yané et al., 1995). The notoungulates are represented by the toxodontid *Toxodon* sp. and the litopterns by *Macrauchenia patachonica*. The artiodactyls are the cervids *Morenelaphus* sp. and *Antifer* sp., the camelids *Hemiauchenia paradoxa*, *Lama gracilis* and *Lama guanicoe*, and the tayassuids *Tayassu* sp. and *Catagonus stenocephalus*. The camelids and *C. stenocephalus* are considered indicative of drier environments than today, due to their currently distribution (Scherer et al., 2007; Gasparini et al., 2009). The camelids are restricted to the Andean Region, and *Catagonus* lives in the Chaco. On the other hand, *Tayassu* lives today in forest areas. The perissodactyls equids *Equis neogaeus* and *Hippidion principale* are indicative of open areas and the tapirid *Tapirus* sp. today lives in forest areas, with permanent water bodies. The rodents are represented by the Cricetidae aff. *Reithrodont auritus*, the myocastorine *Myocastor* sp., the hydrochoerid *Hydrochoerus hydrochaeris*, a Caviidae indet. and the caviid *Galea* (pers. obs of LK). The capybara *H. hydrochaeris* and the coypu *Myocastor* are associated with wet environments and permanent

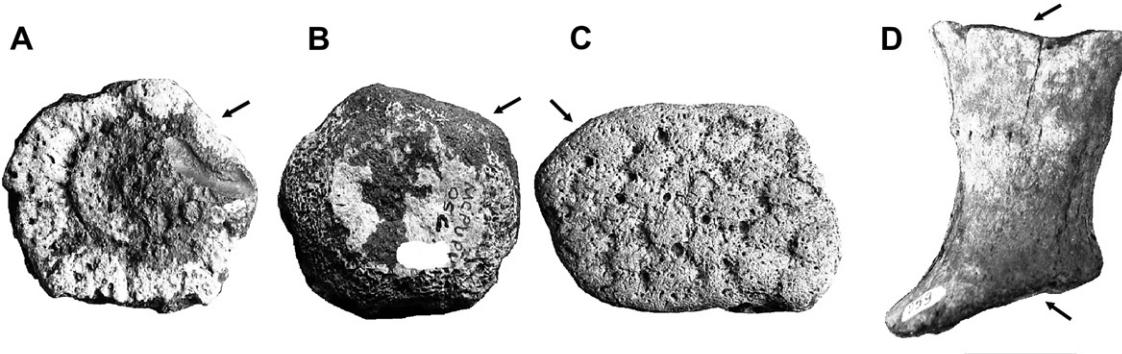


Fig. 6. Fossils from Ponte Velha I locality showing abrasive wear (indicated by arrows). A. Glyptodonts: *Glyptodon* sp., in dorsal view; B. *Glyptodon* sp., in ventral view; C. *Panochthus* sp., in dorsal view; D. *Morenelaphus* sp., in lateral view. Scale bar = 20 mm.

water bodies, and *Galea* is related to open areas. The knowledge on the Carnivora is quite scarce. The only evidence of this group are a fragmented molariform assigned as a Canidae indet and a coprolite attributed to Carnivora indet. (Kerber and Oliveira, 2008a). The birds and reptiles are poorly studied in comparison with the mammals. The Squamata are represented by a local species, the *Tubinambis uruguaiensis* and the Testudines by *Hydromedusa testifera*. The only record of a bird in the Touro Passo Creek is a tarsometatarsus assigned as *Mycteria* cf. *M. americana*.

The palaeozoogeographic aspects of late Pleistocene from southern Brazil, northern Uruguay and Argentine Mesopotamian are peculiar and characterize a distinct zone from Buenos Aires Luján palaeofauna and the intertropical localities (e.g. Lagoa Santa and Bahia States). These regions show a mixture of pampean and intertropical taxa. These characteristics were observed by several authors (e.g. Oliveira, 1996, 1999; Carlini et al., 2003; Ubilla et al., 2004; Gasparini and Zurita, 2005; Kerber and Oliveira, 2008a; Ferrero and Noriega, 2009; Gasparini et al., 2009; Oliveira and Kerber, 2009).

Based on the fossils, Bombin (1975, 1976) studied the palaeoenvironments of late Pleistocene of RS. According to this author, the ecological indicatives of the fossil organisms suggest an environment with mosaic features with predominance of open areas associated with forest areas next to water bodies. In this environment there were pulses of variation in the predominance of types of vegetation due to the climatic oscillations of late Quaternary, but maintaining the general characteristics. The palaeoenvironmental indicatives of taxa from TPC should be interpreted with caution, due to the time averaging present in the deposits (see discussion above). The dating suggests that the deposits of TPC comprises at the least the span of time from 42,600 to 10,000 years BP, and in this period there were important climatic oscillations. The Last Maximum Glacial (LMG) reached its maximum in South America around 25,000 and ended nearly 16,000 years BP (see Rabassa et al., 2005), leading to the increase of temperatures during the final Pleistocene/Holocene. Around 11 ka BP in the Northern Hemisphere, a cold climatic pulse, the Younger Dryas, is registered. This event is also recorded in some localities from South America, as in Chile, between 11,400 and 10,200 years BP (Hadjas et al., 2003). In Buenos Aires Province, Tonni et al. (2003) suggested that the arid conditions of around 10 ka BP can be related to this event.

The late Pleistocene climatic oscillations may have afforded the latitudinal displacement of the palaeofauna and can be related with the presence of tropical and austral taxa in these deposits. However, these climatic alterations are not fully understood in southern Brazil, in contraposition to other regions of Brazil where different climatic intervals were recognized in this span of time (see Ledru et al., 1996 and references; Salgado-Laboriau, 2001; De Oliveira et al., 2005). The palynological data of RS suggest colder climates based in the predominance of grassland vegetation, at the least, in the period between 40,000 years BP and the early Holocene (see Bauermann et al., 2009). According to Behling (2001 and references therein), during the late Pleistocene, the grasslands dominated the southern and southeast Brazil, where today different ecosystems exists. The author estimated that the grasslands, today restricted in the southern Brazil, were displaced 750 km, from the latitudes of about 28°/27°S to at the least 20° S. Thus, further studies should be encouraged to detect these oscillations in southern Brazil, to understand the climatic and environmental evolution in this area, as well to test the hypothesis on the extinction of the megafauna in this area during the Pleistocene/Holocene transition.

5. Conclusion

For the first time, mammals from Touro Passo Formation were dated using ESR. The dating obtained by ESR, and the taphonomic

analysis shows the importance of the associated study, because the results of both approaches are in agreement, revealing the time-averaging in the fossil assemblage of Ponte Velha I locality of, at the least, 15,000 years. The dating contributes to the chronology of the Brazilian Megafauna and corroborates the previous interpretations on the time of deposition of Touro Passo Formation. According to current radiometric dating, these sedimentary packages were deposited in a span of time between 42,600 and 10,000 years BP, by successive episodes of deposition and erosion during MIS 3 and 2.

Acknowledgements

We thank the FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) and CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) (Universal 474485/2008-0 and PROSUL 490299/2008-3) for partial financial support; Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS) for the loan of the specimens; Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZBRS) for the infrastructure provided; Carolina S. Scherer and Ana Maria Ribeiro for the photos; Ricardo Duarte and Nilza Dornelles (Cabanha Touro Passo) for help with the field work. Technical support from Carlos Brunello and Lourenço Rocha is also appreciated and the anonymous reviewers for their useful comments that improved the manuscript. L.K is a student at the Programa de Pós-Graduação em Geociências (UFRGS) and CNPq fellowship.

References

- Baffa, O., Brunetti, A., Karmann, I., Neto, C.M.D., 2000. ESR dating of a *Toxodon* tooth from a Brazilian karstic cave. Applied Radiation and Isotopes 52, 1345–1349.
- Bauermann, S.G., Behling, H., Macedo, R.B., 2009. Biomas regionais e evolução da paisagem no Rio Grande do Sul com base em paleopalinologia In: Ribeiro, A.M.; Bauermann, S. G.; Scherer, C.S. (Eds.). Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Porto Alegre, pp. 81–93.
- Behling, H., 2001. Vegetational and climate dynamics in southern Brazil during the Late Quaternary times. Boletim de Resumos, Mudanças Globais e o Quaternário – VII Congresso da Associação Brasileira de estudos do Quaternário. Mariluz - Imbé, p. 348.
- Behrensmeyer, A.K., 1990. Transport/Hydrodynamics of Bones. In: Briggs, D.E.G., Crowther, P.R. (Eds.), Palaeobiology: a Synthesis. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 232–235.
- Bombin, M., 1975. Afinidade paleoecológica, cronológica e estratigráfica do componente de megamamíferos na biota do Quaternário terminal da Província de Buenos Aires, Uruguai e Rio Grande do Sul (Brasil). Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS 9, 1–28.
- Bombin, M., 1976. Modelo paleoecológico evolutivo para o Neoquaternário da região da Campanha-Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil). A Formação Touro Passo, seu conteúdo fossilífero e a pedogênese pós-deposicional. Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS 15, 1–90.
- Brennan, B.J., Rink, W.J., Rule, E.M., Schwarcz, H.P., Prestwich, W.V., 1999. The ROSY ESR dating program. Ancient TL 17, 45–53.
- Callens, F.J., Verbeeck, R.M.H., Naessens, D.E., Matthys, P.F.A., Boesman, E.R., 1989. Effect of carbonate content on the ESR spectrum Near g=2 of carbonated calciumapatites synthesized from aqueous media. Calcified Tissue International 44, 114–124.
- Callens, F., Vanhaelewyn, G., Matthys, P., 2002. Some recent multi-frequency electron paramagnetic resonance results on systems relevant for dosimetry and dating. Spectrochimica Acta A 58, 1321–1328.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E., Gasparini, G., Noriega, J.L., 2003. Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación con los del Centro Norte de La Argentina, Paraguay, y sur de Bolivia, y los de Sur de Brasil y Oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. In: Aceñolaza, F.G. (Ed.), Temas de la biodiversidad del Litoral fluvial argentino, vol. 12. INSUEGO, pp. 83–90. Miscelánea.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. In: BarrioRE., Etcheverry, R.O., Caballé, M.F., LlambiasE (Eds.), Geología y recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. Relatorio del XVI Congreso geológico Argentino, La Plata, pp. 183–200.
- Da-Rosa, A.A.S., 2003. Preliminary correlation of fluvial deposits at the extreme west of Rio Grande do Sul State, Southern Brazil. Abstracts, III Latinamerican Congress of Sedimentology. Belém, pp. 243–245.
- Da-Rosa, A.A.S., 2005. Geología do Quaternário continental do RS: estado da arte e perspectivas de trabalho. In: Ribeiro, A.M., Bauermann, S.G., Scherer, C.S. (Eds.),

- Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Porto Alegre 17–34.
- Oliveira, P.E., Behling, H., Ledru, M.P., Barberi, M., Bush, M., Salgado-Laboriau, M.L., Garcia, M.J., Medeanic, S., Barth, O.M., de Barros, M.A., Scheel-Ybert, R., 2005. Paleovegetação e paleoclimas do Quaternário do Brasil. In: Souza, C.R.G., Suguio, K., Oliveira, A.M.S., De Oliveira, P.E. (Eds.), Quaternário do Brasil. Holos Editora, pp. 52–74.
- Ferrero, B.S., Noriega, J.I., 2009. La paleontología de vertebrados en el Quaternario de la Provincia de Entre Ríos (Argentina): estado actual y perspectivas. In: Ribeiro, A.M., Bauermann, S.G., Scherer, C.S. (Eds.), Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Porto Alegre, pp. 205–215.
- Gasparini, G.M., Kerber, L., Oliveira, E.V., 2009. *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo Formation (Late Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomic and palaeoenvironmental comments. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen* 254 (3), 261–273.
- Gasparini, G.M., Zurita, A.E., 2005. Primer registro fósil de *Tayassu pecari* (Link) (Mammalia, Artiodactyla) em la Argentina. *Ameghiniana* 42 (2), 473–480.
- Grun, R., 2009. The DATA program for the calculation of ESR age estimates on tooth enamel. *Quaternary Geochronology* 4, 231–232.
- Hadjas, I., Bonani, G., Moreno, P.I., Ariztegui, D., 2003. Precise radiocarbon dating of Late-Glacial cooling in mid-latitude South America. *Quaternary Research* 59, 70–78.
- Holz, M., Barberena, M.C., 1989. A importância da tafonomia para o estudo de vertebrados fósseis. *Acta Geológica Leopoldensia* 15, 157–158.
- Holz, M., Simões, M.G., 2002. Elementos Fundamentais de Tafonomia. Editora Universidade/UFRGS, Porto Alegre.
- Hsiou, A.S., 2007. A new Teiididae species (Squamata, Scincomorpha) from the late pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 10 (3), 181–194.
- Hsiou, A.S., 2009. O registro fóssil de répteis e aves no Pleistoceno final do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: Ribeiro, A.M., Bauermann, S.G., Scherer, C.S. (Eds.), Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Porto Alegre, pp. 143–154.
- Kerber, L., 2008. Paleovertebrados e considerações tafonómicas da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior) oeste do Rio Grande do Sul. Revista da graduação PUCRS 2, 1–93.
- Kerber, L., Oliveira, E., 2008a. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. *GAEA – Journal of Geoscience* 4 (2), 49–64.
- Kerber, L., Oliveira, E.V., 2008b. Sobre a presença de *Tapirus* (Tapiridae, Perissodactyla) na Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), oeste do Rio Grande do Sul. *Biodiversidade Pampeana* 6 (1), 9–14.
- Kinoshita, A., França, A.M., Almeida, J.A.A., Figueiredo, A.M., Nicoluccio, P., Graeff, C.F.O., Baffa, O., 2005. ESR dating at K and X band of northeastern Brazilian megafauna. *Applied Radiation and Isotopes* 62, 225–229.
- Kinoshita, A., Barreto, A., Alves, R., Figueiredo, A.M., Sarkis, J.E.S., Dias, M.L., Baffa, O., 2008. ERS dating of teeth from northeastern Brazilian megafauna. *Radiation Measurements* 43, 808–812.
- Kotzian, C.B., Simões, M.G., 2006. Taphonomy of recent freshwater molluscan death assemblages, Touro Passo Stream, southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9, 243–260.
- Kotzian, C.B., Simões, M.G., Da-Rosa, A.A.S., Milder, S.E.S., 2005. AMS Radiocarbon dating of freshwater mollusc shells from the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), RS, Brazil. Resumos, IX Congresso Brasileiro de Paleontologia and VI Congresso Latino-Americano de Paleontologia, Aracaju (CD-ROM).
- Ledru, M.P., Braga, P.I.S., Soubiés, F., Fournier, M., Martin, L., Suguio, K., Turcq, B., 1996. The last 50,000 years in the Neotropics (southern Brazil): evolution of vegetation and climate, palaeogeography, palaeoclimatology. *Paleaeoecology* 123, 239–257.
- Lopes, R.P., Kinoshita, A., Figueiredo, A.M.G., Baffa, O., Buchmann, F.S.C., 2010. ESR dating of Pleistocene mammal teeth and its implications for the biostratigraphy and geologic evolution of the Rio Grande do Sul coastal plain, southern Brazil. *Quaternary International* 212, 213–222.
- Mascarenhas, S., Baffa, O., Ikeya, M., 1982. Electron spin resonance dating of human bones from Brazilian Shell-Mounds (Sambaquis). *American Journal of Physical Anthropology* 59, 413–417.
- Milder, S.E.S., 2000. Arqueologia do Sudeste do Rio Grande do Sul: Uma perspectiva Geoarqueológica. Ph.D. Thesis, Museu de Arqueologia e Etnologia, Universidade de São Paulo (USP), Brazil.
- Miller, E.T., 1987. Pesquisas arqueológicas paleoindígenas no Brasil Ocidental. *Estudos Atacameños* 8: 37–71.
- Oliveira, E.V., 1992. Mamíferos fósseis do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Master's dissertation, Programa de Pós Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Brazil.
- Oliveira, E.V., 1996a. Mamíferos Xenarthra (Edentata) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ameghiniana* 31 (1), 65–75.
- Oliveira, E.V., 1999. Quaternary vertebrates and climates from southern Brazil. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12, 61–73.
- Oliveira, E.V., Milder, S.E.S., 1990. Considerações preliminares sobre uma nova fauna de moluscos fósseis da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior). Observações estratigráficas e paleoecológicas. *Veritas* 35 (137), 121–129.
- Oliveira, E.V., Leipnitz, I.I., Lavina, E.L., Nowatzki, C.H., Dutra, T.L., Fleck, A., 1999. Novos achados de mamíferos na Localidade Ponte Velha, Formação Touro Passo (Nequaternário), Oeste do Rio Grande do Sul. Resumos, XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Crato. 80–81.
- Oliveira, E.V., Lavina, E.L., 2000. Mamíferos: protagonistas dos tempos modernos. In: Holz, M., De Ros, C. (Eds.), *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, pp. 376–397. Centro de Investigações do Gondwana.
- Oliveira, E.V., Kerber, L., 2009. Paleontologia e aspectos geológicos das sucessões do final do Neógeno no sudoeste do Rio Grande do Sul, Brasil. *GAEA – Journal of Geoscience* 5 (1), 21–34.
- Oliveira, E.V., Pereira, J.C., 2009. Intertropical cingulates (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of southern Brazil: systematic and paleobiogeographical aspects. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12 (3), 167–178.
- Oliveira, M.L.V., 1996b. Moluscos gastrópodes (Hydrobiidae e Aculyidae) da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil. Graduation monograph. Curso de Ciências Biológicas, PUCRS, Uruguaiana, Brazil.
- Pitana, V.C., Ribeiro, A.M., 2007. Novos materiais de *Propraopus* Ameghino, 1881 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) do Pleistoceno final, Rio Grande do Sul, Brasil. *GAEA – Journal of Geoscience* 3 (2), 61–67.
- Prescott, J.R., Hutton, J.T., 1994. Cosmic ray contributions to dose rates for luminescence and ESR dating: large depths and long-term time variations. *Radiation Measurements* 23 (2/3), 497–500.
- Rabassa, J., Coronato, A.M., Salemme, M., 2005. Chronology of the late cenozoic patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20, 81–103.
- Retamoso, J.A., Da-Rosa, A.A.S., Kotzian, C.B., 2001. Moluscos fósseis do Quaternário da Região extremo oeste do Rio Grande do Sul. *Boletim de Resumos, Mudanças Globais e o Quaternário – VII Congresso da Associação Brasileira de estudos do Quaternário, Mariluz - Imbé*. 297.
- Ribeiro, A.M., Scherer, C.S., 2009. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul. In: Ribeiro, A.M., Bauermann, S.G., Scherer, C.S. (Eds.), Quaternário do Rio Grande do Sul – Integrando Conhecimentos. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Porto Alegre, pp. 171–191.
- Ribeiro, A.M., Da-Rosa, A.A.S., Scherer, C.S., Hsiou, A.S., Pitana, V.G., 2008. Sítio da Tapera, uma nova localidade fossilífera para o Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. Livro de Resumos, VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Ribeirão Preto. 164–165.
- Salgado-Laboriau, M.L., 2001. Paleoecologia do Quaternário Tardio nos Cerrados. *Boletim de Resumos, Mudanças Globais e o Quaternário – VII Congresso da Associação Brasileira de estudos do Quaternário, Mariluz - Imbé*. 39–40.
- Santos, V.C., 1997. Moluscos bivalves de água-doce do final do Pleistoceno (Formação Touro Passo) no estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Graduation monograph, Curso de Ciências Biológicas, PUCRS, Uruguaiana, Brazil.
- Simões, M.G., Holz, M., 2004. Tafonomia: processos e ambientes de fossilização. In: Carvalho, I.S. (Ed.), *Paleontologia*, Vol. 1. Editora Interciência, Rio de Janeiro, pp. 19–37.
- Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F., Jareguizar, E.O., 1995. Los Xenartros. In: Alberdi, M.T., Leone, G., Tonni, E.P. (Eds.), *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años: un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, pp. 183–209.
- Scherer, C.S.S., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M., Cartelle, C.C., 2007. Contribution to the knowledge of Hemiauchenia paradoxa (Artiodactyla, Camelidae) from the Pleistocene of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 10 (1), 35–52.
- Scherer, C.S., Pitana, V.G., Ribeiro, A.M., 2009. Proterotheriidae and Macrauchenidae (Lipoterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12 (3), 231–246.
- Tonni, E.P., Huarte, R.A., Carbonari, J.E., Figini, A.J., 2003. New radiocarbon chronology for the Guerrero member of the Luján formation (Buenos Aires, Argentina): palaeoclimatic significance. *Quaternary International* 109–110, 45–48.
- Ubilla, M., Perea, D., Aguilera, C.G., Lorenzo, N., 2004. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International* 114, 129–142.
- Voorhies, M.R., 1969. Taphonomy and population dynamics of an early pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Contributions to Geology* 1, 1–69.